



Estructura comunitaria del microfitobentos de la zona costera central de Venezuela

Community structure of microfitobenthos from the central coastal zone of Venezuela

Carlos Pereira^{1*}, Evelyn Zoppi De Roa^{1†}, Edie Montiel¹, Vanessa Hernández¹ y Anyoelis Castillo²
ID 0000-0002-5850-0775 ID 0000-0002-0901-6768 ID 0000-0003-2659-0857 ID 0000-0001-7029-302X

1. Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. carlosjpereyra2@gmail.com*, edie.montiel@ciens.ucv.ve, vanessahernandezq8@gmail.com
 2. Oficina de Catastro del Municipio Simón Rodríguez. El Tigre, Venezuela. anyoeliscastillo22@gmail.com
- * Autor de correspondencia / Corresponding author:

RESUMEN

El microfitobentos es una comunidad que agrupa a los microorganismos fotosintéticos bentónicos. En Venezuela y el resto de los países del mar Caribe, este grupo ha sido escasamente estudiado, por lo que se desconoce su diversidad. Así, se propuso describir las variaciones espaciales y temporales de su composición y abundancia en la zona costera central de Venezuela. Los muestreos fueron realizados mensualmente desde junio 2014 hasta marzo 2015, en estaciones aleatorias con profundidades inferiores a 20 m. Los datos de riqueza y abundancia fueron procesados mediante pruebas de hipótesis multivariadas (Anosim – SIMPER – nMDS). Se identificaron 327 especies, dominadas por diatomeas y dinoflagelados, sin variaciones espaciales y temporales notables. En términos de abundancia, el grupo más representativo fue el de las diatomeas (68 %), seguido por las cianobacterias (28 %). El microfitobentos presentó una variabilidad temporal en la que se alcanzaron densidades mayores entre julio y agosto, mientras que el resto de los meses presentaron abundancias similares. En términos generales, se obtuvo abundancia estándar de acuerdo con lo encontrado en otras áreas del mundo, con diferencias notables entre el microfitobentos de los sustratos evaluados y una riqueza específica alta que se mantiene constante durante todo el año.

PALABRAS CLAVES: estructura comunitaria, ecología marina, mar Caribe, microalgas.

ABSTRACT

Microphytobenthos is a community that groups benthic photosynthetic microorganisms. In Venezuela and the other countries in the Caribbean Sea, this group has been scarcely studied, so its diversity is unknown. This study aims to describe the spatial and temporal variations of its composition and abundance in the central coastal zone of Venezuela. Samplings were conducted monthly from June 2014 to March 2015, in random stations at depths less than 20 m. Richness and abundance data were processed through multivariate hypothesis tests (Anosim – SIMPER – nMDS). A total of 327 species were identified, with a dominance of diatoms and dinoflagellates, without significant spatial and temporal variations. In terms of abundance, the most representative group was diatoms (68 %), followed by cyanobacteria (28 %). The microphytobenthos presented a temporal variability in which the highest densities were reached between July and August, while the rest of the months presented similar abundances. Thus, standard abundances were obtained in all the samples according to that found in other areas of the world, with notable differences between the microphytobenthos of the evaluated substrates, and a high and constant specific richness throughout the year.

KEY WORDS: community structure, marine ecology, Caribbean Sea, microalgae.

INTRODUCCIÓN

El microfítobentos es un término genérico que agrupa a las microalgas eucariotas, cianobacterias y otros microorganismos fotosintéticos que colonizan el sustrato bentónico (MacIntyre *et al.*, 1996; Dalu *et al.*, 2018). Esta comunidad juega un papel importante en los ecosistemas acuáticos debido a que, con las macroalgas y macrofitas sumergidas, transforman la energía química en biomasa y constituyen la base de las redes tróficas bentónicas (Madigan *et al.*, 1999). De hecho, la producción primaria del microfítobentos representa la mayor fuente de energía disponible para los niveles tróficos más altos que habitan en el fondo, excediendo en muchos casos la del fitoplancton (Blanchard *et al.*, 2001). Adicionalmente, contribuye a la estabilización de los sedimentos, mediante la formación de una biopelícula que es utilizada por los organismos como fuente de energía y mecanismo de transporte, favoreciendo la deposición de sedimentos, disminución de la erosión y protección de microorganismos ante la herbivoría y la acción de bacterias patógenas (Kang *et al.*, 2003; Stal, 2010; Launeau *et al.*, 2018). Asimismo, el estudio de los dinoflagelados, de los cuales se han encontrado un poco menos de 200 especies netamente bentónicas (Hoppenrath *et al.*, 2014), ha ganado interés en los últimos años, debido a sus implicaciones durante las floraciones algales nocivas (Aguilar *et al.*, 2014).

La abundancia y composición del microfítobentos suele variar sustancialmente entre una localidad y otra y estos atributos comunitarios son afectados por variables ambientales y biológicas a diferentes escalas espaciales y temporales (Van der Grinten *et al.*, 2004; Jesus *et al.*, 2006). Espacialmente, una de las particularidades en la distribución de estos organismos es la agregación, donde las comunidades se distribuyen en parches, altamente variables en tamaño y composición, que forman un mosaico a escalas superiores (Spilmont *et al.*, 2011). Temporalmente, ocurren variaciones que pueden ser de interdiarias a anuales (Round, 1971; Pinckney y Zingmark, 1993).

En el mar Caribe, se han realizado pocos estudios sobre la composición del microfítobentos marino con referencias escasas sobre su abundancia, destacándose las investigaciones sobre diatomeas bentónicas de Navarro *et al.* (1989) en la isla de Caja de Muertos en Puerto Rico, López-Fuerte *et al.* (2017, 2019) y Hernández *et al.* (2013) en México y Loza *et al.* (2011) en Cuba. Otras investigaciones están relacionados a dinoflagelados bentónicos que causan floraciones algales nocivas, distinguiéndose las realizadas por Delgado *et al.* (2006) en Cuba, Rodríguez *et al.* (2010),

INTRODUCTION

Microphytobenthos is a generic term that groups eukaryote microalgae, cyanobacteria, and other photosynthetic organisms that colonize the benthic substrate (MacIntyre *et al.*, 1996; Dalu *et al.*, 2018). This community plays an important role in water ecosystems because, together with microalgae and submerged macrophytes, they transform chemical energy into biomass and constitute the basis of benthic trophic networks (Madigan *et al.*, 1999). In fact, the primary production of microphytobenthos represents the major source of available energy for the higher trophic levels that live on the bottom, exceeding that of the phytoplankton in many cases (Blanchard *et al.*, 2001). In addition, it contributes to sediment stabilization through the formation of a biofilm that is used by organisms as an energy source and transport mechanism, favoring sediment depositing, erosion decrease, and microorganism protection from herbivory and the action of pathogenic bacteria (Kang *et al.*, 2003; Stal, 2010; Launeau *et al.*, 2018). Moreover, the study of dinoflagellates, of which just under 200 purely benthic species have been found (Hoppenrath *et al.*, 2014), has gained interest in recent years due to its implications during harmful algal blooms (Aguilar *et al.*, 2014).

The abundance and composition of microphytobenthos vary substantially between locations, and these community attributes are affected by environmental and biological variables at different spatial and temporal scales (Van der Grinten *et al.*, 2004; Jesus *et al.*, 2006). Aggregation is a spatial feature of the distribution of these organisms, where communities are distributed into patches of highly variable size and composition, forming a mosaic at higher scales (Spilmont *et al.*, 2011). Temporarily, there are variations that may range between inter-daily and annual (Round, 1971; Pinckney and Zingmark, 1993).

In the Caribbean Sea, few studies about the composition of the marine microphytobenthos have been conducted, with scarce references to its abundance; the studies on the benthic diatoms by Navarro *et al.* (1989) in the island Caja de Muertos in Puerto Rico, López-Fuerte *et al.* (2017, 2019) and Hernández *et al.* (2013) in México, and Loza *et al.* (2011) in Cuba are highlighted. Other studies are related to benthic dinoflagellates that cause harmful algae blooms, among which those conducted by Delgado *et al.* (2006) in Cuba, Rodríguez *et al.* (2010), Quintana and Mercado-Gómez (2014), Arbeláez *et al.* (2017) in Colombia, and Almazán-Becerril *et al.* (2012) in México stand out. In Venezuela, four studies stand out regarding

Quintana y Mercado-Gómez (2014), Arbeláez *et al.* (2017) en Colombia y Almazán-Becerril *et al.* (2012) en México. En Venezuela, destacan cuatro estudios sobre los dinoflagelados epifitos presentes en las praderas de *Thalassia testudinum* en las costas nororientales del país (Valerio y Díaz-Ramos; 2007, 2008) y los dinoflagelados bentónicos en diferentes sustratos en el golfo de Cariaco (Navarro-Vargas *et al.*, 2014) y la isla de Margarita (Marchán-Álvarez *et al.*, 2017), sin embargo, la diversidad de microalgas bentónicas y su densidad, así como sus variaciones espaciales y temporales son poco conocidas.

Por estas razones, se planteó describir las variaciones espaciales y temporales de la composición y abundancia del microfítobentos y sus relacionadas con las variables ambientales en la zona costera entre las localidades Chirimena y Puerto Francés, estado Miranda, Venezuela, como contribución al conocimiento de la diversidad biológica, considerando la relevancia de esta comunidad para el ecosistema marino.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en la región continental centro-norte de Venezuela y comprende desde las poblaciones de Chirimena hasta Puerto Francés, estado Miranda (Figura 1). Es un área heterogénea con costas profundas y someras con la influencia de quebradas y ríos, tales como el Tuy y la laguna

epiphytic dinoflagellates present in the *Thalassia testudinum* prairies in the country's north-western coasts (Valerio and Díaz-Ramos; 2007, 2008) and benthic dinoflagellates in different substrates in the Cariaco Gulf (Navarro-Vargas *et al.*, 2014) and Margarita Island (Marchán-Álvarez *et al.*, 2017). However, the diversity of benthic microalgae and their density, as well as their spatial and temporal variations, are little known.

For these reasons, a description of the spatial and temporal variations of the composition and abundance of microphytobenthos was considered, as well as those related to the environmental variables in the coastal area between the locations Chirimena and Puerto Francés, Miranda State, Venezuela, as a contribution to the knowledge on biological diversity, considering the relevance of this community for the marine ecosystem.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area is located in the central-northern continental region of Venezuela and covers the villages from Chirimena until Puerto Francés, in Miranda State (Figure 1). It is a heterogeneous area with deep and shallow coasts, influenced by streams and rivers such as the Tuy and the coastal lagoon of Tacarigua (Herrera and Bone,

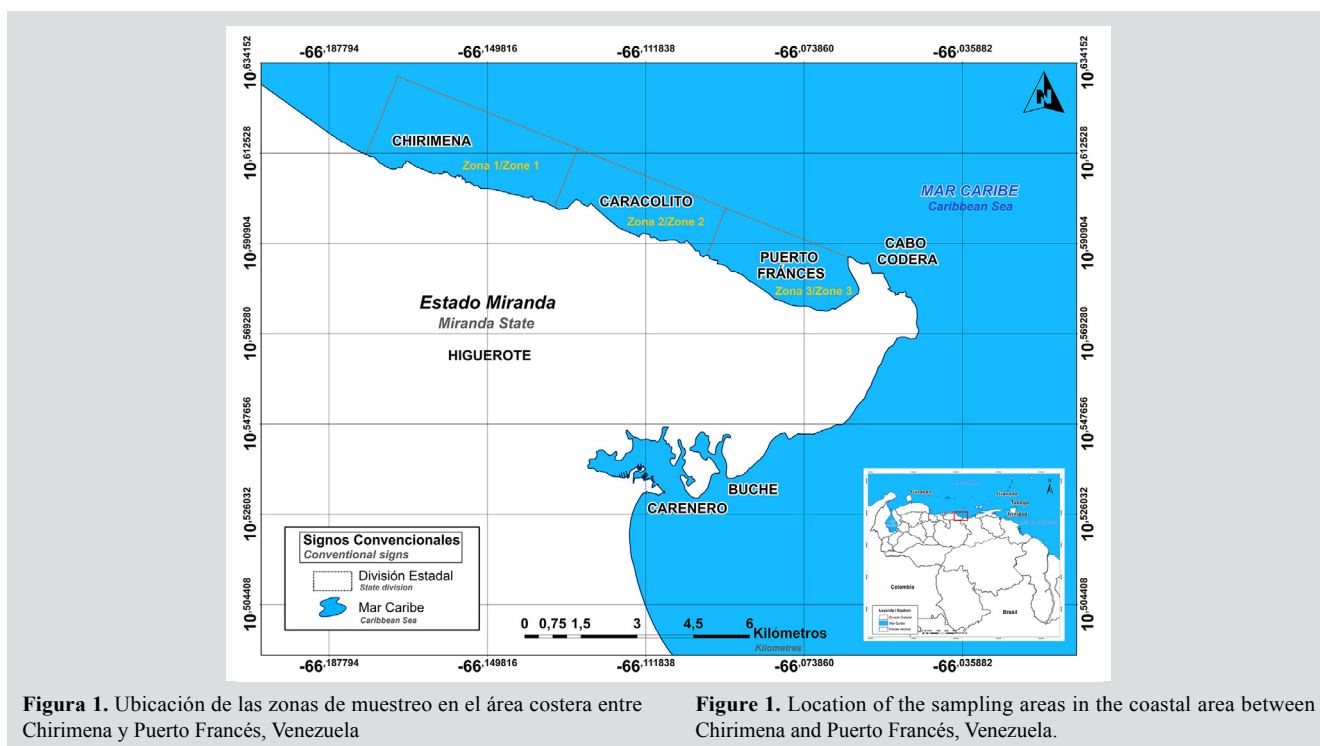


Figura 1. Ubicación de las zonas de muestreo en el área costera entre Chirimena y Puerto Francés, Venezuela

Figure 1. Location of the sampling areas in the coastal area between Chirimena and Puerto Francés, Venezuela.

costera de Tacarigua (Herrera y Bone, 2011). Fisiográficamente, esta zona se asienta en las estribaciones finales de la cordillera de la Costa y se caracteriza por la presencia de numerosas ensenadas formadoras de playas. Los vientos predominantes son los alisios del norte (dirección NE-SO) y la temperatura media en el agua es de 26 °C (Solé y Vera, 1997; Crespo *et al.*, 2020).

La región se caracteriza por un clima tropical con verano seco (As), de acuerdo con la clasificación climática de Köppen, con una temperatura media de 29 °C y precipitación anual de 1327 mm, con la precipitación mayor en noviembre (Crespo *et al.*, 2020). En cuanto a las corrientes marinas, el área presenta un patrón diferencial debido al accidente topográfico de Cabo Codera, pero en general, el patrón de corrientes es en dirección oriente-occidente (Pereira *et al.*, 2020).

Muestreo

Las muestras para cada uno de los tratamientos fueron recolectadas a partir de un diseño por conglomerado bietápico y polietápico con submuestras. El área de estudio fue dividida en tres zonas separadas entre sí por áreas extensas con fondos arenosos. La primera zona Chirimena (10° 36' 42" N y 66° 10' 37,15" W - 10° 36' 01,3" N y 66° 08' 08,3" W), la segunda Caracolito (10° 35' 30,7" N y 66° 06' 06,7" W), la cual limita con la primera zona, y Puerto Francés (10° 34' 52" N y 66° 03' 40,8" W) que limita con Caracolito (Figura 1).

Se realizaron muestreos mensuales desde junio 2014 hasta marzo 2015. Para la aleatorización de las estaciones de muestreo, se establecieron tres criterios; el primero fue la elaboración de una rejilla con cinco filas y cinco columnas en cada zona; cada celda contó con una dimensión de 50 m de largo en dirección hacia el mar y 870 m a lo largo de la costa. El segundo criterio fue el establecimiento de tres bloques horarios (mañana: 8:00-11:00, mediodía: 11:00-14:00 y tarde: 14:00-18:00) y el tercero, fue el tipo de fondo con los niveles: arenoso y rocoso. En cada zona, se seleccionaron cuatro muestras al azar y para toda el área de estudio, se incluyeron cuatro muestras en cada bloque horario.

Las muestras de microfytobentos se obtuvieron usando una cuadrata de 0,25 m² dividida en 25 cuadros del mismo tamaño. Una vez en el punto de muestreo, se tomaron tres muestras aleatorias dentro de la misma, usando un muestreador cilíndrico de 5 cm de diámetro, el cual fue enterrado a 1 cm en el sustrato arenoso y por succión, se obtuvo la capa del sustrato y los organismos. En el caso del sustrato rocoso, se realizaron movimientos circulares con el nucleador para raspar la capa superficial que cubre la roca, rápidamente se tapó por ambos

2011). Physiographically, this area is in the final foothills of the Coastal Mountain Range and is characterized by the presence of many beach-forming inlets. The main winds are the northern trade winds (direction NE-SW), and the mean water temperature is 26 °C (Solé and Vera, 1997; Crespo *et al.*, 2020).

This area is characterized by a tropical climate with dry summer (As), according to the Köppen climatic classification, with a mean temperature of 29 °C and an annual rainfall of 1327 mm, with the highest precipitations in November (Crespo *et al.*, 2020). Regarding marine currents, the area presents a different pattern due to the topographic feature of Cabo Codera, but, in general, the current pattern goes in the east-west direction (Pereira *et al.*, 2020).

Sampling

The samples for each treatment were collected based on a two-stage and multistage cluster design with sub-samples. The study area was divided into three zones separated from each other by large areas with sandy bottoms. The first zone is Chirimena (10° 36' 42" N and 66° 10' 37.15" W - 10° 36' 01.3" N and 66° 08' 08.3" W); the second one Caracolito (10° 35' 30.7" N and 66° 06' 06.7" W), which borders the first zone; and Puerto Francés (10° 34' 52" N and 66° 03' 40.8" W) which borders Caracolito (Figure 1).

Monthly sampling was performed from June 2014 to March 2015. To randomize the sampling stations, three criteria were established. The first one was making a grid with five rows and five columns in each zone; the dimension of each cell was 50 m long towards the sea and 870 m along the coast. The second criterion was establishing three blocks of time (morning: 8:00-11:00, noon: 11:00-14:00, and afternoon: 14:00-18:00). Moreover, the third one was the bottom type with the levels: sandy and rocky. Four samples were randomly collected from each zone, and four samples in each time block were included for the whole study area.

Microphytobenthos samples were obtained using a 0.25 m² square divided into 25 equal-size squares. Once at the sampling place, three random samples were taken using a 5 cm-diameter cylindrical sampler that was buried at 1 cm in the sandy substrate, and the layer of substrate and organisms was obtained by suction. In the case of the rocky substrate, circular movements were made with the sampler to scratch the superficial layer covering the rock. It was quickly covered on both sides and was transported to the vessel to be fixed with a 5 % v/v neutralized formalin and Lugol solution.



lados y se trasladó a la embarcación para su fijación con una solución de lugol y formalina neutralizada al 5 % v/v.

Se estimaron las variables: temperatura, salinidad (Método 2520 B, American Public Health Association 1998), pH (Método 4500-0 H, American Public Health Association, 1998), oxígeno disuelto (Método 4500-0 G, American Public Health Association, 1998) y los nutrientes: fosfatos, nitritos y nitratos (Strickland y Parsons, 1972). Los datos de precipitaciones fueron suministrados por la estación meteorológica de Petróleos de Venezuela S.A. en Carenero.

Análisis de las muestras en laboratorio

Se extrajeron 50 g de sedimento por muestra y se le agregó agua destilada para separar el microfitobentos por ultrasonido; luego se dejó sedimentar durante cuatro horas para separar las microalgas y cianobacterias de las partículas de sedimento. Una fracción de la muestra fue digerida con peróxido de hidrógeno al 33 % v/v a 90 °C, mientras que la otra fracción no pasó por este proceso para evitar la degradación de dinoflagelados, cianobacterias y otros grupos de microalgas, que fueron identificados y cuantificados en este estudio. La fracción digerida fue suspendida en agua de mar filtrada y formalina neutralizada al 5 % v/v. Las microalgas fueron identificadas hasta el nivel taxonómico menor posible y se estimaron sus abundancias por el método de Utermöhl (1958), a partir del análisis de 360 muestras de sedimento, mediante el uso de cámaras de sedimentación y un microscopio invertido Leica®. Las cianobacterias fueron contadas a partir de sus filamentos mientras que las formas eucariotas fueron contadas por células, independientemente si formaban colonias o filamentos. Los análisis de las variables físicas y químicas se realizaron siguiendo las metodologías estandarizadas establecidas en la literatura (Strickland y Parsons, 1972; American Public Health Association, 1998). La ubicación taxonómica se realizó con literatura especializada (Cupp, 1943; Peragallo y Peragallo, 1965; Ferguson, 1968; Saunders y Glenn, 1969; Sournia, 1986; Balech, 1988; Round *et al.*, 1990; Chretiennot-Dinet *et al.*, 1993; Moreno-Ruiz *et al.*, 1996; Tomas, 1996, 1997; Yamaji, 1996; Berárd-Therriault *et al.*, 1999; Witkowski *et al.*, 2000; Siqueiros-Beltrones y Hernández-Almeida, 2006; Siqueiros-Beltrones y López-Fuerte, 2006; López-Fuerte *et al.*, 2010; Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2014; Al-Yamani y Saburova, 2019) y los nombres de las especies fueron verificados en la página web de algaebase.org (Guiry y Guiry, 2021).

Análisis estadístico

Como parte de la caracterización de la comunidad, se realizaron pruebas de hipótesis con los datos de abundancia

The variables estimated were temperature, salinity (Method 2520 B, American Public Health Association 1998), pH (Method 4500-0 H, American Public Health Association, 1998), and dissolved oxygen (4500-0 G, American Public Health Association, 1998). The nutrients were: phosphates, nitrites, and nitrates (Strickland and Parsons, 1972). Rainfall data were provided by the meteorological station of Petróleos de Venezuela S.A. in Carenero.

Sample analysis in the laboratory

50 g of sediment per sample were extracted, and distilled water was added to separate microphytobenthos via ultrasound. Then, it was left for sedimentation for four hours to separate the microalgae and cyanobacteria from the sediment particles. A fraction of the sample was digested with 33 % v/v hydrogen peroxide at 90 °C, while the other fraction did not pass through this process to avoid degradation of dinoflagellates, cyanobacteria, and other groups of microalgae, which were identified and counting in this study. The digested fraction was suspended in filtered seawater and 5 % v/v neutralized formalin. Microalgae were identified to the lowest possible taxonomic level, and their abundance was estimated from the Utermöhl method (1958) based on the analysis of 360 samples of sediment by using sedimentation chambers and a Leica® inverted microscope. Cyanobacteria were counted from their filaments, while the eucaryote forms were counted by cells, irrespective of whether they formed colonies or filaments. Analyses of chemical and physical variables were conducted following the standard methods established in the literature (Strickland and Parsons, 1972; American Public Health Association, 1998). Taxonomic localization was conducted with the specialized literature (Cupp, 1943; Peragallo and Peragallo, 1965; Ferguson, 1968; Saunders and Glenn, 1969; Sournia, 1986; Balech, 1988; Round *et al.*, 1990; Chretiennot-Dinet *et al.*, 1993; Moreno-Ruiz *et al.*, 1996; Tomas, 1996, 1997; Yamaji, 1996; Berárd-Therriault *et al.*, 1999; Witkowski *et al.*, 2000; Siqueiros-Beltrones and Hernández-Almeida, 2006; Siqueiros-Beltrones and López-Fuerte, 2006; López-Fuerte *et al.*, 2010; Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2014; Al-Yamani and Saburova, 2019), and the name of each species was verified using the algaebase.org website (Guiry and Guiry, 2021).

Statistical analysis

As part of the characterization of the community, hypothesis tests were conducted with abundance data for each species from a bifactorial model (month and zone)

para cada especie a partir de un modelo bifactorial (mes y zona) sin interacciones, mediante análisis de similaridad (Anosim) con el fin de probar si existía la misma estructura comunitaria durante los 10 meses de muestreo, las tres zonas y los dos tipos de sustratos (H_0). Adicionalmente, se estimó el índice de diversidad de Shannon y la amplitud de nichos para aquellas especies que en su conjunto representaron 95 % de la abundancia (Ignatiades, 1994). En los casos donde se hallaron diferencias significativas con un error tipo I (α) = 0,05, se aplicaron las pruebas *a posteriori* de diferencias menos significativas (DMS). Se aplicó la prueba SIMPER con los datos de abundancia por especies para conocer el porcentaje de similaridad entre grupos de muestras (meses y zonas) y se aplicaron análisis de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para conocer la distribución de las muestras (Clarke *et al.*, 2014). Para evaluar las relaciones entre las variables biológicas (abundancias de las especies) y abióticas determinadas en este estudio, se empleó el análisis multivariado Bioenv (Clarke *et al.*, 2014). Los análisis estadísticos se realizaron en el programa PAST versión 4.03 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Características ambientales de la zona de estudio

Durante el periodo de muestreo, se obtuvo una temperatura media de $26,3 \pm 1,5$ °C, una mínima de 24 °C en julio y enero y una máxima de 28 °C en septiembre y noviembre. El oxígeno disuelto presentó una media de $6,56 \pm 0,59$ mg/L, con diferencias espaciales notables entre junio y octubre. La salinidad mostró una media de $37,64 \pm 2,01$ con valores superiores entre junio y agosto ($39,3 \pm 0,6$) mientras que la más baja se obtuvo en noviembre con una media de $34,2 \pm 3$. El pH mostró una media de $8,1 \pm 0,1$ con un comportamiento muy similar en las tres zonas de muestreo (Tabla 1).

La concentración media de fosfatos fue de $0,25 \pm 0,19$ mg/L, notándose variaciones temporales similares en las tres zonas de muestreo. Las concentraciones menores se detectaron en junio, agosto, septiembre y marzo con 0,18 mg/L y las más altas en julio y diciembre (0,42 mg/L). La concentración media de nitritos fue de $0,009 \pm 0,004$ mg/L con diferencias espaciales no significativas. Temporalmente, se obtuvieron concentraciones constantes entre junio y diciembre ($0,007 \pm 0,001$ mg/L), a partir del cual se duplicó la concentración ($0,015 \pm 0,002$ mg/L) y se mantuvo constante hasta marzo. La concentración media de nitratos fue $1,08 \pm 0,49$ mg/L con máximos en agosto, noviembre y febrero

without interactions, applying Analysis of Similarities (ANOSIM) to prove whether the same community structure existed during the ten months of sampling, the three zones, and the two types of substrates (H_0). In addition, Shannon's diversity index was estimated, and the niche width for those species, which, together, represented 95 % of the abundance (Ignatiades, 1994). In the cases where significant differences were found with a type I error (α) = 0.05, *a posteriori* Least Significant Difference (LSD) tests were applied. The SIMPER test was applied with the per-species abundance data to determine the similarity percentage between sample groups (months and zones), as well as Analysis of Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) to determine sample distribution (Clarke *et al.*, 2014). To evaluate the relations between the biological (species abundance) and abiotic variables determined in this study, the Bioenv multivariate analysis (Clarke *et al.*, 2014) was used. The statistical analyses were carried out in the PAST program version 4.03 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTS

Environmental characteristics of the study area

During the sampling period, a mean temperature of 26.3 ± 1.5 °C was obtained, with a minimum of 24 °C in July and January, and a maximum of 28 °C in September and November. The dissolved oxygen reported a mean of 6.56 ± 0.59 mg/L, with notable spatial differences between June and October. Salinity showed a mean of 37.64 ± 2.01 , with higher values between June and August (39.3 ± 0.6), while the lowest was obtained in November, with a mean of 34.2 ± 3 . The pH showed a mean of 8.1 ± 0.1 , with a similar behavior in the three sampling areas (Table 1).

The mean phosphate concentration was 0.25 ± 0.19 mg/L, with similar temporal variations in the three sampling zones. The lowest concentrations were detected in June, August, September, and March, with 0.18 mg/L, and the highest in July and December (0.42 mg/L). The mean concentration of nitrites was 0.009 ± 0.004 mg/L, with non-significant spatial differences. Constant concentrations were temporarily obtained between June and December (0.007 ± 0.001 mg/L), and then the concentration was duplicated (0.015 ± 0.002 mg/L) and stayed constant until March. The mean concentration of nitrates was 1.08 ± 0.49 mg/L with maxima in August, November, and February (1.53 ± 0.18 mg/L). As for rainfall, the lowest values were obtained in June, July, and from

($1,53 \pm 0,18$ mg/L). En cuanto a las precipitaciones, los valores más bajos se obtuvieron en junio, julio y a partir de enero hasta marzo con acumulados mensuales inferiores a 60 mm y las más altas en agosto, septiembre, octubre y diciembre, alcanzándose 182 mm en septiembre (Tabla 1).

January to March, with monthly total lower than 60 mm, and the highest in August, September, October, and December, reaching 182 mm in September (Table 1).

Tabla 1. Variables ambientales medidas en la zona marina entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015.

Table 1. Environmental variables measured in the marine zone between Chirimena and Puerto Francés between June 2014 and March 2015.

Mes / Month	Temperatura / Temperature (°C)	Salinidad / Salinity (g/kg)	pH	OD (mg/l)	Fosfatos / Phosphates (mg/l)	Nitratos / Nitrates (mg/l)	Nitritos / Nitrites (mg/l)	Precipitación / Rainfall (mm)
Jun / Jun	26.8 ± 0.4	39.5 ± 0.5	8.1 ± 0.1	6.8 ± 0.6	0.17 ± 0.06	0.72 ± 0.21	0.006 ± 0.003	20
Jul / Jul	24.5 ± 0.7	39.8 ± 0.6	8.1 ± 0.0	6.2 ± 0.7	0.36 ± 0.21	0.61 ± 0.22	0.007 ± 0.002	40
Ago / Aug	27.0 ± 0.4	39.9 ± 0.3	8.1 ± 0.0	6.3 ± 0.5	0.16 ± 0.08	0.89 ± 0.48	0.015 ± 0.027	104
Sep / Sep	28.7 ± 0.3	37.7 ± 0.4	8.2 ± 0.1	6.2 ± 0.4	0.18 ± 0.12	1.19 ± 0.29	0.006 ± 0.001	182
Oct / Oct	26.7 ± 0.5	37.3 ± 0.4	8.1 ± 0.1	6.7 ± 0.7	0.15 ± 0.14	1.12 ± 0.31	0.007 ± 0.002	140.3
Nov / Nov	27.7 ± 1.5	34.2 ± 2.9	7.8 ± 0.1	6.5 ± 0.4	0.20 ± 0.14	1.50 ± 1.03	0.007 ± 0.001	47.6
Dic / Dec	27.4 ± 0.5	37.3 ± 0.2	8.2 ± 0.0	7.1 ± 0.3	0.37 ± 0.18	1.13 ± 0.62	0.009 ± 0.003	96.45
Ene / Jan	24.5 ± 0.3	37.2 ± 0.2	8.2 ± 0.1	6.7 ± 0.3	0.48 ± 0.58	1.01 ± 0.37	0.015 ± 0.002	11.5
Feb / Feb	25.4 ± 0.4	37.1 ± 0.1	8.2 ± 0.0	6.5 ± 0.5	0.25 ± 0.26	1.04 ± 0.67	0.015 ± 0.002	3.8
Mar / Mar	25.4 ± 0.5	37.1 ± 0.1	8.1 ± 0.0	6.6 ± 0.3	0.16 ± 0.03	1.58 ± 0.17	0.015 ± 0.002	24.8

Composición taxonómica y abundancia del microfítobentos

El microfítobentos estuvo constituido por 327 especies distribuidas en 241 diatomeas (74 % de las especies identificadas), 64 dinoflagelados, 11 cianobacterias, 7 euglenofitas, 3 clorofitas y 1 ocofita (Tabla 1, Figura 2). Del grupo de las diatomeas, una tercera parte de las especies estuvo presente durante todo el periodo de estudio, siendo algunas de las más importantes desde el punto de vista de su abundancia: *Nitzschia* sp.1, *Navicula pavillardii*, *Amphora angustissima*, *Thalassiosira aestivalis* y varias especies del género *Cocconeis*. Las especies de dinoflagelados más frecuentes fueron: *Prorocentrum norrisianum*, *Ostreopsis siamensis*, *Gyrodinium estuariale* y *Dinophysis acuminata*, las cianobacterias: *Merismopedia* sp. y *Trichodesmium thiebautii* y las euglenofitas: *Eutreptiella gymnastica*, *Notosolenus ostium* y *Petalomonas* sp. Es importante destacar la presencia de especies generadoras de floraciones algales nocivas, tales como *Dinophysis* spp., *Coolia monotis*, *Eutreptiella* sp. y *Ostreopsis* spp. Los órdenes de magnitud de sus abundancias se muestran en el Anexo 1.

Taxonomic composition and abundance of microphytobenthos

The microphytobenthos comprised 327 species distributed into 241 diatoms (74 % of the identified species), 64 dinoflagellates, 11 cyanobacteria, 7 euglenophyta, 3 chlorophyta, and 1 ochrophyta (Table 1, Figure 2). A third part of the species, belonging to the diatom group, was present during the whole study period, with some of them being the most important in terms of abundance: *Nitzschia* sp.1, *Navicula pavillardii*, *Amphora angustissima*, *Thalassiosira aestivalis*, and various species of the genus *Cocconeis*. The most frequent dinoflagellate species were: *Prorocentrum norrisianum*, *Ostreopsis siamensis*, *Gyrodinium estuariale*, and *Dinophysis acuminata*, the cyanobacteria: *Merismopedia* sp. and *Trichodesmium thiebautii*, and the Euglenophyta: *Eutreptiella gymnastica*, *Notosolenus ostium*, and *Petalomonas* sp. It is important to highlight the presence of species generating harmful algae blooms such as *Dinophysis* spp., *Coolia monotis*, *Eutreptiella* sp., and *Ostreopsis* spp. Their abundance orders of magnitude are shown in Appendix 1.

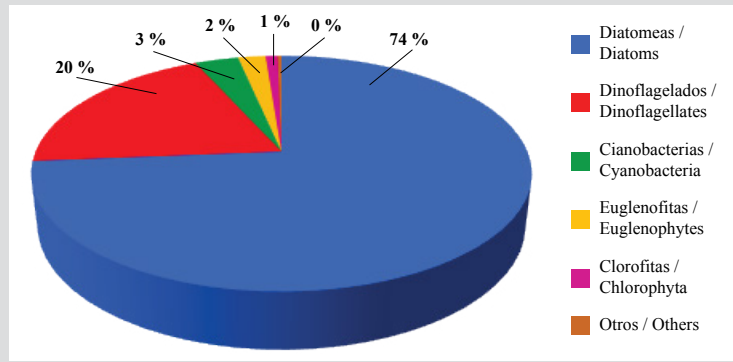


Figura 2. Riqueza porcentual de las especies de microalgas bentónicas de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés, Venezuela.

Figure 2. Percentage richness of the benthic microalgae species in the coastal zone between Chirimena and Puerto Francés, Venezuela.

En general, se evidenció una variación mensual de la riqueza en dos bloques. El primero presentó una riqueza ligeramente más alta desde junio con 203 especies hasta octubre con 216 especies y comenzó a descender, manteniéndose una riqueza constante con una media de 196 especies entre enero y marzo (Figura 3). Esta variación se debe a las fluctuaciones en el grupo de las diatomeas y los dinoflagelados, ya que, a partir de octubre y noviembre cuando se evidenció una disminución importante de la salinidad, hubo un cambio en la composición de especies, tal como se identifica en el Anexo 1. El resto de los grupos presentaron variaciones escasas de la riqueza (Figura 3). El índice de amplitud de nicho para cada especie (Anexo 2), el cual, en este caso se encuentra en el intervalo entre 1 y 120 en función del número de estaciones y meses de muestreo, indica la presencia de 25 especies de las 104 incluidas en el análisis que muestran una amplitud de nicho estrecha (< 20), mientras que sólo 15, entre las que destacan las diatomeas más abundantes, presentan una amplitud de nicho mayor (> 60).

In general, a monthly variation on richness in two blocks was evidenced. The first one showed a slightly higher richness from June, with 203 species, until October, with 216 species, and started to decrease, with richness remaining constant, with a mean of 196 species between January and March (Figure 3). Usually, this variation is due to fluctuations in the diatom and dinoflagellate groups because from October and November, where an important decrease of the salinity is evidenced, there was a change in the composition of species, as seen in Appendix 1. The other groups showed scarce richness variations (Figure 3). The niche amplitude index for each species (Appendix 2), which, in this case, is in the interval between 1 and 120 as a function of the number of stations and sampling months, indicates the presence of 25 species out of the 104 included in the analysis which shows a narrow niche amplitude (< 20), while only 15, where more abundant diatoms stand out, show a greater niche amplitude (> 60).

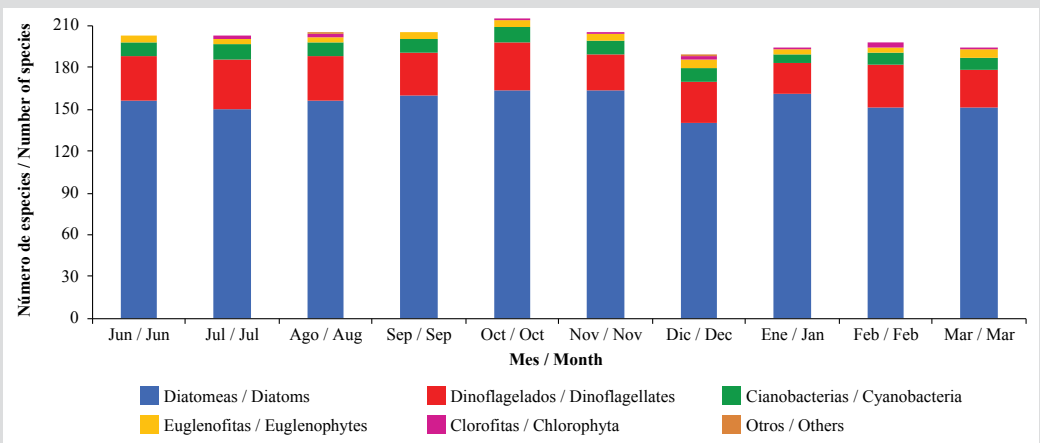


Figura 3. Variación temporal de la riqueza de las microalgas bentónicas de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015.

Figure 3. Temporal variation of the benthic microalgae richness in the coastal zone between Chirimena and Puerto Francés between June 2014 and March 2015.

En cuanto a las zonas establecidas, la 1 presentó una riqueza media de 240 especies sin diferencias considerables entre los sustratos rocosos y arenosos, la zona 2 presentó la más alta con variación mayor entre ambos sustratos, obteniéndose 252 especies en el sustrato arenoso y 237 en el rocoso, mientras que la 3 presentó una riqueza ligeramente más baja con una media de 232 especies. Con respecto a la abundancia, las más altas se obtuvieron en julio y agosto (inicio de la época de precipitaciones) con máximos cercanos a los 10×10^{10} células/m³. A partir de septiembre, se obtuvo una densidad media de $24,53 \pm 3,84 \times 10^9$ células/m³, que indica una estabilidad en la abundancia del microfitobentos incluso en épocas de mayor inestabilidad de los sedimentos, en la que las abundancias registradas variaron más por el tipo de sustrato que por la zona.

Al hacer el análisis por grupos, se observó que, durante los meses evaluados, la abundancia relativa varió en mayor magnitud en las diatomeas y cianobacterias. Esto se debe al aumento de la densidad de cianobacterias en julio y agosto, en la que se alcanzan promedios de $27,56 \times 10^9$ células/m³ y $22,23 \times 10^9$ células/m³, respectivamente, los cuales representan unos incrementos importantes con relación al resto de los meses, los cuales exhiben una media de $4,85 \pm 2,18 \times 10^9$ células/m³. En el caso de las diatomeas, las cuales representaron el grupo más abundante del microfitobentos con una representación de 79 %, se obtuvo una media de $21,42 \pm 10,18 \times 10^9$ células/m³ con valores constantes en la mayoría de los meses, a excepción de agosto en la que se alcanzó una densidad media de $49,33 \times 10^9$ células/m³. El resto de los grupos manifestaron pocas variaciones, con abundancias medias de $7,33 \pm 2,93 \times 10^8$ células/m³ en el caso de los dinoflagelados, $2,31 \pm 1,22 \times 10^8$ células/m³ de euglenofitas y $4,81 \pm 4,33 \times 10^7$ células/m³ de clorofitas (Figura 4).

Regarding the established zones, zone 1 showed a mean richness of 240 species without considerable differences between the rocky and sandy substrates; zone 2 showed the highest one with major variation between both substrates, obtaining 252 species in the sandy substrate and 237 in the rocky one; and zone 3 showed a slightly lower richness with a mean of 232 species. Concerning the abundance, the highest values were obtained in July and August (at the beginning of the rainy season) with maxima close to 10×10^{10} cells/m³. As of September, a mean density of $24.53 \pm 3.84 \times 10^9$ cells/m³ was obtained, which indicates a stability in the abundance of microphytobenthos, even in periods of greater sediment instability, when the recorded abundances varied more with the substrate type than with the zone.

While performing the group analysis, it was observed that the relative abundance varied by a greater magnitude in diatoms and cyanobacteria during the evaluated months. This is due to the increased density of cyanobacteria in July and August, when averages of 27.56×10^9 cells/m³ and 22.23×10^9 cells/m³ were reached, which represent important increases regarding to the other months, showing a mean of $4.85 \pm 2.18 \times 10^9$ cells/m³. In the case of diatoms, which represented the most abundant microphytobenthos group, with 79 %, a mean of $21.42 \pm 10.18 \times 10^9$ cells/m³ was obtained, with constant values in most months, except August, when a mean density of 49.33×10^9 cells/m³ was reached. The other groups showed few variations, with mean abundances of $7.33 \pm 2.93 \times 10^8$ cells/m³ in the case of dinoflagellates, $2.31 \pm 1.22 \times 10^8$ cells/m³ of Euglenophyta, and $4.81 \pm 4.33 \times 10^7$ cells/m³ of Chlorophytes (Figure 4).

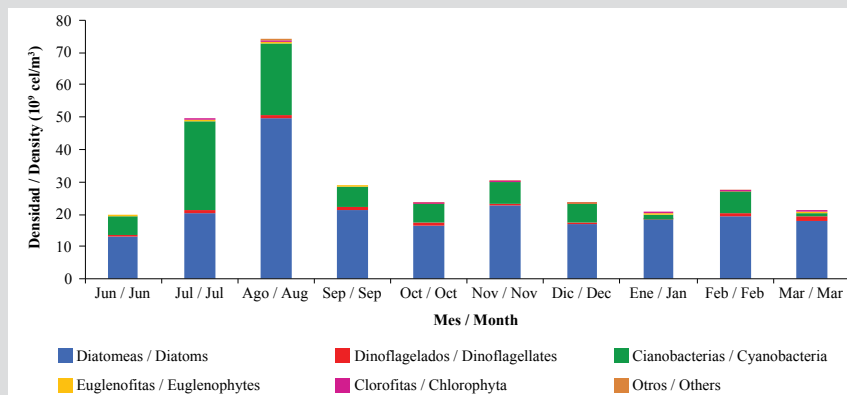


Figura 4. Variación temporal de la abundancia media de los grupos de microalgas bentónicas de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015.

Figure 4. Temporal variation of the means richness of the benthic microalgae groups in the coastal zone between Chirimena and Puerto Francés between June 2014 and March 2015.

Por otra parte, el índice de diversidad biológica mostró valores superiores a 2,5 bits/cél, siendo menor en julio y agosto con valores cercanos a 2,8 bits/cél y superior entre septiembre y marzo con una media de 3,3 bits/cél. En el análisis de similaridad (Anosim), no se encontraron diferencias significativas entre las zonas ($R = 0,13$; $P = 0,006$) pero sí entre los meses ($R = 0,677$; $P = 0,00001$), de los cuales solo en junio, julio y marzo se diferenciaron de los otros meses. La prueba SIMPER indicó que las muestras presentaron similitudes entre 38,7 % en junio y 51,1 % en marzo con fluctuaciones entre los meses. Al comparar, se obtuvo que junio y julio presentaron una similaridad media con el resto de los meses de 35,9 y 37,3 %, respectivamente y entre el resto de los meses, se observaron similitudes un poco mayores que fluctuaron entre 40 y 47 %. Las especies que contribuyeron a estas variaciones en la comunidad fueron las cianobacterias: *Merismopedia* y *Trichodesmium thiebautii* y las diatomeas: *Nitzschia* sp1., *Cocconeis* sp., *Amphora angustissima*, *Opephora pacifica*, *Thalassiothrix longissima* y varias especies del género *Navicula*.

En cuanto a la diferenciación de la comunidad en función del tipo de sustrato, el ANOSIM mostró diferencias significativas ($R = 0,263$; $P = 0,00001$), que se evidencian en el análisis de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), donde se puede observar una diferenciación clara entre ambos grupos que sugiere que la comunidad pudiera variar en función del tipo de sustrato (Figura 5). La prueba SIMPER indicó una similaridad entre las muestras del sustrato arenoso del 44,88 % en la que especies como *Nitzschia* sp1., *Amphora angustata*, *Merismopedia* spp., *Cocconeis* sp., *Navicula pavillardii*, *Carinasigma recta*, *Thalassiosira aestivalis*, *Nitzschia frustulum*, *Stauroneis acuta* y *Cocconeis sublittoralis* contribuyeron a 70 % de esta similaridad. En el caso del sustrato rocoso, se obtuvo una similaridad entre las muestras de 43 %, en la que además de las mismas especies mencionadas para el sustrato arenoso, contribuyeron *Paralia sulcata*, *Thalassiothrix longissima*, *Navicula arenicola*, *Nostoc* spp., *Fragilaria capucina* y *Trichodesmium thiebautii*.

Asociación entre las variables ambientales y los componentes del microfitobentos

A partir de la prueba Bioenv, se obtuvo una correlación de Spearman con las siete variables ambientales del 9 %, siendo la temperatura, salinidad y concentración de nitritos las variables más importantes.

On the other hand, the biological diversity index showed values higher than 2.5 bits/cell, being lower in July and August, with values close to 2.8 bits/cell, and higher between September and March, with a mean of 3.3 bits/cell. In the Analysis of Similarities (ANOSIM), no significant differences were found between zones ($R = 0.13$; $P = 0.006$), but significant differences were found between months ($R = 0.677$; $P = 0.00001$), out of which only June, July, and March were different from the others. The SIMPER test indicated that samples showed similitudes between 38.7 % in June and 51.1 % in March, with fluctuations between months. When comparing the two months, June and July showed a mean similarity with the other months of 35.9 and 37.3 %, respectively, and, between the other months, slightly higher similarities were observed, fluctuating between 40 and 47 %. The species that contributed to these variations in the community were Cyanobacteria *Merismopedia* and *Trichodesmium thiebautii*, and diatoms *Nitzschia* sp1., *Cocconeis* sp., *Amphora angustissima*, *Opephora pacifica*, *Thalassiothrix longissimi*, as well as various species of the genus *Navicula*.

Regarding community differentiation as a function of the type of substrate, ANOSIM showed significant differences ($R = 0.263$; $P = 0.00001$), evidenced in the Analysis of Non-metric Multidimensional Scaling (nMDS), where a clear differentiation between both groups could be observed, suggesting that the community could vary as a function of the type of substrate (Figure 5). The SIMPER test indicates a 44.88 % similarity between the samples of the sandy substrate, where species such as *Nitzschia* sp1., *Amphora angustata*, *Merismopedia* spp., *Cocconeis* sp., *Navicula pavillardii*, *Carinasigma recta*, *Thalassiosira aestivalis*, *Nitzschia frustulum*, *Stauroneis acuta*, and *Cocconeis sublittoralis* contributed with 70 %. In the case of the rocky substrate, the similarity between the samples was 43 %. Here, besides the aforementioned species for the sandy substrate, *Paralia sulcata*, *Thalassiothrix longissima*, *Navicula arenicola*, *Nostoc* spp., *Fragilaria capucina*, and *Trichodesmium thiebautii* made their contributions.

Association between the environmental variables and the microphytobenthic components

From the Bioenv test, a Spearman correlation of 9 % was obtained with the seven environmental variables, with temperature, salinity, and nitrites concentration being the most important variables.

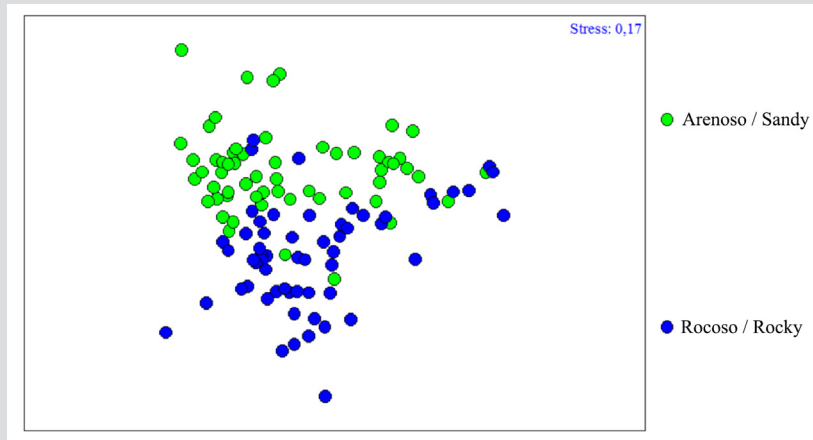


Figura 5. Análisis de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de la abundancia de microalgas bentónicas en los sustratos arenoso y rocoso de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015.

Figure 5. Analysis of Non-metric Multidimensional Scaling (nMDS) of the abundance of benthic microalgae in the sandy and rocky substrates of the coastal zone between Chirimena and Puerto Francés between June 2014 and March 2015.

DISCUSIÓN

La riqueza de diatomeas fue superior a la estimada en la isla de Caja de Muertos en Puerto Rico (Navarro *et al.*, 1989), el Caribe mexicano (López-Fuerte *et al.*, 2019), el Golfo de México (López-Fuerte *et al.*, 2017) y Baja California Sur (Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2014). No obstante, se asemeja a la obtenida por Siqueiros-Beltrones *et al.* (2017) en aguas del Pacífico mexicano. De igual manera, se encontró dominancia de los géneros *Amphora*, *Diplonopsis*, *Cocconeis*, *Nitzschia* y *Navicula*, tanto en términos de riqueza como de abundancia, lo cual parece ser una generalidad en la comunidad microfítobentónica (Navarro *et al.*, 1989; Facca *et al.*, 2002; Patil y Anil 2015; Al-Harbi, 2017; Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2017; López-Fuerte *et al.*, 2017, 2019).

En cuanto a los dinoflagelados, los estudios relacionados con praderas de fanerógamas muestran una riqueza de 20 especies en el Caribe colombiano y venezolano (Valerio y Díaz-Ramos, 2007, 2008; Rodríguez *et al.*, 2010; Quintana y Mercado-Gómez, 2014; Arbeláez *et al.*, 2017) en la que solo las especies *Cabra aremorica*, *Coolia malayensis*, *Gambierdiscus caribaeus*, *Prorocentrum belizeanum*, *P. concavum*, *P. emarginatum* y *Sinophysis microcephala* no se encontraron en este estudio. En cuanto a otros sustratos, la riqueza fue superior a la encontrada en un arrecife del Caribe mexicano (Almazan-Becerril *et al.*, 2012) y en varios sustratos en la región oriental de Venezuela (Navarro-Vargas *et al.*, 2014; Marchan-Álvarez *et al.*, 2017) pero cercana a la obtenida en una playa arenosa en Francia (Gómez y Artigas, 2014). No obstante, las especies de dinoflagelados bentónicos identificadas en otros trabajos en las costas de Venezuela fueron halladas en este

DISCUSSION

Diatom richness was higher than that estimated in Caja de Muertos Island in Puerto Rico (Navarro *et al.*, 1989), the Mexican Caribbean (López-Fuerte *et al.*, 2019), the Gulf of Mexico (López-Fuerte *et al.*, 2017), and Baja California Sur (Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2014). However, it is similar to that obtained by Siqueiros-Beltrones *et al.* (2017) in waters of the Mexican Pacific. Likewise, a dominance of the genera *Amphora*, *Diplonopsis*, *Cocconeis*, *Nitzschia*, and *Navicula* was found, both in terms of richness and abundance, which seems to be general in the microphytobenthic community (Navarro *et al.*, 1989; Facca *et al.*, 2002; Patil and Anil, 2015; Al-Harbi, 2017; López-Fuerte *et al.*, 2017, 2019; Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2017).

Regarding the dinoflagellates, the studies related to phanerogam prairies show a richness of 20 species in the Colombian and Venezuelan Caribbean (Valerio and Díaz-Ramos, 2007, 2008; Rodríguez *et al.*, 2010; Quintana and Mercado-Gómez, 2014; Arbeláez *et al.*, 2017) where only the species *Cabra aremorica*, *Coolia malayensis*, *Gambierdiscus caribaeus*, *Prorocentrum belizeanum*, *P. concavum*, *P. emarginatum*, and *Sinophysis microcephala* were not found. Regarding other substrates, the richness was higher than that found in a reef in the Mexican Caribbean (Almazan-Becerril *et al.*, 2012) and in various substrates in Venezuela's eastern zone (Navarro-Vargas *et al.*, 2014; Marchan-Álvarez *et al.*, 2017), but close to that obtained in a sandy beach in France (Gómez and Artigas, 2014). However, the species of benthic dinoflagellates identified in other works in the Venezuelan coasts were found in this study (Valerio and Díaz-Ramos,

estudio (Valerio y Díaz-Ramos, 2007, 2008; Navarro-Vargas *et al.*, 2014; Marchan-Álvarez *et al.*, 2017).

En líneas generales, el número de especies identificadas en esta investigación indica una complejidad alta de la estructura comunitaria, en las que algunos grupos funcionales están representados por muchas especies, lo cual facilita que la energía se transfiera a través de las vías tróficas. En consecuencia, se tienen interacciones más complejas que tienden a aumentar la estabilidad de la red trófica y, por ende, la capacidad de resiliencia (Sokolowski *et al.*, 2012). De hecho, se conoce la existencia de redes competitivas complejas en el microfitobentos y que la heterogeneidad de hábitats y los micronichos pueden explicar la diversidad en esta comunidad (de Jong y Admiraal, 1984).

Con relación a la abundancia, la variabilidad temporal se mantuvo homogénea, con valores máximos entre julio y agosto por aumentos de las cianobacterias y diatomeas respectivamente, alcanzándose una densidad máxima en el orden de 10^5 células/cm³. Estos valores están en el límite inferior indicado por MacIntyre *et al.* (1996) y Schmidt *et al.* (1998), quienes consideran abundancias medias entre 10^5 células/cm³ y 10^7 células/cm³ en los primeros 10 mm de los sedimentos, llegando a alcanzar en algunos casos 10^9 células/cm³, basados en estudios realizados en EE.UU., Noruega, Países Bajos, España y Dinamarca. Sin embargo, Round (1971) distingue densidades entre 10^3 y 10^4 células/cm³ y Cibic *et al.* (2007) cuantificaron abundancias entre 10^4 y 10^5 células/cm³ en el golfo Trieste, al noreste del mar Adriático, las cuales son similares a las encontradas en este estudio.

Al comparar con otros estudios, se obtuvieron densidades 100 veces menor a la encontrada en la laguna de Venecia en Italia (Facca *et al.*, 2002) y en un humedal salino dominado por cianobacterias en Río de Janeiro (Masuda y Enrich-Prast, 2016). En el caso del mar Caribe, no se pueden hacer comparaciones con otros estudios debido a que los pocos que han calculado la densidad la han relacionado con la biomasa de macroalgas o fanerógamas marinas debido a que ellas proporcionan heterogeneidad de espacio para el asentamiento y colonización de epifitas, aumentando la probabilidad de que haya mayor riqueza y abundancia de microalgas. Sin embargo, se puede comparar con la densidad de dinoflagelados obtenida por Marchan-Álvarez *et al.* (2017), quienes obtuvieron valores 20 veces menores.

Es importante considerar que este muestreo incluye núcleos con una profundidad de 1 cm, lo cual pudiera afectar cuantiosamente las estimaciones, al considerar que la zona

2007, 2008; Navarro-Vargas *et al.*, 2014; Marchan-Álvarez *et al.*, 2017).

In general terms, the number of species identified in this research indicates high complexity in the community structure, where some functional groups are represented by many species. This facilitates energy transfers through trophic pathways. Consequently, there are more complex interactions that tend to increase the stability of the trophic network and therefore the capacity for resilience (Sokolowski *et al.*, 2012). In fact, it is known that the existence of complex competitive networks in microphytobenthos with the heterogeneity of habitat and microniches could explain the diversity of this community (de Jong and Admiraal, 1984).

Regarding abundance, temporal variability remains homogeneous, with maximum values between July and August due to increases in cyanobacteria and diatoms respectively, reaching a maximum density within the range of 10^5 cells/cm³. These values are in the lower limit indicated by MacIntyre *et al.* (1996) and Schmidt *et al.* (1998), who considered mean abundances between 10^5 cells/cm³ and 10^7 cells/cm³ in the first 10 mm of sediment, reaching 10^9 cells/cm³ in some cases, based on studies conducted in the USA, Norway, the Netherlands, Spain, and Denmark. However, Round (1971) distinguishes densities between 10^3 and 10^4 cells/cm³, and Cibic *et al.* (2007) quantified abundances between 10^4 and 10^5 cells/cm³ in the Trieste Gulf, in the north-east of the Adriatic Sea, which are like those found in this study.

In comparison with other studies, densities were obtained which were 100 times lower than those found in Venice Lagoon in Italy (Facca *et al.*, 2002) and in a saline wetland dominated by cyanobacteria in Rio de Janeiro, Brazil (Masuda and Enrich-Prast, 2016). In the case of the Caribbean Sea, comparisons cannot be made with other studies, since the few that calculated density associated it with macroalgae or marine phanerogam biomass, as they provide heterogeneity of space for the settlement and colonization of Epiphytes, growing the probability of increased microalgae richness and abundance. However, said density can be compared to that of dinoflagellates obtained by Marchan-Álvarez *et al.* (2017), which was 20 times lower.

It is important to consider that this sampling includes nuclei of 1 cm depth, which could substantially affect the estimations, considering that the photic zone of sediments is around 2 mm. Although, in sandy sediments, microalgae can reach 16 cm of depth, but with an important decrease in density from the first 5 mm (Joint, 1978).

fónica de los sedimentos está por el orden de 2 mm. Aunque, en los sedimentos arenosos, las microalgas pueden alcanzar 16 cm de profundidad, pero con una disminución importante de su densidad a partir de los primeros 5 mm (Joint, 1978).

En cuanto a la relación de esta comunidad con las condiciones ambientales, las tendencias climáticas a nivel global y regional incluyen cambios de temperatura, nivel del mar, amplitud de la marea, precipitaciones, aportes de los ríos, turbidez y frecuencia e intensidad de tormentas, los cuales son factores con efectos potenciales sobre la biomasa y la producción primaria microfítobentónica a largo plazo (van der Wal *et al.*, 2010). A pesar de esto, muchos estudios evidencian la importancia de factores a nivel local, sugiriendo que la composición taxonómica del microfítobentos es el resultado de una interacción compleja de factores tanto biológicos como ambientales; que incluyen la luz, salinidad, nutrientes, herbivoría y tipo de sedimento (Van der Grinten *et al.*, 2004; Jesus *et al.*, 2006).

En la costa central de Venezuela, la temperatura suele ser estable y los nutrientes están disponibles durante todo el año, por lo que la inestabilidad del sedimento en época de surgencia y la disminución de la penetración de la luz por la carga sedimentaria de los ríos en época de lluvias pueden ser los factores más importantes en la distribución y abundancia de estos organismos. Se ha demostrado que, en los arrecifes de coral, la temperatura puede determinar hasta 70 % de la variabilidad de las poblaciones microfítobentónicas (Blackford, 2002). Los géneros *Nitzschia*, *Gyrosigma*, *Navicula* y *Amphora*, los cuales se encuentran ampliamente distribuidos en las zonas costeras de todo el mundo, incluyendo esta, se asocian a temperaturas altas (Cibic *et al.*, 2009). También se ha observado que mientras la abundancia de la mayoría de los géneros de diatomeas aumenta con la temperatura, los géneros *Pinnularia* y *Diploneis* prefieren temperaturas bajas (Cibic *et al.*, 2007). Sin embargo, en ambientes tropicales en los que las temperaturas tienen variaciones que no superan 5 °C, dificulta ver este tipo de relaciones entre las especies y variables ambientales específicas, lo cual pudiera explicar la relación escasa que se obtuvo entre la composición y distribución de la comunidad con las variables ambientales estimadas.

Con respecto a la salinidad, su efecto depende de la capacidad de adaptación de cada una de las especies, lo cual varía incluso entre las del mismo género (Cibic *et al.*, 2012). Diversos estudios taxonómicos han demostrado composiciones de especies muy diversas con variaciones temporales en el dominio de especies, lo que indica una competencia intensa en esas comunidades, que favorecen a algunas especies (Admiraal,

Regarding the relationship of this community with environmental conditions, the global and regional climatic trends include changes in temperature, sea level, tidal range, rainfall, river inputs, turbidity, and storm frequency and intensity, which are factors with a potential effect on biomass and long-term microphytobenthic primary production (van der Wal *et al.*, 2010). Despite this, many studies evidence the importance of local factors, suggesting that the taxonomic composition of microphytobenthos is the result of a complex interaction of factors both biologic and environmental; they include light, salinity, nutrients, herbivory, and sediment type (Van der Grinten *et al.*, 2004; Jesus *et al.*, 2006).

In Venezuelan central coast, the temperature is mostly stable, and nutrients are available throughout the year, so the sediment instability during a period of emergence and the decrease in light penetration due to the rivers' sediment load in the rainy season could be the most important factors in the distribution and abundance of these organisms. It has been proven that, in coral reefs, the temperature can determine up to 70 % of the microphytobenthic population variability (Blackford, 2002). Genera *Nitzschia*, *Gyrosigma*, *Navicula*, and *Amphora*, which are widely distributed in the coastal zones worldwide, including this zone, are associated with high temperatures (Cibic *et al.*, 2009). It has also been observed that, while the abundance of most diatom genera increases with temperature, the genera *Pinnularia* and *Diploneis* prefer lower temperatures (Cibic *et al.*, 2007). However, in tropical environments where temperatures have variations lower than 5 °C, it is difficult to observe this type of relationship between the species and specific environmental variables, which could explain the scarce relationship obtained between the composition and distribution of the community with the estimated environmental variables.

Regarding salinity, its effect will depend on the adjustment capacity of each species, which varies even between same-genus species (Cibic *et al.*, 2012). Different taxonomic studies have shown compositions of very diverse species with temporal variation in their domain, which indicates an intense competition in these communities, which favors some species (Admiraal, 1984). In the case of tropical regions, the relationships of microphytobenthic components with environmental variables have been scarcely studied, so more research is required. In a study conducted in the intertidal zone of a Korean estuary, it was observed that genera *Amphora* and *Navicula* were more abundant when the salinity decreased, which coincides with this study's findings (Du *et al.*, 2009).

1984). En el caso particular de las regiones tropicales, las relaciones de los componentes del microfítobentos con las variables ambientales han sido escasamente estudiadas, por lo que se requiere mayor investigación. En un estudio realizado en la zona intermareal de un estuario en Corea se observó que los géneros *Amphora* y *Navicula* eran más abundantes cuando la salinidad disminuía, lo cual coincide con lo hallado en este estudio (Du *et al.*, 2009).

En cuanto al tipo de sedimento, los componentes de la comunidad microfítobentónica suelen variar considerablemente. Por ejemplo, en sedimentos arenosos, donde existe un estrés hidrodinámico alto, las microalgas suelen unirse firmemente a las partículas del sedimento y resistir la abrasión, dominando diatomeas episámmicas monorrafídeas, tales como *Cocconeis* spp. y *Achnanthes* spp., así como cianobacterias del género *Merismopedia* (Paterson y Hagerthey, 2001). De igual manera, los sustratos rocosos suelen exhibir una diversidad alta por la complejidad que les confiere la estructura basal y los propios organismos que colonizan este sustrato, aunque se requiere la ejecución de más investigaciones al respecto (Fuji *et al.*, 1991; Maggi *et al.*, 2017). No obstante, Siqueiros-Beltrones *et al.* (2014) encontraron diferencias significativas en la estructura comunitaria de estos sustratos, similares a las encontradas en este estudio.

Finalmente, en este trabajo se indican nuevos registros de especies de microalgas para Venezuela, que tributan al conocimiento de la diversidad biológica de la región. Aunque presentaron pocas variaciones estacionales de su densidad, mostraron un recambio significativo de especies cuando iniciaron las precipitaciones, por lo que factores ambientales como la luz, concentración de material en suspensión, salinidad y estabilidad de los sedimentos pudieran incidir sobre esta comunidad. No obstante, se evidenció una interacción compleja entre las variables que inciden sobre la estructura comunitaria del microfítobentos y el resto de los productores primarios, la cual debe ser estudiada con mayor detenimiento.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por Petróleos de Venezuela, S.A. Los análisis de laboratorio fueron realizados en los laboratorios de Ecología de Sistemas Acuáticos del Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la Universidad Central de Venezuela y los de Ecotoxicología y Química Ambiental de PDVSA Intevep.

With regard to the sediment type, the components of the microphytobenthic community vary considerably. For instance, in sandy sediment, where there is high hydrodynamic stress, microalgae stick firmly to the sediment particles and resist the abrasion, with the episámmic monorhaphid diatoms such as *Cocconeis* spp. and *Achnanthes* spp. being dominant, as well as cyanobacteria of the genus *Merismopedia* (Paterson and Hagerthey, 2001). Likewise, the rocky substrates show a high diversity due to the complexity provided by the basal structure and the organisms colonizing this substrate, although more research is required on the subject (Fuji *et al.*, 1991; Maggi *et al.*, 2017). However, Siqueiros-Beltrones *et al.* (2014) found significant differences in the community structure of these substrates, which were not evidenced in this study.

Finally, new reports of microalgae species for Venezuela are indicated in this work, which contribute to the knowledge of the region's biological diversity. Although they show few seasonal variations in density, they showed a significant replacement of species when rainfall began, whereby environmental factors such as light, concentration of suspended matter, salinity, and sediment stability could influence this community. However, a complex interaction between variables influencing the microphytobenthos community structure and the other primary producers was evidenced, which must be carefully studied.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was funded by Petróleos de Venezuela, S.A. The laboratory analyses were carried out in the laboratories of Ecology of Aquatic Systems of the Institute of Tropical Zoology and Ecology of the Universidad Central de Venezuela, and those of Ecotoxicology and Environmental Chemistry of PDVSA Intevep.



BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Admiraal, W. 1984. The ecology of estuarine sediment inhabiting diatoms. *Phycol. Res.*, 3: 269.
- Aguilar, A., Y. Okolodkov, F. Merino, I. Osorio y J. Herrera. 2014. Variación espacial de dinoflagelados bentónicos/epifíticos en aguas costeras del norte de Yucatán (agosto de 2011). 147-160. En: Botello, A., J. von Osten, J. Benítez y G. Gold (Eds.). Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias. UAC, UNAM-ICMYL, CINVESTAV, Mérida. 1174 p. https://www.researchgate.net/publication/270453899_Variacion_espacial_de_dinoflagelados_bentonicoepifiticos_en_aguas_costeras_del_norte_de_Yucatan_agosto_de_2011
- Al-Harbi, S. 2017. Epiphytic microalgal dynamics and species composition on brown seaweeds (Phaeophyceae) on the northern coast of Jeddah, Saudi Arabia. *J. Oceanogr. Mar. Sci.*, 5(1): 1-9. <https://www.doi.org/10.4172/2572-3103.1000153>
- Almazán-Becerril, A., G. Rosiles-González, S. Escobar-Morales, M. Rodríguez-Palacios y D. Hernández-Becerril. 2012. Dinoflagelados bentónicos del arrecife mesoamericano: Caribe mexicano. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México D.F. <https://doi.org/10.15468/zkdrko>
- Al-Yamani, F. and M. Saburova. 2019. Marine phytoplankton atlas of Kuwait's waters. Institute for Scientific Research, Kuwait. 336 p.
- American Public Health Association. 1998. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association, American Water Works Association and Water Environmental Federation, Washington. 1220 p.
- Arbeláez, N., J. Mancera y B. Reguera. 2017. Dinoflagelados epifitos de *Thalassia testudinum* en dos sistemas costeros del Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 46(2): 9-40. <https://doi.org/10.25268/bimc.invenmar.2017.46.2.725>
- Balech, E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico sudoccidental. Instituto Español de Oceanografía, Madrid. 310 p.
- Berárd-Therriault, L., M. Poulin and L. Bossé. 1999. Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du Golfe de Saint-Laurent. Incluant également certains protozoaires. Conseil National de Recherches du Canada, Ottawa. 388 p.
- Blackford, J. 2002. The influence of microphytobenthos on the northern Adriatic ecosystem: a modelling study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 55: 109-123. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0890>
- Blanchard, G., J. Guarini, F. Orvain and P. Sauriau. 2001. Dynamic behavior of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 264: 85-100. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00312-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00312-4)
- Chretiennot-Dinet, M., A. Sourmia, M. Ricard and C. Billard. 1993. A classification of the marine phytoplankton of the world from class to genus. *Phycology*, 32(3): 159-179. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-32-3-159.1>
- Cibic, T., O. Blasutto, C. Falconi and S. Umani. 2007. Microphytobenthic biomass, species composition and nutrient availability in sublittoral sediments of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 75: 50-62. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.01.020>
- Cibic, T., O. Blasutto and N. Bettoso. 2009. Microalgal-meiofaunal interactions in a sublittoral site of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea, Italy): A three-year study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 370: 144-154. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.12.006>
- Cibic, T., C. Comici, A. Bussani and P. Del Negro. 2012. Benthic diatom response to changing environmental conditions. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 115: 158-169. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.03.033>
- Clarke, K., R. Gorley, P. Somerfield and R. Warwick. 2014. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E: Plymouth Marine Laboratory, Plymouth. 255 p. <http://www.vliz.be/imisdocs/publications/ocrd/213560.pdf>
- Crespo, M., C. Pereira, E. Zoppi De Roa, J. Scott-Frías, E. Montiel y V. Hernández. 2020. Composición y abundancia del zooplancton marino y costero del estado Miranda, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 59(01): 69-84. <http://www.iov-udo.com/revista/index.php/boletin57-1/login?source=%2Frevista%2Findex.php%2Fboletin57-1%2Fissue%2Farchive>
- Cupp, E. 1943. Marine plankton diatoms of the west coast of North America. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Tech. Ser.*, 15: 1-238. https://escholarship.org/content/qt922945w8/qt922945w8_noSplash_253fe42125d7c12405eeab0205b7ec7b.pdf
- Dalu, T., J. Adams, J. Taylor, G. Bate, M. Nunes, P. Froneman and R. Wasserman. 2018. Overview and status of estuarine microphytobenthos ecological research in South Africa. *Afr. J. Mar. Sci.*, 40(1): 1-12. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2018.1431309>
- De Jong, L. and W. Admiraal. 1984. Competition between three estuarine benthic diatom species in mixed cultures. *Mar. Ecol.*, 18: 269-275. <https://doi.org/10.3354/meps018269>
- Delgado, G., C. Lechuga-Devéze, L. Troccoli and C. Salinas. 2006. Epiphytic dinoflagellates associated with ciguatera in the northwestern coast of Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 54(2): 299-310. <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i2.13870>
- Du, G., M. Son, M. Yun, S. An and I. Chung. 2009. Microphytobenthic biomass and species composition in intertidal flats of the Nakdong River estuary, Korea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 82: 663-672. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.03.004>
- Facca, C., A. Sfriso and G. Socal. 2002. Changes in abundance and composition of phytoplankton and microphytobenthos due to increased sediment fluxes in the Venice Lagoon, Italy. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 54: 773-792. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0848>
- Ferguson, J. 1968. Dinoflagellates of the Caribbean Sea and adjacent areas. University of Miami, Florida. 142 p.
- Fuji, A., H. Watanabe, K. Ogura, T. Noda and S. Goshima. 1991. Abundance and productivity of microphytobenthos on a rocky shore in southern Hokkaido. *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.*, 42(4): 136-146. https://eprints.lib.hokudai.ac.jp/dspace/bitstream/2115/24085/1/42%284%29_P136-146.pdf

- Gómez, F. and L. Artigas. 2014. High diversity of dinoflagellates in the intertidal sandy sediments of Wimereux (north-east English Channel, France). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 94(3): 443-457. <https://doi.org/10.1017/S0025315413001744>
- Guiry, M. and G. Guiry. 2021. AlgaeBase. <http://www.algaebase.org> [23/02/2021].
- Hammer, O., D. Harper and P. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.*, 4(1): 1-9. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Hernández, O., J. Herrera y F. Merino. 2013. Nueve nuevos registros de diatomeas bentónicas de los géneros *Climaconeis*, *Cocconeis*, *Licmophora*, *Talaroneis*, *Oestrupia*, *Petronéis* y *Synedrosphenia* en la costa norte de la península de Yucatán, México. *Hidrobiol.*, 23(2): 154-168. <http://www.scielo.org.mx/pdf/hbio/v23n2/v23n2a4.pdf>
- Herrera, A. and D. Bone. 2011. Influence of riverine outputs on sandy beaches of Higuero, central coast of Venezuela. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 39(1): 56-70. <https://scielo.conicyt.cl/pdf/lajar/v39n1/art06.pdf>
- Hoppenrath, M., S. Murray, N. Chomérat and T. Horiguchi. 2014. Marine benthic dinoflagellates – unveiling their worldwide biodiversity. *Kleine Senckenberg-Reihe*, 54: 1-266. <https://doi.org/10.1111/pre.12076>
- Ignatiades, L. 1994. Species dominance and niche breadth in “bloom” and “non-bloom” phytoplankton populations. *Oceanol. Acta*, 17(1): 89-96. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00099/21022/18648.pdf>
- Jesus, B., C. Mendes, V. Brotas and D. Paterson. 2006. Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution: Modeling the productive biomass and improving ground truth measurements. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 332 (1): 60-74. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.11.005>
- Joint, I. 1978. Microbial production of an estuarine mudflat. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7: 185-195. [https://doi.org/10.1016/0302-3524\(78\)90074-9](https://doi.org/10.1016/0302-3524(78)90074-9)
- Kang, C., J. Kim, K. Lee, J. Kim, P. Lee and J. Hong. 2003. Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea: dual stable C and N isotope analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 259: 79-92. <https://doi.org/10.3354/meps259079>
- Launeau, P., V. Méléder, C. Verpoorter, L. Barillé, F. Kazemipour-Ricci, M. Giraud, B. Jesus and E. Le Menn. 2018. Microphytobenthos biomass and diversity mapping at different spatial scales with a hyperspectral optical model. *Remote Sens.*, 10(5): 1-29. <https://doi.org/10.3390/rs10050716>
- López-Fuerte, F., D. Siqueiros-Beltrones, L. Veleva and D. Huerta-Quintanilla. 2017. Species composition and assemblage structure of microfouling diatoms growing on fiberglass plates off the coast of Yucatán, Mexico. *Hidrobiol.*, 27(1): 23-37. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57853140003>
- López-Fuerte, F., D. Siqueiros-Beltrones and L. Veleva. 2019. Diatoms (Bacillariophyta) from artificial substrates and sediments in the Caribbean Sea off Yucatan, Mexico. *Phytotaxa*, 406(1): 1–54. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.406.1.1>
- Loza, S., M. Sánchez, M. Carmenate y D. Siqueiros. 2011. Adición a la microflora de diatomeas de las aguas marinas de Cuba. *Ser. Oceanol.*, 8: 47-52. <https://aquadocs.org/bitstream/handle/1834/4058/articulo86.pdf?sequence=1>
- MacIntyre, H., R. Geider and D. Miller. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the “Secret Garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries*, 19(2A): 186-201. <https://doi.org/10.2307/1352224>
- Madigan, M., J. Martinko y J. Parker. 1999. Eukaryota: micro-organismos eucarióticos. 770-774. En: Madigan, M., J. Martinko y J. Parker (Eds.). *Brock, Biología de los microorganismos*. Prentice Hall, Madrid. 1200 p.
- Maggi, E., L. Rindi, M. Dal Bello, D. Fontanini, A. Capocchi, L. Bongiorno and L. Benedetti-Cecchi. 2017. Spatio-temporal variability in Mediterranean rocky shore microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 575: 17-29. <https://doi.org/10.3354/meps12216>
- Marchan-Álvarez, J., L. Valerio-González, L. Troccoli-Ghinaglia y F. López. 2017. Dinoflagelados bentónicos nocivos, asociados con el sedimento arenoso en dos playas de la isla de Margarita, Venezuela. *Rev. Biodivers. Neotrop.*, 7(3): 156-168. <https://doi.org/10.18636/BIONEOTROPICAL.V7I3.539>
- Masuda, L. and A. Enrich-Prast. 2016. Benthic microalgae community response to flooding in a tropical salt flat. *Braz. J. Biol.*, 76(3): 577-582. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.18314>
- Moreno-Ruiz, J., S. Licea y H. Santoyo. 1996. Diatomeas del golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, México. 272 p.
- Navarro, J., C. Pérez, N. Arce and B. Arroyo. 1989. Benthic marine diatoms of Caja de Muertos Island, Puerto Rico. *Nova Hedwigia*, 49: 333-367.
- Navarro-Vargas, G., J. Díaz-Ramos, L. Troccoli y S. Subero. 2014. Dinoflagelados epibentónicos presentes en diferentes sustratos en la bahía Turpialito, Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 53(2): 161-170. <http://www.iov-udo.com/revista/index.php/boletin57-1/login?source=%2Frevista%2Findex.php%2Fboletin57-1%2Fissue%2Farchive>
- Paterson, D. and S. Hagerthey. 2001. Microphytobenthos in contrasting coastal ecosystems: biology and dynamics. 106-125. En: Reise, K. (Ed). *Ecological comparisons of sedimentary shores*. Ecological studies. Springer-Verlag, Berlin. 387 p.
- Patil, J. and A. Anil. 2005. Biofilm diatom community structure: influence of temporal and substratum variability. *Biofouling*, 21: 189-206. <https://doi.org/10.1080/08927010500256757>
- Peragallo, H. and M. Peragallo. 1965. Diatomées marines du France et des districts maritimes voisins. A Asher Co., Amsterdam. 539 p.
- Pereira, C., A. Fernández, L. Troccoli y V. Hernández. 2000. Ocurrencia de floraciones nocivas de microalgas en las costas del estado Miranda, Venezuela. *Cienc. Amb. Clima*, 3(1):55-71. <https://doi.org/10.22206/cac.2020.v3i1.pp55-71>
- Pinckney, J. and R. Zingmark. 1993. Modeling the annual production of intertidal benthic microalgae in estuarine ecosystems. *J. Phycol.*, 29: 396-407. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1993.tb00140.x>



- Quintana, H. y J. Mercado-Gómez. 2017. Composición de dinoflagelados epifitos y forófitos en la costa norte del golfo de Morrosquillo, Sucre, Colombia. *Rev. Col. Cienc. Anim.*, 9(2):129-140. <https://doi.org/10.24188/recia.v9.n2.2017.550>
- Rodriguez, E., J. Mancera and B. Gavio. 2010. Survey of benthic dinoflagellates associated to beds of *Thalassia testudinum* in San Andrés Island, Seaflower Biosphere Reserve, Caribbean Colombia. *Acta Biol. Colomb.*, 15(2): 229-245. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/9781>
- Round, F. 1971. Benthic marine diatoms. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 9: 83-139.
- Round, F., R. Crawford and D. Mann. 1990. *The diatoms, biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge. 747 p.
- Saunders, R. and D. Glenn. 1969. *Diatoms. Memoirs of the Hourglass Cruises. Vol X.* Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory, St. Petersburg. 119 p.
- Schmidt, J., J. Deming, P. Jumars and R. Keil. 1998. Constancy of bacterial abundance in surficial marine sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 43: 976-982. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.5.0976>
- Siqueiros-Beltrones, D. y O. Hernández-Almeida. 2006. Florística de diatomeas epifitas en macroalgas de un manchón subtropical. *Oceánides*, 21(1): 11-61. <https://doi.org/10.37543/oceanides.v21i1-2.25>
- Siqueiros-Beltrones, D. and F. López-Fuerte. 2006. Benthic diatoms associated to red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) prop roots in Bahía Magdalena, B.C.S., México. *Biol. Trop.*, 54(1): 287-297. <https://www.scielo.sa.cr/pdf/rbt/v54n2/3820.pdf>
- Siqueiros-Beltrones, D., U. Argumedo-Hernández, J. Murillo-Jiménez y A. Marmolejo-Rodríguez. 2014. Diversidad de diatomeas bentónicas marinas en un ambiente ligeramente enriquecido con elementos potencialmente tóxicos. *Rev. Mex. Biodivers.*, 85: 1065-1085. <https://doi.org/10.7550/rmb.43748>
- Siqueiros-Beltrones, D., U. Argumedo-Hernández y F. López-Fuerte. 2017. Diversidad de especies de diatomeas bentónicas en la laguna Guerrero Negro (Reserva de la Biosfera El Vizcaíno), península de Baja California, México. *Rev. Mex. Biodivers.*, 88: 21–35. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.026>
- Sokolowski, A., M. Wolowicz, H. Asmus, R. Asmus, A. Carlier, Z. Gasiunaitė, A. Grémare, H. Hummel, J. Lesutienė, A. Razinkovas, P. Renaud, P. Richard and M. Kedra. 2012. Is benthic food web structure related to diversity of marine macrobenthic communities? *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 108: 76-86. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.11.011>
- Solé, M. y B. Vera. 1997. Caracterización de las macroalgas marinas bénticas en la región Chirimena-Punta Caimán, Edo. Miranda, Venezuela. *Caribb. J. Sci.*, 33(3-4): 180-190.
- Sournia, A. 1986. *Atlas du phytoplancton marin. Vol I.* Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 261 p.
- Spilmont, N., L. Seuront, T. Meziane and D. Welsh. 2011. There's more to the picture than meets the eye: Sampling microphytobenthos in a heterogeneous environment. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 95: 470-476. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.10.021>
- Stal, L. 2010. Microphytobenthos as a biogeomorphological force in intertidal sediment stabilization. *Ecol. Eng.*, 36: 236-245. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.12.032>
- Strickland, J. and T. Parsons. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 167: 1-310. https://epic.awi.de/id/eprint/39262/1/Strickland-Parsons_1972.pdf
- Tomas, C. 1996. *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press, New York. 598 p.
- Tomas, C. 1997. *Identifying marine phytoplankton*. Academic Press, New York. 874 p.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. Verein. Theor. Argiew. Limnol.* 9: 1-38. <https://doi.org/10.1080/005384680.1958.11904091>
- Valerio, L. y J. Díaz-Ramos. 2007. Dinoflagelados epifitos potencialmente tóxicos presentes en praderas de *Thalassia testudinum* en las costas nororientales de Venezuela. *Rev. Fac. Agron. LUZ*, 24(1): 39-43. <https://produccioncientificaluz.org/index.php/agronomia/article/view/26682>
- Valerio, L. y J. Díaz-Ramos. 2008. Distribución de dinoflagelados epifitos potencialmente tóxicos asociados a praderas de *Thalassia testudinum* en la isla La Tortuga, la bahía de Mochima y golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venez.*, 47(1): 47-58.
- Van der Grinten, E., S. Simis, C. Barranguet and W. Admiraal. 2004. Dominance of diatoms over cyanobacterial species in nitrogen-limited biofilms. *Archiv für Hydrobiologie* 161(1): 98-111. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0161-0099>
- Van der Wal, D., A. Wielemaker-van den Dool and P. Herman. 2010. Spatial synchrony in intertidal benthic algal biomass in temperate coastal and estuarine ecosystems. *Ecosystems*, 13: 338-351. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9322-9>
- Witkowski, A., H. Lange-Bertalot and D. Metzeltin. 2000. Diatom flora of marine coasts I. In *Iconographia Diatomologica*, Vol. 7, H. Lange-Bertalot (Ed.). A.R.G. Gantner Verlag K. G. Ruggell, Germany. 925 p.
- Yamaji, I. 1996. *Illustration of the marine plankton of Japan*. Hoikusha Publishers. Osaka, Japan. 369 p.

ANEXO / APPENDIX

Anexo 1. Lista de especies de microalgas y cianobacterias del microfítobentos de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés entre junio 2014 y marzo 2015. (S): especies presentes sólo en época de sequía, (P): especies presentes sólo en época de lluvias, (10³): indica la magnitud de la abundancia promedio en células/m³.

Appendix 1. List of microalgae and cyanobacteria species of microphytobenthos of the coastal zone between Chirimena and Puerto Francés between June 2014 and March 2015. S: species only present in drought season, P: species only present in rainy season, 10³: indicates the abundance mean magnitude in cell/m³.

DIATOMEAS			
<i>Achnanthes</i> sp. 10 ⁴	<i>Caloneis liber</i> 10 ⁷	<i>Epithemia turgida</i> 10 ⁵	<i>Lyrella exsul</i> 10 ⁶
<i>Achnanthes armillaris</i> 10 ⁵	<i>Caloneis liber</i> var. <i>linearis</i> 10 ⁷	<i>Eunotogramma laeve</i> (P) 10 ⁶	<i>Lyrella irrorata</i> 10 ⁷
<i>Achnanthes brevipes</i> (P) 10 ⁷	<i>Campylodiscus</i> sp1. 10 ⁶	<i>Eunotogramma marinum</i> 10 ⁸	<i>Lyrella lyra</i> 10 ⁵
<i>Achnanthes fimbriata</i> 10 ⁷	<i>Campylodiscus</i> sp2. (S) 10 ⁶	<i>Eupodisceae</i> 10 ⁵	<i>Manguinea rigida</i> (P) 10 ⁶
<i>Achnanthes subconstricta</i> (P) 10 ⁵	<i>Campylodiscus fastuosus</i> 10 ⁵	<i>Eupodiscus radiatus</i> 10 ⁵	<i>Mastogloia</i> sp. 10 ⁶
<i>Actinocyclus</i> sp. 10 ⁶	<i>Carinasigma recta</i> 10 ⁸	<i>Fallacia</i> sp. 10 ⁷	<i>Mastogloia pusilla</i> 10 ⁶
<i>Actinoptychus senarius</i> (S) 10 ⁶	<i>Catacombas gaillonii</i> 10 ⁸	<i>Fallacia nummularia</i> 10 ⁶	<i>Melosira nummuloides</i> (S) 10 ⁷
<i>Alveus marinus</i> 10 ⁶	<i>Cerataulina bicornis</i> 10 ⁷	<i>Fragilaria</i> sp1. (S) 10 ⁷	<i>Navicula</i> sp1. 10 ⁵
<i>Amphiprora</i> sp. (S) 10 ⁵	<i>Cerataulina pelagica</i> 10 ⁶	<i>Fragilaria</i> sp2. (S) 10 ⁷	<i>Navicula</i> sp2. 10 ⁵
<i>Amphitetras antediluviana</i> 10 ⁶	<i>Chaetoceros laciniosus</i> (P) 10 ⁵	<i>Fragilaria capucina</i> 10 ⁸	<i>Navicula</i> sp3. 10 ⁸
<i>Amphora</i> sp. 10 ⁷	<i>Chaetoceros tortissimus</i> 10 ⁷	<i>Fragilaria hyalina</i> (P) 10 ⁶	<i>Navicula</i> sp4. (S) 10 ⁷
<i>Amphora angustissima</i> 10 ⁹	<i>Climaconeis lorenzii</i> 10 ⁵	<i>Fragilaria striatula</i> 10 ⁸	<i>Navicula arenicola</i> 10 ⁸
<i>Amphora arcus</i> 10 ⁷	<i>Climacosphenia moniliger</i> 10 ⁷	<i>Fragilariopsis atlantica</i> (S) 10 ⁶	<i>Navicula cancellata</i> 10 ⁷
<i>Amphora arenicola</i> 10 ⁷	<i>Cocconeis</i> sp. 10 ⁸	<i>Giffenia cocconeiformis</i> 10 ⁶	<i>Navicula cincta</i> 10 ⁸
<i>Amphora bacillaris</i> (P)	<i>Cocconeis dirupta</i> 10 ⁷	<i>Glyphodesmis costatum</i> 10 ⁶	<i>Navicula directa</i> 10 ⁷
<i>Amphora bigibba</i> 10 ⁷	<i>Cocconeis distans</i> 10 ⁸	<i>Gomphonema</i> sp. 10 ⁶	<i>Navicula gregaria</i> 10 ⁷
<i>Amphora crassa</i> (P) 10 ⁶	<i>Cocconeis fasciolata</i> (S) 10 ⁶	<i>Grammatophora macilent</i> 10 ⁷	<i>Navicula lanceolata</i> 10 ⁸
<i>Amphora fluminensis</i> 10 ⁸	<i>Cocconeis scutellum</i> 10 ⁷	<i>Grammatophora marina</i> 10 ⁸	<i>Navicula lineola</i> 10 ⁷
<i>Amphora holsaticoides</i> 10 ⁶	<i>Cocconeis sublittoralis</i> 10 ⁸	<i>Grammatophora oceanica</i> 10 ⁷	<i>Navicula palpebralis</i> 10 ⁶
<i>Amphora lineolata</i> 10 ⁶	<i>Coscinodiscus granii</i> 10 ⁸	<i>Grammatophora undulata</i> (S) 10 ⁵	<i>Navicula pavillardii</i> 10 ⁹
<i>Amphora ovalis</i> 10 ⁵	<i>Coscinodiscus perforatus</i> 10 ⁵	<i>Guinardia flaccida</i> (P) 10 ⁶	<i>Navicula pennata</i> (S) 10 ⁶
<i>Amphora ostrearia</i> 10 ⁶	<i>Coscinodiscus radiatus</i> 10 ⁵	<i>Guinardia striata</i> (P) 10 ⁶	<i>Navicula scabriuscula</i> 10 ⁷
<i>Amphora proteus</i> 10 ⁷	<i>Coscinodiscus subtilis</i> 10 ⁷	<i>Gyrosigma acuminatum</i> 10 ⁷	<i>Neocalyptrella robusta</i> (P) 10 ⁵
<i>Amphora spectabilis</i> 10 ⁷	<i>Coscinodiscus wailesii</i> 10 ⁵	<i>Gyrosigma balticum</i> 10 ⁷	<i>Neodelphineis silenda</i> 10 ⁷
<i>Anaulus birostratus</i> 10 ⁵	<i>Ctenophora pulchella</i> 10 ⁸	<i>Gyrosigma distortum</i> 10 ⁷	<i>Neohuttonia reichardtii</i> 10 ⁶
<i>Arachnoidiscus</i> sp. 10 ⁶	<i>Cyclophora tenuis</i> (P) 10 ⁵	<i>Gyrosigma eximium</i> (P) 10 ⁵	<i>Nitzschia</i> sp1. 10 ⁹
<i>Asterionella formosa</i> (P) 10 ⁵	<i>Cyclotella litoralis</i> 10 ⁴	<i>Gyrosigma reversum</i> 10 ⁶	<i>Nitzschia</i> sp2. 10 ⁶
<i>Asterionellopsis glacialis</i> 10 ⁸	<i>Cylindrotheca closterium</i> 10 ⁸	<i>Gyrosigma tenuissimum</i> 10 ⁸	<i>Nitzschia</i> sp3. 10 ⁸
<i>Asteroplanus karianus</i> 10 ⁷	<i>Cymatonitzschia marina</i> 10 ⁵	<i>Halamphora acutiuscula</i> 10 ⁷	<i>Nitzschia</i> sp4. 10 ⁴
<i>Aulacodiscus</i> sp. 10 ⁷	<i>Delphineis</i> sp. 10 ⁷	<i>Halamphora coffeaeformis</i> 10 ⁶	<i>Nitzschia</i> sp5. 10 ⁷
<i>Auliscus reticulatus</i> 10 ⁶	<i>Delphineis minutissima</i> (S) 10 ⁷	<i>Halamphora cymbifera</i> 10 ⁶	<i>Nitzschia acicularis</i> 10 ⁸
<i>Auliscus sculptus</i> (S) 10 ⁶	<i>Denticula</i> sp. 10 ⁷	<i>Halamphora turgida</i> 10 ⁸	<i>Nitzschia clausii</i> 10 ⁸
<i>Auricula</i> sp. 10 ⁵	<i>Diatomella</i> cf. <i>balfouriana</i> 10 ⁷	<i>Hantzschia virgata</i> 10 ⁶	<i>Nitzschia dissipata</i> 10 ⁸
<i>Auliscus sculptus</i> (S) 10 ⁶	<i>Diplomenora cocconeiformis</i> (S) 10 ⁷	<i>Haslea wawriakae</i> 10 ⁷	<i>Nitzschia dissipata</i> var. <i>media</i> 10 ⁸
<i>Auricula</i> sp. 10 ⁵	<i>Diploneis bombus</i> 10 ⁷	<i>Helicotheca tamesis</i> (P) 10 ⁶	<i>Nitzschia filiformis</i> 10 ⁸
<i>Bacillaria paxillifera</i> 10 ⁸	<i>Diploneis crab</i> 10 ⁷	<i>Hemiaulus hauckii</i> (P) 10 ⁶	<i>Nitzschia frustulum</i> 10 ⁸
<i>Bellerochea malleus</i> 10 ⁶	<i>Diploneis interrupta</i> 10 ⁴	<i>Isthmia enervis</i> 10 ⁷	<i>Nitzschia longissima</i> 10 ⁸
<i>Biddulphia</i> sp. 10 ⁷	<i>Diploneis puella</i> 10 ⁶	<i>Lauderia annulata</i> 10 ⁷	<i>Nitzschia incurvata</i> var. <i>lorenziana</i> 10 ⁷
<i>Biddulphia alternans</i> 10 ⁶	<i>Diploneis suborbicularis</i> 10 ⁶	<i>Leptocylindrus danicus</i> (S) 10 ⁷	<i>Nitzschia pellucida</i> 10 ⁶
<i>Biddulphia biddulphiana</i> 10 ⁶	<i>Encyonema</i> sp. 10 ⁵	<i>Licmophora</i> sp1. 10 ⁶	<i>Nitzschia recta</i> 10 ⁶
<i>Biremis ambigua</i> 10 ⁸	<i>Entomoneis paludosa</i> 10 ⁶	<i>Licmophora abbreviata</i> 10 ⁸	<i>Nitzschia reversa</i> 10 ⁶
<i>Caloneis</i> sp. (P) 10 ⁶	<i>Epithemia gibba</i> (P) 10 ⁵	<i>Lyrella clavata</i> 10 ⁷	<i>Nitzschia sigma</i> 10 ⁷



DIATOMEAS			
<i>Nitzschia sigmoidea</i> (P) 10 ⁵	<i>Plagiolema confusum</i> 10 ⁷	<i>Rhizosolenia castracanei</i> 10 ⁶	<i>Toxarium undulatum</i> (P) 10 ⁶
<i>Nitzschia spathulata</i> 10 ⁵	<i>Plagiogramma</i> sp. (P) 10 ⁶	<i>Rhoicosigma</i> sp. 10 ⁷	<i>Trachyneis antillarum</i> 10 ⁷
<i>Odontella</i> sp. (P) 10 ⁷	<i>Plagiotropis lepidoptera</i> 10 ⁷	<i>Seminavis robusta</i> (S) 10 ⁵	<i>Triceratium favus</i> (P) 10 ⁶
<i>Odontella aurita</i> 10 ⁷	<i>Pleurosigma</i> sp. 10 ⁷	<i>Skeletonema costatum</i> 10 ⁶	<i>Triceratium reticulum</i> 10 ⁷
<i>Odontidium</i> sp. 10 ⁷	<i>Pleurosigma angulatum</i> 10 ⁶	<i>Stauroneis</i> sp. 10 ⁷	<i>Triceratium robertsonianum</i> 10 ⁷
<i>Opephora pacifica</i> 10 ⁸	<i>Pleurosigma formosum</i> 10 ⁷	<i>Stauroneis acuta</i> 10 ⁸	<i>Trieres mobiliensis</i> 10 ⁷
<i>Opephora schwartzii</i> 10 ⁷	<i>Pleurosigma inflatum</i> 10 ⁵	<i>Staurophora salina</i> 10 ⁷	<i>Tropidoneis</i> sp. 10 ⁷
<i>Palmerina hardmaniana</i> 10 ⁷	<i>Pleurosigma marinum</i> (P) 10 ⁶	<i>Stausira leptostauron</i> 10 ⁵	<i>Tropidoneis longa</i> 10 ⁷
<i>Paralia sulcata</i> 10 ⁸	<i>Pleurosigma normanii</i> 10 ⁷	<i>Stausirella mutabilis</i> 10 ⁷	<i>Tryblionella</i> sp. 10 ⁷
<i>Parlibellus delognei</i> 10 ⁷	<i>Pleurosigma pulchrum</i> 10 ⁵	<i>Striatella unipunctata</i> 10 ⁶	<i>Tryblionella angustata</i> (P) 10 ⁵
<i>Pauliella taeniata</i> 10 ⁷	<i>Pleurosigma salinarum</i> (P) 10 ⁷	<i>Surirella reniformis</i> 10 ⁷	<i>Tryblionella coarctata</i> (S) 10 ⁶
<i>Petroneis humerosa</i> 10 ⁷	<i>Pleurosira laevis</i> 10 ⁶	<i>Tabellaria flocculosa</i> (P) 10 ⁶	<i>Tryblionella navicularis</i> 10 ⁵
<i>Pinnularia</i> sp1. 10 ⁷	<i>Podocystis adriatica</i> 10 ⁷	<i>Tabularia fasciculata</i> 10 ⁸	<i>Ulnaria ulna</i> 10 ⁸
<i>Pinnularia</i> sp2. 10 ⁸	<i>Proboscia alata</i> 10 ⁵	<i>Tetramphora decusata</i> 10 ⁶	Diatomea 1 10 ⁷
<i>Pinnularia</i> sp3. (P) 10 ⁶	<i>Psammodictyon panduriforme</i> 10 ⁷	<i>Thalassionema nitzschioides</i> 10 ⁶	Diatomea 2 10 ⁷
<i>Pinnularia rectangulata</i> 10 ⁶	<i>Psammodiscus nitidus</i> 10 ⁷	<i>Thalassiosira aestivalis</i> 10 ⁸	Diatomea 3 10 ⁶
<i>Pinnularia trevelyana</i> 10 ⁷	<i>Ralfsiella smithii</i> 10 ⁶	<i>Thalassiosira eccentrica</i> 10 ⁶	Diatomea 4 10 ⁵
<i>Pinnunavis yarrensensis</i> (S) 10 ⁶	<i>Rhaphoneis amphicerus</i> 10 ⁷	<i>Thalassiosira gravida</i> 10 ⁶	Diatomea 5 10 ⁵
<i>Plagiodiscus nervatus</i> 10 ⁵	<i>Rhaphoneis rhombus</i> 10 ⁶	<i>Thalassiothrix longissima</i> 10 ⁸	

DINOFLAGELADOS			
<i>Alexandrium ostenfeldii</i> 10 ⁶	<i>Gonyaulax digitalis</i> 10 ⁵	<i>Phalacroma favus</i> 10 ⁵	<i>Protoperidinium roseum</i> (P) 10 ⁵
<i>Amphidiniella</i> sp. 10 ⁶	<i>Gonyaulax gracilis</i> (P) 10 ⁵	<i>Phalacroma pugiunculus</i> (S) 10 ⁵	<i>Protoperidinium sphaericum</i> 10 ⁵
<i>Amphidiniopsis</i> sp. 10 ⁵	<i>Gymnodinium cinctum</i> 10 ⁷	<i>Prorocentrum</i> sp. 10 ⁸	<i>Pselodinium fusus</i> 10 ⁵
<i>Amphidinium</i> sp. (P) 10 ⁶	<i>Gymnodinium ochraceum</i> 10 ⁵	<i>Prorocentrum balticum</i> 10 ⁶	<i>Pyrocystis fusiformis</i> 10 ⁶
<i>Amphidinium carterae</i> 10 ⁷	<i>Gymnodinium uberrimum</i> (P) 10 ⁵	<i>Prorocentrum gracile</i> 10 ⁷	<i>Pyrocystis pseudonoclitula</i> (S) 10 ⁵
<i>Archaeperidinium minutum</i> 10 ⁵	<i>Gyrodinium</i> sp. 10 ⁷	<i>Prorocentrum hoffmannianum</i> (S) 10 ⁶	<i>Pyrophacus horologium</i> (P) 10 ⁵
<i>Blepharocysta splendor-maris</i> 10 ⁵	<i>Gyrodinium estuariale</i> 10 ⁷	<i>Prorocentrum lima</i> 10 ⁷	<i>Roscoffia capitata</i> (S) 10 ⁶
<i>Coolia monotis</i> 10 ⁶	<i>Gyrodinium fusiforme</i> 10 ⁷	<i>Prorocentrum maculosum</i> (P) 10 ⁵	<i>Sinophysis grandis</i> (S) 10 ⁵
<i>Cystodinium closterium</i> 10 ⁶	<i>Heterocapsa triquetra</i> 10 ⁶	<i>Prorocentrum micans</i> (S) 10 ⁶	<i>Scripsiella acuminata</i> 10 ⁷
<i>Dinophysis acuminata</i> 10 ⁷	<i>Kryptoperidinium foliaceum</i> (S) 10 ⁶	<i>Prorocentrum norrisianum</i> 10 ⁸	<i>Triadinium polyedricum</i> (S) 10 ⁶
<i>Dinophysis operculata</i> 10 ⁵	<i>Lingulodinium polyedra</i> 10 ⁵	<i>Prorocentrum rhathymum</i> 10 ⁷	<i>Tripes furca</i> (S) 10 ⁵
<i>Dissodinium pseudolunula</i> 10 ⁷	<i>Nematodinium armatum</i> 10 ⁵	<i>Protoperidinium biconicum</i> (S) 10 ⁵	<i>Tripes fusus</i> 10 ⁵
<i>Diplopsalis lenticula</i> (S) 10 ⁶	<i>Ostreopsis heptagona</i> 10 ⁶	<i>Protoperidinium conicum</i> (S) 10 ⁵	Dinoflagelado 1 10 ⁶
<i>Exuviaella compressa</i> (P) 10 ⁶	<i>Ostreopsis lenticularis</i> (P) 10 ⁴	<i>Protoperidinium latum</i> (S) 10 ⁵	Dinoflagelado 2 10 ⁵
<i>Gambierdiscus toxicus</i> 10 ⁶	<i>Ostreopsis ovata</i> 10 ⁷	<i>Protoperidinium pellucidum</i> (P) 10 ⁶	Dinoflagelado 3 10 ⁵
<i>Goniodoma sphaericum</i> 10 ⁶	<i>Ostreopsis siamensis</i> 10 ⁷	<i>Protoperidinium punctulatum</i> 10 ⁶	

EUGLENOFITAS
<i>Anisonema acinus</i> 10 ⁷
<i>Euglena</i> sp. 10 ⁵
<i>Eutreptiella gymnastica</i> 10 ⁷
<i>Notosolenus ostium</i> 10 ⁸
<i>Phacus</i> sp. 10 ⁵
<i>Trachelomonas</i> sp. 10 ⁶
<i>Petalomonas</i> sp. 10 ⁷

CIANOBACTERIAS
<i>Anabaena</i> sp. 10 ⁷
<i>Arthrospira</i> sp. 10 ⁸
<i>Chroococcus</i> spp. 10 ⁷
<i>Gloeocapsa</i> sp. 10 ⁶
<i>Lyngbya</i> spp. 10 ⁷
<i>Merismopedia</i> sp. 10 ⁹

<i>Nostoc</i> spp. 10 ⁸
<i>Oscillatoria</i> sp. 10 ⁸
<i>Phormidium</i> sp. 10 ⁷
<i>Schizothrix</i> sp. 10 ⁸
<i>Trichodesmium thiebautii</i> 10 ⁸

CLOROFITAS
<i>Acutodesmus</i> sp. 10 ⁷
<i>Coelastrum</i> sp. 10 ⁷
Pyramimonadales (P) 10 ⁶
OCROFITAS
<i>Chattonella marina</i> 10 ⁵

Anexo 2. Amplitud de nicho de las especies de microalgas y cianobacterias del microfítobentos de la zona costera entre Chirimena y Puerto Francés.

Especie / Specie	Amplitud de nicho / Niche breadth
<i>Tropidoneis</i> sp.	1
<i>Nitzschia longissima</i>	3.2
<i>Anisonema acinus</i>	6.4
<i>Anabaena</i> sp.	6.4
<i>Toxarium undulatum</i>	7.3
<i>Cerataulina bicornis</i>	9.4
<i>Isthmia enervis</i>	9.9
<i>Licmophora abbreviata</i>	10
<i>Ulnaria ulna</i>	11.8
<i>Triceratium robertsonianum</i>	12.3
<i>Nitzschia</i> sp4.	12.4
<i>Leptocylindrus danicus</i>	12.7
<i>Opephora schwartzii</i>	13.7
<i>Oscillatoria</i> sp.	14.5
<i>Dinophysis acuminata</i>	14.8
<i>Stauroneis mutabilis</i>	15.5
<i>Scrippsiella acuminata</i>	16.4
<i>Asteroplanus karianus</i>	16.5
<i>Nitzschia</i> sp3.	17.2
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	18.5
<i>Triceratium reticulum</i>	18.9
<i>Arthrospira</i> sp.	19.1
<i>Eutreptiella gymnastica</i>	19.2
<i>Achnanthes fimbriata</i>	19.5
<i>Rhaphoneis amphiceros</i>	19.7
<i>Lyngbya</i> sp.	20.8
<i>Fragilaria striatula</i>	21.2
<i>Diplomenora cocconeiformis</i>	21.5
<i>Pleurosigma formosum</i>	21.6
<i>Grammatophora marina</i>	22.6
<i>Merismopedia</i> sp.	23.2
<i>Nostoc</i> sp.	23.9
<i>Diatomaea</i> 2	24.7
<i>Prorocentrum lima</i>	26.3

Appendix 2. Niche amplitude of microalgae and cyanobacteria species of microphytobenthos of the coastal zone between Chirimena and Puerto Francés.

Especie / Specie	Amplitud de nicho / Niche breadth
<i>Gyrodinium estuariale</i>	26.6
<i>Schizothrix</i> sp.	26.9
<i>Anaulus birostratus</i>	27.6
<i>Prorocentrum</i> sp.	27.8
<i>Trichodesmium thiebautii</i>	28.4
<i>Bacillaria paxillifera</i>	28.6
<i>Halamphora acutiuscula</i>	28.7
<i>Opephora pacifica</i>	28.9
<i>Thalassiosira aestivalis</i>	29.5
<i>Denticula</i> sp.	30.7
<i>Navicula lineola</i>	30.9
<i>Diatomella balfouriana</i>	31.5
<i>Navicula scabriuscula</i>	32.1
<i>Pleurosigma salinarum</i>	32.2
<i>Cylindrotheca closterium</i>	32.3
<i>Pleurosigma normanii</i>	32.9
<i>Amphora fluminensis</i>	35.8
<i>Navicula cancellata</i>	36.3
<i>Parlibellus delognei</i>	36.4
<i>Nitzschia clausii</i>	37.4
<i>Nitzschia acicularis</i>	38.1
<i>Nitzschia dissipata</i>	38.2
<i>Caloneis liber</i>	38.3
<i>Nitzschia</i> sp2.	38.3
<i>Plagiolema confusum</i>	38.4
<i>Pinnularia</i> sp1.	38.7
<i>Tropidoneis longa</i>	38.7
<i>Amphora proteus</i>	40.2
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	40.5
<i>Odontidium</i> sp.	41.2
<i>Notosolenus ostium</i>	41.2
<i>Nitzschia</i> sp5.	41.4
<i>Grammatophora oceanica</i>	41.8
<i>Cocconeis dirupta</i>	42.8

Especie / Specie	Amplitud de nicho / Niche breadth
<i>Ostreopsis siamensis</i>	45.6
<i>Thalassiothrix longissima</i>	47.5
<i>Navicula cincta</i>	48.5
<i>Coscinodiscus subtilis</i>	49.8
<i>Paralia sulcata</i>	50.5
<i>Fragilaria capucina</i>	51
<i>Lyrella irrorata</i>	51.1
<i>Navicula arenicola</i>	51.2
<i>Lyrella clavata</i>	52
<i>Ctenophora pulchella</i>	52.2
<i>Fragilaria</i> sp1.	53.7
<i>Prorocentrum norrisianum</i>	55.7
<i>Coscinodiscus granii</i>	55.7
<i>Eunotogramma marinum</i>	56.1
<i>Trachyneis antillarum</i>	56.3
<i>Psammodictyon panduriforme</i>	56.6
<i>Pinnularia</i> sp2.	56.6
<i>Nitzschia dissipata</i>	58.1
<i>Tabularia fasciculata</i>	59.4
<i>Cocconeis sublittoralis</i>	59.9
<i>Biremis ambigua</i>	61.6
<i>Catacombas gaillonii</i>	62.1
<i>Halamphora turgida</i>	65.4
<i>Nitzschia frustulum</i>	65.7
<i>Stauroneis acuta</i>	65.8
<i>Amphora angustissima</i>	66.1
<i>Navicula</i> sp3.	66.6
<i>Navicula pavillardi</i>	68
<i>Cocconeis distans</i>	69.1
<i>Carinasigma recta</i>	69.9
<i>Cocconeis</i> sp.	71.8
<i>Nitzschia filiformis</i>	73.5
<i>Nitzschia</i> sp1.	80.3
<i>Navicula lanceolata</i>	81.7