

Colonización de diatomeas epizóicas sobre larvas de *Aliger gigas* (Mollusca: Gastropoda)

Colonization of epizoic diatoms on larvae of *Aliger gigas* (Mollusca: Gastropoda)

Rocío Elizabeth Muciño-Márquez^{1*}, Dalila Aldana-Aranda², José Francisco Chavez-Villegas³, María Guadalupe Figueroa-Torres⁴, Luis Amado Ayala-Pérez⁵, Yuri B. Okolodkov⁶ y Rolando Gelabert-Fernández⁷

Recibido: 21 de junio de 2022.

Aceptado: 17 de septiembre de 2022.

Publicado: diciembre de 2022.

RESUMEN

Antecedentes. En México son escasos los estudios sobre epibiosis en organismos marinos. Las diatomeas epizóicas son utilizadas como indicadores biológicos del ecosistema por su aparente especificidad epibionte con los organismos. De este aspecto poco se conoce de esa especificidad en las fases larvianas planctónicas. **No existen estudios enfocados al estudio de las diatomeas epizóicas en larvas de *Aliger gigas*. Objetivos.** El objetivo de este trabajo fue determinar la composición de diatomeas epizóicas en larvas de *A. gigas* en la caleta Xel-Há del Caribe mexicano. **Métodos.** Se recolectaron una masa de huevos del molusco de su medio natural; las larvas fueron cultivadas en un ambiente controlado con agua de mar filtrada a través de una malla de 5 µm, alimentadas con eustigmatofíceas *Nannochloropsis oculata* (1000 céls/ml). Se analizó la superficie de conchas del molusco de 60 larvas de edades entre 2 y 42 días. El material encontrado se revisó y se identificó empleando técnicas de microscopía electrónica de barrido. **Resultados.** Para la cuantificación de las diatomeas se utilizó el índice de abundancia relativa. El 83% de las larvas presentaron diatomeas epizóicas. La taxocenosis de diatomeas estuvo constituida por 24 especies: el 68% fueron móviles, 24% especies sésiles erectas y el 8% fueron formas adnadas. **Conclusiones.** La mayor riqueza y abundancia de especies de diatomeas epizóicas en larvas de *A. gigas* se presentó en las conchas más grandes debido a una mayor área de colonización disponible y estabilidad del sustrato.

Palabras clave: diatomeas epizóicas, larvas de gasterópodos, *Aliger gigas*, microfítobentos, Caribe mexicano.

ABSTRACT

Background. In Mexico, few studies have been carried out on epibiosis. Epizoic diatoms are used as biological indicators of ecosystems due to their apparent epibiont specificity with host animals. Little is known about this specificity in the planktonic larval phases. There have been no studies focused on epizoic diatoms on the marine gastropod *Aliger gigas* larval shells. **Goals.** The objective of this work was to determine the species composition of epizoic diatoms in the larvae of *A. gigas* in the Xel-Há cove, the Mexican Caribbean. **Methods.** Mollusk egg masses were collected from their natural environment, and the larvae were cultured in seawater filtered through a 5 µm mesh under controlled conditions and fed with the eustigmatophycean alga *Nannochloropsis oculata* (1000 cells/ml). Shell surface of 60 larvae aged between 2 and 42 days was analyzed using scanning electronic microscopy. A relative abundance index was calculated to quantify diatoms. **Results.** In total, 83% of the examined larvae carried diatoms. Twenty-four diatom species were found: 68% were mobile, 24% were erect sessile and 8% were adnate species. **Conclusions.** The highest richness and abundance of epizoic diatoms in the *A. gigas* larvae were observed on bigger shells due to a larger available colonization area and a more stable substrate.

Keywords: epizoic diatoms, gastropod larvae, *Aliger gigas*, microphytobenthos, Mexican Caribbean.

¹ Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. Calz. del Hueso 1100, Coapa, Villa Quietud, Coyoacán, Ciudad de México, 04960, México

² Departamento de Recursos Marinos. CINVESTAV-Mérida. Instituto Politécnico Nacional, México. Carr. Mérida - Progreso, Loma Bonita, Mérida, Yucatán, 97205, México

³ Docente en el Instituto de Ciencias y Estudios Superiores de Tamaulipas, A.C., y Colaborador en la asociación Restauración de Ecosistemas, A.C. Calle Gral. Prim 67, Juárez, Cuauhtémoc, Ciudad de México, 06600, México

⁴ Laboratorio de Ficología. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. Calz. del Hueso 1100, Coapa, Villa Quietud, Coyoacán, Ciudad de México, 04960, México

⁵ Laboratorio de Ecología Aplicada. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. Calz. del Hueso 1100, Coapa, Villa Quietud, Coyoacán, Ciudad de México, 04960, México

⁶ Laboratorio de Botánica Marina y Planctología, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Boca del Río, Veracruz. Calle Mar Mediterráneo 314, Río Jamapa, Boca del Río, Veracruz, 94294, México

⁷ Centro de Investigación de Ciencias Ambientales. Facultad De Ciencias Naturales. Universidad Autónoma del Carmen. Campus III, Avenida Central s/n, entre Mundo Maya, Ciudad del Carmen, Campeche, 24153, México

*Corresponding author:

Rocío Elizabeth Muciño-Márquez e-mail: mucinoelizabeth@gmail.com

To quote as:

Muciño-Márquez, R. E., D. Aldana-Aranda, J. F. Chavez-Villegas, M. G. Figueroa-Torres, L. A. Ayala-Pérez, Y. B. Okolodkov & R. Gelabert-Fernández. 2022. Colonización de diatomeas epizóicas sobre larvas de *Aliger gigas* (Mollusca: Gastropoda). *Hidrobiológica* 32 (3): 331-340.

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, se han realizado diversos estudios sobre diatomeas epizóicas adheridas en diferentes tipos de animales acuáticos como copépodos (Fee & Drum, 1965; Hiromi *et al.*, 1985; Winemiller & Winsborough, 1990; Gárate-Lizárraga & Muñetón-Gómez, 2009), cladóceros (Gaiser & Bachmann, 1993), hidrozooos (Round *et al.*, 1990; Romagnoli *et al.*, 2007), krill (McClatchie *et al.*, 1990), mamíferos marinos (Hart, 1935; Holmes, 1985; Frankovich *et al.*, 2015, 2018; Violante-Huerta *et al.*, 2018), aves buceadoras (Croll & Holmes, 1982; Holmes & Croll, 1984), cocodrilos (Cupul-Magaña & Cortés-Lara, 2005), entre otros. En México son pocos los estudios que se han realizado sobre epibiosis, como la presencia de la diatomea *Pseudohimantidium pacificum* Hustedt & Krasske sobre copépodos (Gárate-Lizárraga & Muñetón-Gómez, 2009; Gárate-Lizárraga & Esqueda-Escárcega, 2018), así como una proliferación de dos diatomeas epizóicas: *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J. Lewin en el copépodo *Paracalanus* sp. y *Falcula hyalina* Takano adherida al copépodo *Acartia tonsa* Dana (Gárate-Lizárraga & Esqueda-Escárcega, 2016). Asimismo, López-Fuerte *et al.* (2015) reportan 27 especies de diatomeas epizóicas adheridas a gasterópodos *Megastrea undosa* Wood en el norte de México. Sin embargo, son pocos los estudios enfocados en las diatomeas epizóicas en larvas de gasterópodos, como en el caso de *Aliger gigas* (Linnaeus, 1758) (= *Strombus gigas* Linnaeus, 1758; Mollusca: Gastropoda: Strombidae). El objetivo de este trabajo fue determinar la composición de diatomeas epizóicas sobre larvas de esta especie en el Caribe mexicano.

MATERIAL Y MÉTODOS

En la caleta Xel-há se localiza en la costa este de la península de Yucatán en el Caribe mexicano, 15 km al norte del poblado de Tulum y 48.3 km al sur de Playa del Carmen, en el Estado de Quintana Roo, México (20°18'51"N-20°19'00"N y 87°21'20"W-87°21'25"O). Se recolectó una masa de huevos de *A. gigas* se obtuvo al momento de la ovoposición en el medio natural, ya que los huevos son fecundados al momento de atravesar el conducto ovífero. De esta manera se aseguró la fecha de realización de los huevos se conoce la fecha de su eclosión, y se asegura que correspondan a la especie de molusco, sujeto de la presente investigación.

Las larvas recién eclosionadas se cultivaron en contenedores, compuestos de una estructura triangular fabricada a base de fibra de vidrio, que dispone de 3 cilindros de 1 m de largo y 50 cm de diámetro. Cada cilindro tiene tres ventanas de malla a los costados, de 55 cm de largo por 25 cm de ancho con una abertura de malla de 50 µm que permite el paso de fitoplancton como alimento natural. Con flujo constante de agua marina proveniente directamente del ecosistema natural, sin aireación, ni filtración o esterilización alguna, con una temperatura ambiente de verano de trópico (29-30°C), utilizando un termohalino-conductivímetro YSI 85 (Yellow Springs, Ohio, U.S.A.) durante 42 días. Las larvas fueron alimentadas con la eustigmatoficea *Nannochloropsis oculata* (Droop) Hibberd a una concentración de 1000 células por mililitro.

Se procesaron 60 larvas planctónicas de edades entre 2 y 42 días. Primero, se realizó el proceso de relajación y fijación rápida, se agregaron 3 gotas al 2% de glutaraldehído durante 1 min. y posteriormente se eliminó este fijador. Después se realizó el proceso de fijación. Para ello, se colocaron las larvas con glutaraldehído (2.5%) y cacodilato (0.1 M:

1,100 mOsM; pH 7.2) durante 2 h a 4°C. Transcurrido este tiempo, se realizaron 3 lavados en una solución de cacodilato (0.1 M), cada uno en un intervalo de 30 min., después se eliminó el cacodilato. Por último, se realizó el proceso de deshidratación: se lavaron a las larvas a 30, 50, 70 y 100% de acetona. Cada lavado duró 10 min., y después del último lavado las muestras se conservaron a 4°C.

Para la identificación y cuantificación de diatomeas epizóicas sobre las conchas de las larvas se observaron bajo magnificación hasta 3040× en un microscopio electrónico de barrido de emisión de campo JEOL JSM-7600F (voltaje 30.0 kV y distancia de trabajo de 13.5 a 18.0 mm) del Laboratorio Nacional de Nano y Biomateriales del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados (CINVESTAV), Unidad Mérida, del Instituto Politécnico Nacional (IPN). Previamente, la superficie de conchas fue cubierta con Au/Pd utilizando el equipo Polaron SC7640 (Quorum Technologies, Newhaven, East Sussex, U.K.). Se midió la longitud sifonal (µm) de las larvas.

Para la identificación de las diatomeas epizóicas se consultaron las obras de Cox (1999), Siqueiros-Beltrones & Argumedo-Hernández (2005) y Ashworth *et al.* (2012). Se consultó el sitio web AlgaeBase para verificar los nombres taxonómicos aceptados (Guiry & Guiry, 2022). Para la cuantificación de las diatomeas epizóicas se expresó la proporción del número de organismos de cada especie con relación a la abundancia total de las células contadas en cada larva de diferentes edades (Sullivan, 1982).

Las diatomeas se clasificaron en tres tipos de acuerdo con su forma de crecimiento diferenciado para colonizar un sustrato: sésiles adnadas o erectas y móviles (Round *et al.*, 1990; D'Alelio *et al.*, 2011; Tiffany, 2011).

Para analizar la relación entre las edades de las larvas y el número de especies de diatomeas epizóicas se realizaron modelos de regresión lineal y polinomial buscando el mejor ajuste con ayuda del programa R. Las regresiones polinomiales permiten ofrecer un modelo de regresión con mejor ajuste, asociado al comportamiento de las variaciones individuales de las variables involucradas (Kerns, 2010).

RESULTADOS

Característica de las larvas de *Aliger gigas*

La edad de la larva se estableció a partir del momento de su eclosión. Las larvas de 2 a 5 días de edad poseen una concha formada por dos vueltas en la espira, presentando pequeños gránulos en su ápice, con un velum que se caracteriza por tener dos lóbulos y el desarrollo de un tentáculo derecho (Figs. 1A, B y F). Tienen una longitud entre 290 y 400 µm.

En las larvas veliger jóvenes de 8 días de edad la concha se caracteriza por tener tres espiras, presentando líneas de ornamentación bien definidas. El velum presenta cuatro lóbulos, se observa el tentáculo derecho y la formación del tentáculo izquierdo (Fig. 1C). Tienen una longitud promedio de 450 µm.

Las larvas de 15 a 18 días de edad tienen una concha con tres y media vueltas en la espira, el cuerpo presenta cuatro líneas paralelas concluyendo al final en un canal sifonal. El velum tiene seis lóbulos, además de tentáculos y probóscide. Muestran un intervalo de longitud de 600 a 689 µm.

En las larvas de 20 a 28 días de desarrollo, la concha tiene 3.5 vueltas, con una banda uniforme de estrías. Se forma la rádula y comienza el proceso de reabsorción del velum, por lo que la larva empieza a tener una conducta más asociada al fondo marino (Figs. 1D y F). La longitud varía de 705 a 997 μm .

En las larvas de 30 a 42 días de edad, la concha se caracteriza por presentar cuatro vueltas, con una banda de estrías; la probóscide y rádula están presentes y activas y el velum ha sido reabsorbido, con un opérculo (Fig. 1E). La longitud va de 1 a 1.3 mm.

Estructura de la taxocenosis de diatomeas epizóicas

Se encontraron diatomeas epizóicas en el 83% de las larvas de *A. gigas* analizadas, se presentaron 24 taxa a nivel especie o taxa infraespecífico (Tabla 1).

Características morfológicas de diatomeas epizóicas y su hábitat

De las especies registradas, el 68% fueron móviles, seguido de especies con formas erectas con 24%, y el 8% restante fueron especies formas adnadas (Tabla 1, Fig. 2).

Diatomeas adnadas. Solo se encontraron dos especies de diatomeas con formas de crecimiento adnata, *Cocconeis lineata* y *C. scutellum* (Tabla 1, Figs. 2A y B). Estas especies presentan valvas elípticas ligeramente convexas. La valva superior de ambas posee estrías dispuestas en filas y costillas gruesas radiales hacia el margen, con un rafe lineal en la hipovalva y un pseudorafe en la epivalva. A través del rafe y de los nódulos polares y centrales secretan mucílago con el que se adhiere firmemente al sustrato.

Diatomeas erectas. De diatomeas erectas se encontraron seis especies arráfidas, birráfidas, o monorráfidas. Estas algas se adhieren

a diferentes sustratos por medio de almohadillas de mucílago o por pedicelos. Algunas especies pueden desarrollar pedicelos después de una fase móvil (Figs. 2C, H y 3), dentro de este grupo se encuentra *Cyclophora* sp. que tiene frústulas tabuladas-rectangulares. Las células se unen en los vértices por medio de almohadillas de mucílago, formando cadenas en zigzag (Figs. 3B-D). Las células tienen un tamaño de 26–98 μm de largo y 2.5–3.5 μm de ancho, con presencia de pseudosepto. Las valvas son más o menos lineales, ligeramente constreñidas debajo del ápice. El campo del poro apical posee numerosas hendiduras peralvas, en donde se secretan las almohadillas de mucílago (Figs. 3D y E). Individuos de *Psammodictyon panduriforme* var. *minor* estaban encima de las colonias de *Cyclophora* sp. (Fig. 3B). Se observaron células de *Cyclophora* sp. adheridas al velum de las larvas (Fig. 3C) junto con *P. panduriforme* var. *minor*. También se encontraron frústulas de *Halamphora* sp. (Fig. 2C), caracterizada por poseer células semi-lanceoladas con las terminaciones truncadas, con un margen dorsal arqueado y un margen ventral cóncavo. Los extremos de las valvas son poco prolongados, con valvas de 9.5–11 μm de largo y 2.0–2.5 μm de ancho. Tiene numerosas costillas dorsales y estrías transapicales gruesas y radiales. Las células se unen de dos en dos, extendiéndose a lo largo de las conchas de las larvas para formar las colonias (Fig. 2D). Además, se encontraron *Halamphora* sp. adheridas a cianobacterias *Haloleptolyngbya* sp. por medio de pedicelos, siendo ésta otra estrategia observada para colonizar al sustrato (Fig. 2C).

Junto con las especies anteriores, se observaron unas células solitarias de *Stephanodiscus minutulus* (Fig. 2H) de forma discoide, con estrías radiales y espinas en el borde de las valvas. Las valvas planas con el centro convexo o cóncavo, de 3.5 a 12 μm de diámetro.

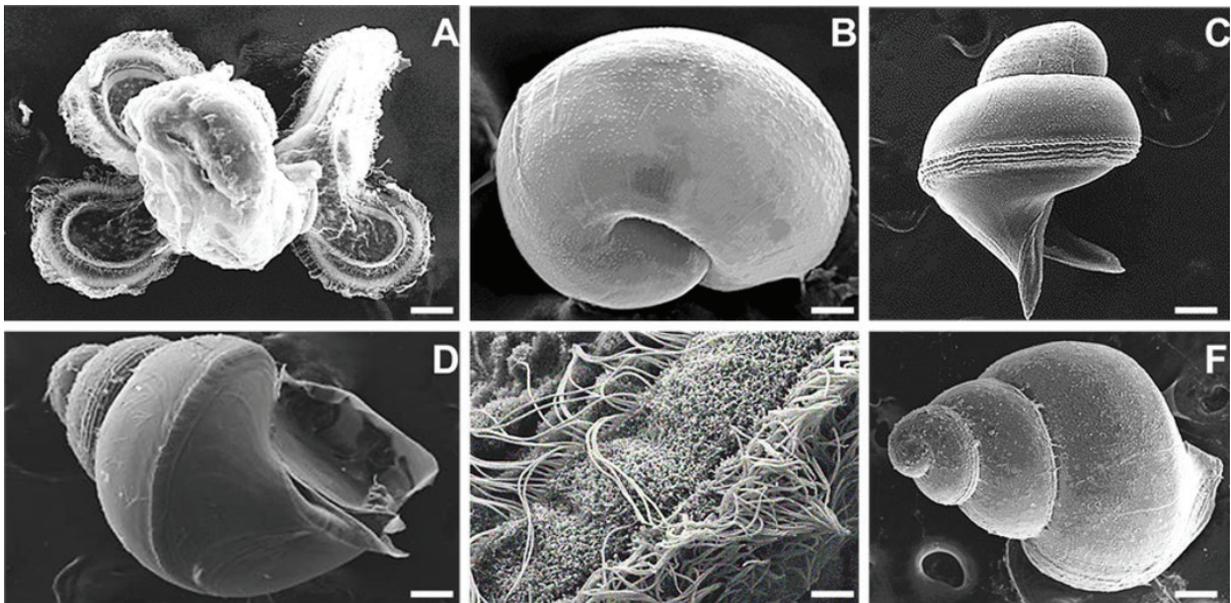


Figura 1. Larvas del gasterópodo *Aliger gigas* de diferentes edades: A y B) larva de 4 días, C) de 8 días, D) de 28 días, E) detalle de la corona del velum de una larva de 28 días, F) concha de una larva de 42 días. Escala: 100 μm .

Diatomeas móviles. Entre las formas móviles de diatomeas, se encontraron 17 taxa (Tabla 1, Figs. 2I-O y 4), algunas birráfidas y otras monorráfidas, dominadas por *Hippodonta* cf. *pseudacceptata*, de valvas pequeñas con forma rómbica a rómbica-lanceolada y con el ápice redondeado. Las estrías se arreglan de manera suavemente radial en la mitad de la valva, volviéndose paralelas, convergentes cerca de los vértices. El área axial es estrecha, y el rafe es filiforme (Fig. 4D). El tamaño de las células fue de 11.0-14.5 μm de largo y 3.0-3.8 μm de ancho. Estas células se extendieron sobre las conchas del gasterópodo hasta colonizar todo el sustrato (Fig. 4A), y algunas células se observaron en el velum de las larvas (Fig. 4B).

Psammodictyon panduriforme var. *minor* muestra valvas en forma de pandora, longitudinalmente onduladas, con una ligera constricción media y ápices ampliamente redondeados, con estrías transapicales compuestas por areolas hexagonales, con una estructura de poros en la superficie de la valva y en la banda lateral; la matriz de poros es habitual en la valva. El borde de la banda está lleno de estructuras de mesoporos; las células con una longitud de 96-135 μm y 33-36 μm de ancho (Fig. 2I). Las frústulas se encontraron adheridas sobre *Haloleptolyngbya* sp. y sobre la concha del gasterópodo por medio de la valva del rafe (Figs. 2I-J).

Otra especie abundante fue la diatomea plancto-bentónica *Cylindrotheca closterium*. Sus células son puntiagudas sin torsión, forman agregados de mucilago, las valvas están débilmente silicificadas de 30 hasta 400 μm de largo y 2.5-8.0 μm de ancho y el rafe posee series de orificios transversales. Las células se encuentran adheridas tanto en la superficie de la concha (Fig. 2H), como en el velum de las larvas (Fig. 2I).

También, se encontró *Entomoneis* cf. *paludosa* de 85 a 101 μm largo, con frústulas comprimidas, con la superficie valvar estriada, radial y un cingulo compuesto de varias bandas estrechas y estriadas (Fig. 2M).

Colonización de diatomeas epizóicas en las conchas de las larvas de *Aliger gigas*

Se observa que la colonización por diatomeas inició en larvas de 8 días con una longitud de 450 μm , con tres especies de diatomeas (Tabla 1). Luego se incrementa la riqueza de especies sobre las conchas de las larvas. En larvas de 28 días, cuando tienen una longitud de 997 μm , se presentan 12 especies de diatomeas. Sin embargo, se observó menor cantidad de taxa, de 5 a 7 especies sobre larvas de 30 a 36 días con una longitud de 1 mm. En larvas de 42 días con una longitud de 1.3 mm, se notó mayor riqueza de especies de diatomeas.

Tabla 1. Taxa de diatomeas epizóicas encontradas sobre las conchas de larvas del molusco gasterópodo *Aliger gigas*. FdeC: Formas de crecimiento: A adnadas, E erectas, M móviles.

Edad (días) de larvas	8	15	16	18	20	26	28	30	36	42	FdeC
Número de larvas examinadas	4	3	7	4	3	3	7	3	5	5	
Bacillariophyta											
<i>Amphora</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	E
<i>Cocconeis lineata</i> Ehrenberg	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	A
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	A
<i>Craspedostauros</i> sp.	-	X	-	-	-	-	X	-	X	-	M
<i>Cyclophora</i> sp.	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	E
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin	X	X	X	X	X	X	X	-	-	-	M
<i>Entomoneis</i> cf. <i>paludosa</i> (W.Smith) Reimer	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	M
<i>Halamphora coffeaeformis</i> (C. Agardh) Mereschkowsky	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	E
<i>Halamphora</i> sp.	-	X	X	X	X	X	X	-	-	-	E
<i>Hippodonta</i> cf. <i>pseudacceptata</i>	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	M
<i>Hyalosynedra</i> sp.	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	E
<i>Licmophora</i> sp.	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	E
<i>Navicula tsukamotoi</i> (Sterrenburg & Hinz) Yuhang Li & Kuidong Xi	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	M
<i>Navicula</i> sp.	-	-	-	X	-	X	X	X	-	-	M
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützting) Rabenhorst	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	M
<i>N. inconspicua</i> Grunow	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	M
<i>N. linearis</i> W.Smith	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	M
<i>N. microcephala</i> Grunow	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	M
<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	M
<i>Pleurosigma</i> sp.	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	M
<i>Psammodictyon panduriforme</i> (W.Gregory) D.G.Mann var. <i>panduriforme</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	M
<i>P. panduriforme</i> var. <i>minor</i> (Grunow) E.Y.Haworth & M.G.Kelly	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	M
<i>Pseudachnanthidium</i> sp.	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	M
<i>Scalariella</i> sp.	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X	M
<i>Stephanodiscus minutulus</i> (Kützting) Cleve & Möller	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	E

Relación entre edad larval y riqueza de especies epizóicas

El modelo lineal muestra una correlación positiva moderada ($r^2 = 0.5$). Los datos ajustados a un modelo polinomial de cuarto grado presentaron un mejor ajuste entre la riqueza de especies de diatomeas epizóicas y la edad de las larvas, presentando una correlación positiva alta ($r^2 = 0.9$) (Fig. 6).

DISCUSIÓN

En este estudio se observó que las conchas examinadas de larvas de *A. gigas* provenientes de cultivos en condiciones de laboratorio proporcionan un sustrato adecuado para el asentamiento y colonización de diatomeas epizóicas. En este sentido, Wahl *et al.* (2012) mencionan que la primera fase de la colonización de un sustrato se da principalmente por bacterias en conjunto con diatomeas, hongos y protozoarios, las cuales generan una película delgada sobre la superficie del basibionte.

Los resultados evidencian que las primeras especies que colonizaron las conchas de las larvas fueron las especies de diatomeas móviles. Con el paso de los días se detectan especies erectas y solo dos especies adnadas. Los taxa más frecuentes que pertenecen a las formas

móviles estuvieron representadas por *Hippodonta cf. pseudacceptata*, *P. panduriforme* var. *minor* y *Cylindrotheca closterium*, y las erectas por *Cyclophora* sp. y *Halamphora* sp. *P. panduriforme* var. *minor* se observó en larvas de 8 días de edad. *Halamphora* sp. estuvo presente en larvas de 16 días. *Hippodonta cf. pseudacceptata* en larvas de 20 días y *Cyclophora* sp. en larvas de 36 y 42 días.

Una de las posibles causas de porque las diatomeas epizóicas no permanecieron en las larvas en las diferentes edades, se debe a sus estrategias para colonizar el sustrato. Las diatomeas de formas móviles están parcialmente adheridas, se extienden sobre el sustrato, pero son menos estables, por lo que pueden desprenderse con los movimientos del agua. Las diatomeas de formas erectas al adherirse por una superficie pequeña son menos estables; en cambio, las diatomeas de formas adnadas se adhieren fuertemente al sustrato y son más estables (Round *et al.*, 1990; D'Alelio *et al.*, 2011). De éstas últimas, solo se encontraron dos especies del género *Cocconeis* Ehrenberg, las cuales han sido reportadas como especies abundantes como epifitas sobre macroalgas bentónicas, pastos marinos, manglar, formando biofilm y adheridos en placas de fibra de vidrio (Siqueiros-Beltrones, 2002; López-Fuerte *et al.*, 2015; Martínez *et al.*, 2019) y en este trabajo como epizóicas en larvas de *Aliger gigas*.

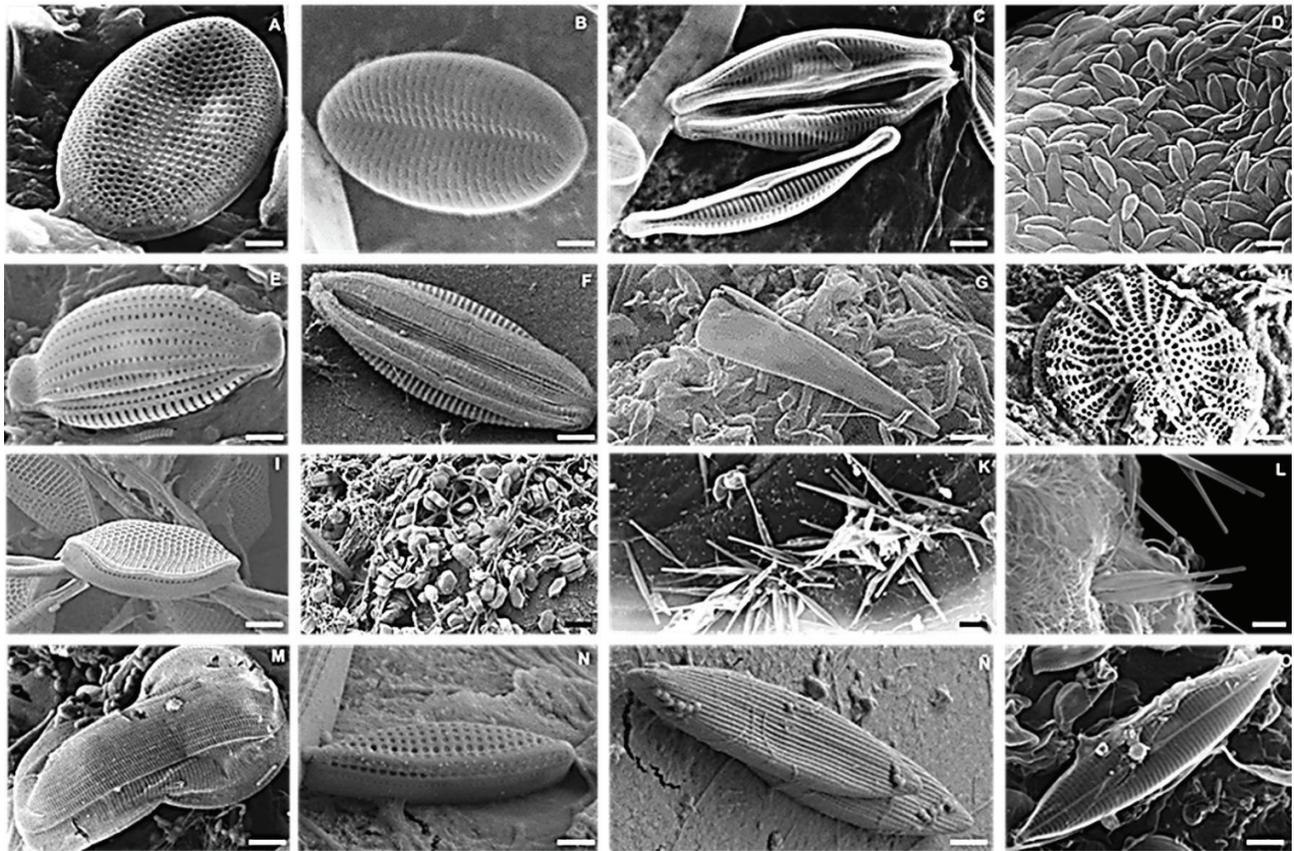


Figura 2. Tipos de diatomeas de acuerdo con su forma de crecimiento diferenciado para colonizar un sustrato. Adnadas: A) *Cocconeis scutellum*, B) *Cocconeis lineata*. Erectas: C) *Halamphora* sp. adherida a *Haloleptolyngbya* sp., D) colonia de *Halamphora* sp., E) *Amphora* sp., F) *Halamphora coffeaeformis*, G) *Licmophora* sp., H) *Stephanodiscus minutulus*. Móviles: I) *Psammodictyon panduriforme* var. *minor* adheridos a *Haloleptolyngbya* sp., J) células de *Psammodictyon panduriforme* var. *minor*, K) células de *Cylindrotheca closterium*, L) células de *Cylindrotheca closterium* adheridas en el velum, M) *Entomoneis cf. paludosa*, N) *Nitzschia inconspicua*, Ñ) *Haslea tsukamotoi*, O) *Navicula* sp. Escala: 5 μ m.

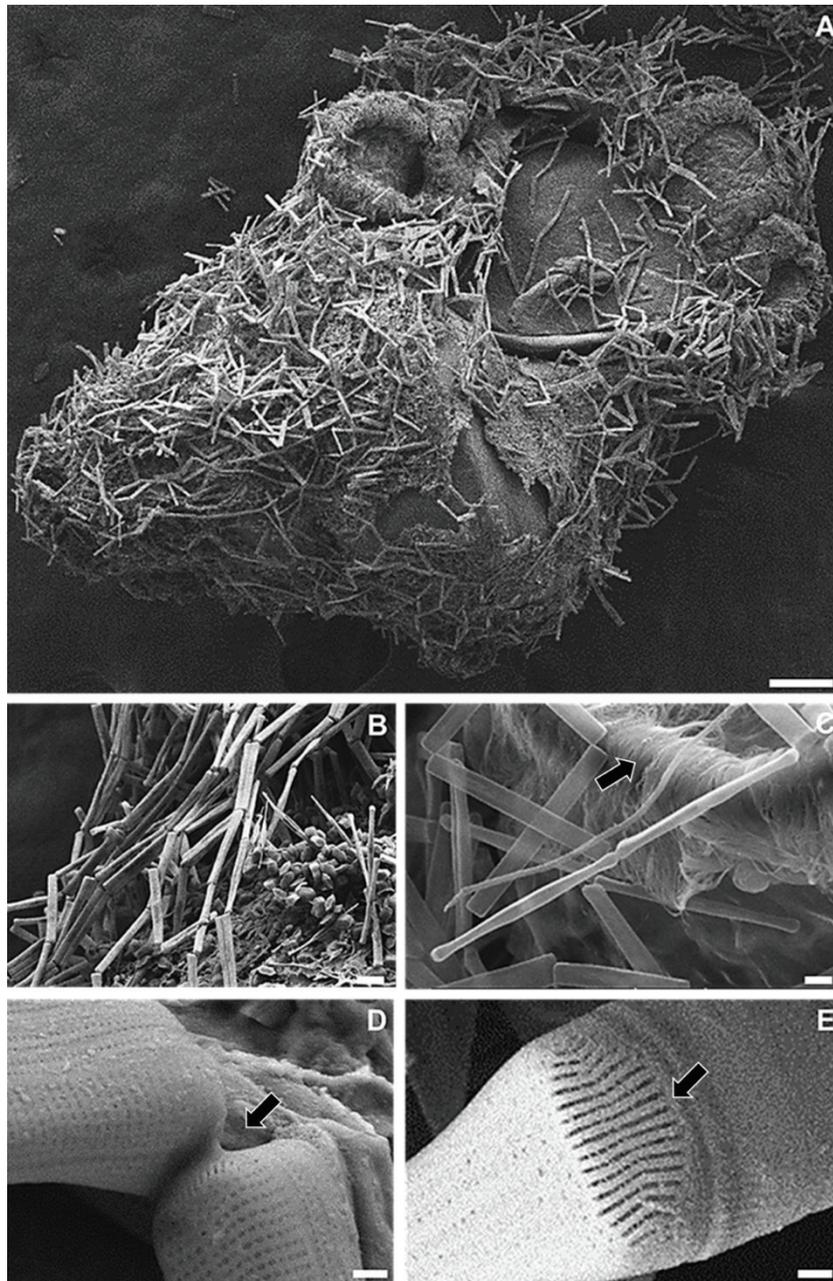


Figura 3. Diatomeas epizóicas sobre las conchas de larvas de *Aliger gigas*. A) *Cyclophora* sp. cubriendo una larva de 42 días; B) cadenas en zigzag arriba de *Psammodictyon panduriforme* var. *minor*; C) células adheridas en el velum; D) formación de almohadillas de mucílago; E) hendiduras pervalvares. Escala: A) 100 µm, B-D) 5 µm.

En un estudio realizado por D'Alelio *et al.* (2011), quienes trabajaron con siete especies de gasterópodos adultos (*Alvania lineata* Risso, *Bittium reticulatum* (da Costa), *Clanculus cruciatus* (Linnaeus), *Columbella rustica* (Linnaeus), *Gibbula adansonii* (Payraudeau), *Nassarius incrassatus* (Strøm) y *Jujubinus striatus* (Linnaeus)), reportan taxocenosis de diatomeas epizóicas bien estructuradas con dominio de las formas adnadas, seguido de las erectas y con menor abundancia de las formas

móviles en las conchas de *C. cruciatus*, *G. adansonii* y *J. striatus*. D'Alelio *et al.* (2011) mencionan que el tamaño de las conchas de los gasterópodos bentónicos no influye en la colonización de las microalgas epizóicas, observando que las conchas más grandes (*B. reticulatum*, *G. adansonii*, *C. rustica* y *C. cruciatus*) presentaban una mayor abundancia y las conchas más pequeñas (*A. lineata*, *N. incrassatus* y *J. striatus*) una mayor riqueza de especies.

Durante los 42 días de este estudio se observó que la edad de las larvas podría influir en la colonización de las diatomeas epizóicas. El tamaño y la estructura (sobre todo, el relieve de la superficie) de la concha de las larvas de *Aliger gigas* en los diferentes días de desarrollo va cambiando. Las larvas de dos a cinco días no presentaron microalgas epizóicas, ya que la concha tiene una longitud de 290 a 400 μm , es delgada, lisa y se va formando a través de un carbonato de calcio amorfo transitorio que actúa como un precursor en la secuencia de la cristalización de aragonita (Brito-Manzano *et al.*, 2006; Chávez-Villegas *et al.*, 2017).

En larvas de 26, 28 y 42 días se observó un número mayor de especies de diatomeas, lo que puede deberse a que la concha de los 26 a 28 días presentaban una longitud de 705 a 997 μm y las de 42 días un tamaño aproximado de 1.3 mm y con mayor ornamentación, sobre todo, en las larvas de 42 días, en donde se presenta un periostraco, capa más externa de la concha compuesta de una matriz orgánica (Enriquez-Diaz *et al.*, 2015; Chávez-Villegas *et al.*, 2017). Esta característica puede constituir un mejor sustrato para el crecimiento de las microalgas epizóicas.

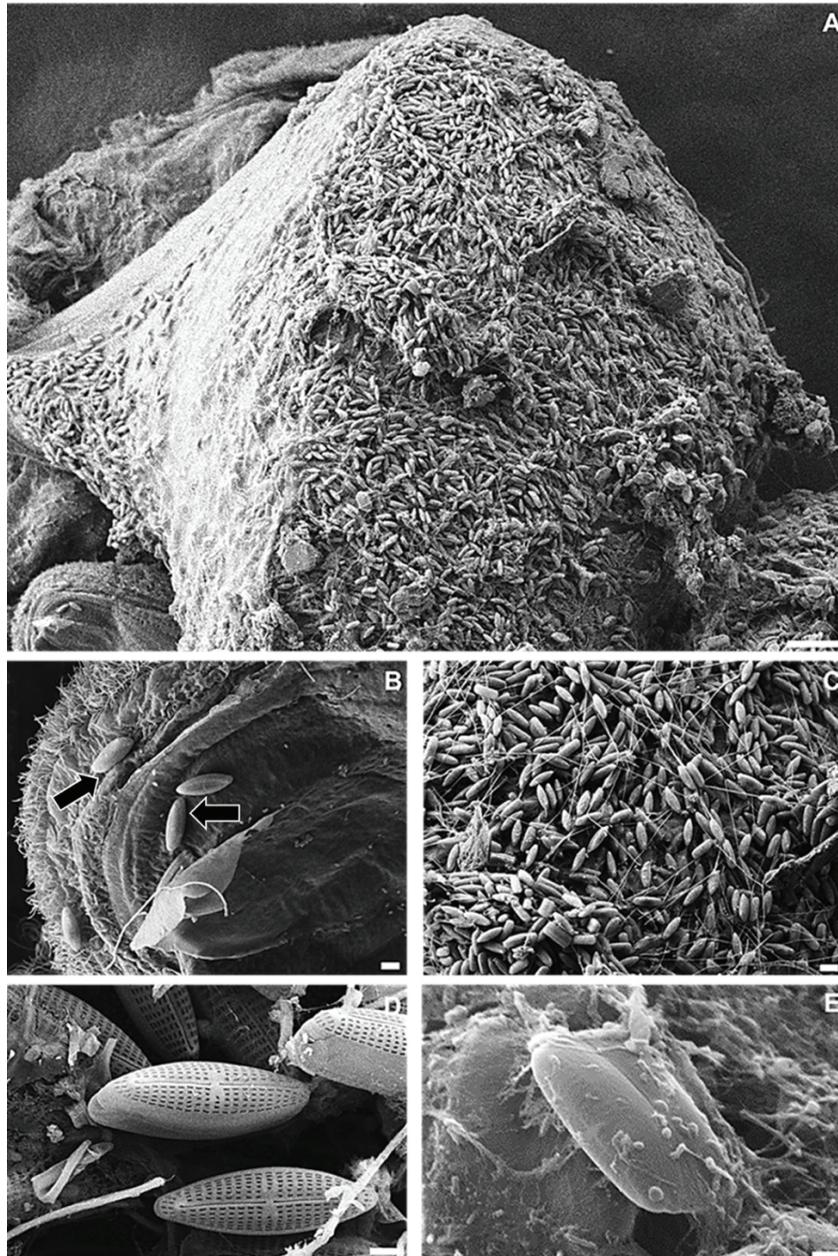


Figura 4. *Hippodonta cf. pseudacceptata* cubriendo extensas áreas de la concha en fase larval de *A. gigas* de 20 días. A) células sobre la concha; B) las flechas muestran las células adheridas en el velum; C) un conjunto de células; D) células mostrando las estructuras de la frústula; E) células cubiertas de mucílago. Escala: A) 100 μm , B-E) 5 μm .

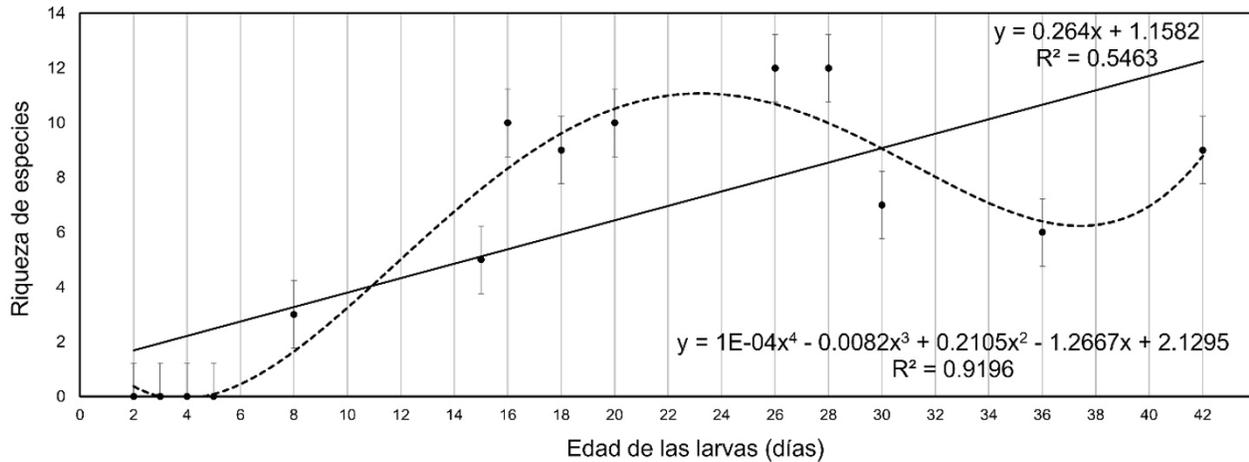


Figura 5. Regresión lineal y polinomial de cuarto grado de la riqueza de especies de diatomeas epizóicas en larvas de *Aliger gigas*.

En las larvas de 30 a 36 días con una longitud de 1 mm, se observó una disminución en la presencia de diatomeas, lo que se asocia al predominio de *Cyclophora* sp. Esta diatomea forma colonias en zigzag, ocupando todo el caparazón de la larva, impidiendo que se adhieran otras microalgas, lo cual ocasiona una disminución en la riqueza de especies. También es conocido que algunas especies de diatomeas colonizan un sustrato al producir sustancias alelopáticas que inhiben el crecimiento de otras microalgas (Tanaka & Asakawa, 1988).

Cylindrotheca closterium es una especie oportunista que forma florecimientos algales; se le considera una especie planctónica, bentónica o epizóica (Gárate-Lizárraga & Esqueda-Escárcega, 2016; Merino-Virgilio *et al.*, 2019; Poot-Delgado & Okolodkov, 2020). En la bahía de La Paz se reportó a *C. closterium*, formando por primera vez una proliferación sobre un basibionte, como fue el caso del copépodo *Paracalanus* sp., aparentemente, sin causarle daño alguno (Gárate-Lizárraga & Esqueda-Escárcega, 2016). En el presente estudio *C. closterium* fue una especie abundante. No se registraron otras diatomeas adheridas o a su alrededor. Tampoco se observó ningún daño en las larvas debido a su presencia.

Siqueiros-Beltrones (2002) menciona que las diatomeas son especies oportunistas y aparecen desde temprano en los sustratos naturales o artificiales. Martínez-Hernández (2014) y Martínez-Hernández *et al.* (2019) realizaron un estudio sobre la colonización de diatomeas bentónicas sobre placas de fibra de vidrio a una profundidad de 10 m en un periodo de 16 semanas en Telchac, Yucatán. En las primeras semanas observaron que los primeros géneros presentes en las placas fueron *Amphora* Ehrenberg ex Kützing, *Biddulphia* S.F.Gray, *Cocconeis*, *Cyclotella* (Kützing) Brébisson, *Fragilaria* Lyngbye, *Grammatophora* Ehrenberg, *Gyrosigma* Hassall, *Mastogloia* Thwaites ex W.Smith, *Petro-neis* A.J.Stickle & D.G.Mann, *Plagiotropis* Pfitzer, *Pleurosigma* W.Smith, *Rhabdonema* Kützing, *Shionodiscus* A.J.Alverson, S.H.Kang & E.C.The-riot, *Trachyneis* P.T.Cleve y *Triceratium* Ehrenberg. En la octava semana las abundancias comenzaron a bajar debido a la colonización de moluscos, poliquetos tubícolas y macroalgas. La última semana registraron

la llegada de otras especies de los géneros *Achnanthes* Bory, *Auliscus* Ehrenberg, *Campylodiscus* Ehrenberg ex Kützing, *Diploneis* Ehrenberg ex Cleve, *Ehrenbergia* A.Witkowski, Lange-Bertalot & Metzeltin, *Lyrella* Karayeva, *Navicula* Bory, *Nitzschia* Hassall, *Podosira* Ehrenberg, *Surirella* Turpin y *Terpsinoë* Ehrenberg.

En este estudio, *P. panduriforme* var. *minor* y *Cyclophora* sp. estuvieron presentes desde el inicio hasta el final de la colonización. Así mismo, *Stephanodiscus minutulus*, *Pleurosigma* sp., *Nitzschia* sp. y *Licmophora* sp. se observaron en los primeros días de la colonización y no volvieron aparecer. *Amphora* sp. y *Halamphora coffeaeformis* estuvieron presentes solo en los últimos días de la colonización.

Se observó una mayor riqueza y abundancia de especies en las conchas de mayor tamaño debido a que forman sustratos más amplios y estables para las microalgas. Comparando nuestros resultados obtenidos con lo reportado por Martínez-Hernández (2014) y Martínez-Hernández *et al.* (2019) sobre placas de fibra de vidrio que son más grandes (10x5x0.4 cm), donde se encontraron de 66 a 75 especies, el área superficial del sustrato parece ser uno de los factores que influye en la colonización de diatomeas epizóicas.

Otro factor importante es la estrategia para colonizar el sustrato donde habitan las diatomeas epizóicas. Las especies de diatomeas que estuvieron presentes en las larvas de 8 a 42 días de edad presentaron diferentes estrategias para colonizar el sustrato. Unas especies formaron colonias en forma de zigzag verticales, otras células se adherían horizontalmente al sustrato o formaban almohadillas de mucilago para adherirse al sustrato. Asimismo, también se observaron especies que se adherieron a otras microalgas. Esta diferencia en las estrategias de colonización permite explicar por qué algunas larvas presentaban menos microalgas epizóicas que otras.

Teniendo en consideración las condiciones y los métodos empleados para evaluar la colonización de diatomeas epizóicas en larvas de *A. gigas*, se puede arribar a la siguiente conclusión: la mayor riqueza y abundancia de especies de diatomeas epizóicas en larvas de *A. gigas*

se presentó en las conchas más grandes, lo cual se asocia a una mayor área de colonización disponible y constituye un sustrato más estable. En el proceso intervienen otros factores como la competencia por el espacio y sucesión en la colonización, posiblemente relacionadas con la producción de sustancias alelopáticas por parte de algunas especies y la respuesta a estas por parte de otras (Band-Schmidt *et al.*, 2011).

Dada la poca información científica sobre la colonización de diatomeas epizóicas en fase larval planctónica de moluscos marinos, es recomendable profundizar en el estudio de microalgas epizóicas, así como en sus interacciones ecológicas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Dora A. Huerta-Quintanilla y Ana Ruth Cristóbal-Ramos por su ayuda técnica con el microscopio electrónico de barrido, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) de México por la beca otorgada a R.E. Muciño-Márquez (N° 269167), al proyecto CONACYT “El caracol rosado como indicador del cambio climático en el Caribe: Calentamiento y acidificación de los océanos” (CB-2011-01/181329). El estudio fue apoyado con los proyectos FOMIX-Yucatán N° 108160 y CONACYT LAB-2009-01 N° 123913 dirigidos por Patricia Quintana-Owen del CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida. Al parque Xel-Há por la facilidades y apoyo en el trabajo de muestreo. Los dos revisores anónimos mejoraron la calidad del manuscrito con sus comentarios críticos y correcciones.

REFERENCIAS

- ASHWORTH, M.P., E.C. RUCK, C.S. LOBBAN, D.K. ROMANOVICZ & E.C. THERIOT. 2012. A revision of the genus *Cyclophora* and description of *As-trosyne* gen. nov. (Bacillariophyta), two genera with the pyrenoids contained within pseudosepta. *Phycologia* 51(6): 684-699. DOI: 10.2216/12-004.1
- BAND-SCHMIDT, C.J., J.J. BUSTILLOS-GUZMÁN, D.J. LÓPEZ-CORTÉS, E. NÚÑEZ-VÁZ-QUEZ & F.E. HERNÁNDEZ-SANDOVAL. 2011. El estado actual del estudio de florecimientos algales nocivos en México. *Hidrobiológica* 21(3): 381-413.
- BRITO-MANZANO, N., D. ALDANA-ARANDA, E. DE LA CRUZ-LÁZARO & M.A. ESTRADA-BOTELLO. 2006. Organogénesis larvaria de *Strombus gigas* (Mesogastropoda: Strombidae) en el arrecife Alacranes durante el periodo máximo de su época reproductiva. *Universidad y Ciencia* 22(1): 75-82.
- CHÁVEZ-VILLEGAS, J.F., M. ENRÍQUEZ-DÍAZ & D. ALDANA-ARANDA. 2017. Efecto de la temperatura y la acidificación en larvas de *Strombus gigas* (Mesogastropoda: Strombidae). *Revista de Biología Tropical* 65(2): 505-515. DOI: 10.15517/RBT.V65I2.25504
- COX, E. 1999. Variation in patterns of valve morphogenesis between representatives of six biraphid diatom genera. *Journal of Phycology* 35: 1297-1312. DOI:10.1046/j.1529-8817.1999.3561297.x
- CROLL, D.A. & R.W. HOLMES. 1982. A note on the occurrence of diatoms on the feathers of diving seabirds. *Auk* 99: 765-766.
- CUPUL-MAGAÑA, F.G. & M.C. CORTÉS-LARA. 2005. Primer registro de epibiontes en ejemplares juveniles de *Crocodylus acutus* en el medio silvestre. *Caldasia* 27(1): 147-149.
- D'ALELIO, D., M.T. CANTE, G.F. RUSSO, C. TOTTI & M. DE STEFANO. 2011. Epizoic diatoms on gastropod shells. When substrate complexity selects for microcommunity complexity. All flesh is grass, cellular origin. *Life in Extreme Habitats and Astrobiology* 16: 345-364. DOI:10.1007/978-90-481-9316-5_16
- ENRÍQUEZ-DÍAZ, M.R., J.M. VOLLAND, J.F. CHAVEZ-VILLEGAS, D. ALDANA-ARANDA & O. GROS. 2015. Development of the planktotrophic veligers and plantigrades of *Strombus pugilis* (Gastropoda). *Journal of Molluscan Studies* 81(3): 1-10. DOI:10.1093/mollus/eyv011
- FEE, E.J. & R.W. DRUM. 1965. Diatoms epizoic on copepods parasitizing fishes in the Des Moines River, Iowa. *The American Midland Naturalist* 74: 318-324.
- FRANKOVICH, T., M.J. SULLIVAN & N. STACY. 2015. Three new species of *Tursiocola* (Bacillariophyta) from the skin of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). *Phytotaxa* 204(1): 033-048. DOI:10.11646/phytotaxa.204.1.3
- FRANKOVICH, T.A., M.P. ASHWORTH, M.J. SULLIVAN, E.C. THERIOT & N.I. STACY. 2018. Epizoic and apochlorotic *Tursiocola* species (Bacillariophyta) from the kin of Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *Protist* 169(4): 539-568. DOI:10.1016/j.protis.2018.04.002
- GAISER, E.E. & R.W. BACHMANN. 1993. The ecology and taxonomy of epizoic diatoms on Cladocera. *Limnology and Oceanography* 38: 628-637. DOI: 10.4319/lo.1993.38.3.0628
- GÁRATE-LIZÁRRAGA, I. & G. M. ESQUEDA-ESCÁRCEGA. 2018. *Ditichocorycaeus anglicus* (Copepoda; Poecilostomatoida), new basibiont of *Pseudohimantidium pacificum* (Bacillariophyceae) in Bahía de La Paz, Gulf of California. *CICIMAR Oceanides*, 33(1):63-67.
- GÁRATE-LIZÁRRAGA, I. & G.M. ESQUEDA-ESCÁRCEGA. 2016. Proliferación de *Falcula hyalina* y *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae) sobre copépodos en Bahía de La Paz, Golfo de California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51(1): 197-201.
- GÁRATE-LIZÁRRAGA, I. & M.S. MUÑETÓN-GÓMEZ. 2009. Primer registro de la diatomea epibionte *Pseudohimantidium pacificum* y de otras asociaciones simbióticas en el Golfo de California. *Acta Botánica Mexicana* 88: 33-47.
- GUIRY, M.D. & G.M. GUIRY. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponible en línea en: <http://www.algaebase.org> (consultado el 30 abril 2022).
- HART, T.J. 1935. On the diatoms of the skin film of whales and their possible bearing on the problems of whale movements. *Discovery Reports* 10: 247-282.
- HIROMI, J., S. KADOTA & H. TAKANO. 1985. Diatom infestation of marine copepods (Review). *Bulletin Tokai Regional Fisheries Research Laboratory* 117: 37-45.
- HOLMES, R.W. 1985. The morphology of diatoms epizoic on cetaceans and their transfer from *Cocconeis* to two new genera, *Bennettella* and *Epipellis*. *British Phycological Journal* 20: 43-57. DOI: 10.1080/00071618500650061
- HOLMES, R.W. & D.A. CROLL. 1984. Initial observations on the composition of dense diatom growths on the body feathers of three species of

- diving seabirds. In: D.G. Mann (eds.). *Proceedings of the 7th International Diatom Symposium*. Koenigstein, pp. 265–277.
- KERNS, G.J. 2010. *Introduction to probability and statistics using R*. Copyright. 386 p.
- LÓPEZ-FUERTE, F.O., D.A. SIQUEIROS-BELTRONES & R. YABUR. 2015. First record of benthic diatoms (Bacillariophyceae and Fragilariophyceae) from Isla Guadalupe, Baja California, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(2): 281-292.
- MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, Y.J. 2014. Colonización de diatomeas bentónicas sobre un sustrato alternativo (fibra de vidrio) en el ambiente sublitoral somero de la localidad de Telchac, Yucatán. Tesis de Maestría, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, Unidad Mérida, Mérida, Yucatán, México. 98 p.
- MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, Y.J., D.A. SIQUEIROS-BELTRONES & P.L. ARDISSON. 2019. Colonization of fiber-glass plates by benthic diatoms from subtidal sediment off the coast of Yucatan, Mexico. *CICIMAR Océánides* 34(1): 29-40.
- MCCLATCHIE, S., R. KAWACHI & D.E. DALLEY. 1990. Epizoic diatoms on the euphausiid *Nyctiphanes australis*: consequences for gut-pigment analyses of whale krill. *Marine Biology* 104: 227–232. DOI: 10.1007/BF01313262
- MERINO-VIRGILIO, F. DEL C., Y.B. OKOLODKOV, A.C. AGUILAR-TRUJILLO, I. OSORIO-MORENO, L. ECTOR & J.A. HERRERA-SILVEIRA. 2019. Blooms caused by the diatom *Cylindrotheca closterium* along the northern coast of Yucatan, southeastern Gulf of Mexico (2001-2014). In: Kovács A., Nagy P. (eds.). *Advances in Marine Biology*. Nova Science Publishers, Inc., Hauppauge, NY, USA, pp. 57-72.
- ORTEGA, M.M. 1984. *Catálogo de algas continentales recientes de México*. Coordinación de Investigación Científica. Instituto de Biología. UNAM, México, D.F., México. 566 p.
- PATRICK, R. & C.W. REIMER. 1975. *The diatoms of the United States*. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, vol. 2, part 1. 213 p.
- POOT-DELGADO, C.A. & Y.B. OKOLODKOV. 2020. Bloom of *Cylindrotheca closterium* originating from shrimp farming discharges in the SE Gulf of Mexico. *Harmful Algae News, The Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO* 66: 10.
- ROMAGNOLI, T., G. BAVESTRELLO, E.M. CUCCHIARI, M. DE STEFANO, C.G. DI CAMILLO, C. PENNESI, S. PUCE & C. TOTTI. 2007. Microalgal communities epibiotic on the marine hydroid *Eudendrium racemosum* in the Ligurian Sea during an annual cycle. *Marine Biology* 151: 537-552. DOI: 10.1007/s00227-006-0487-x
- ROUND, F.E., R.M. CRAWFORD & D.G. MANN. 1990. *The diatoms. Biology, morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 747 p.
- SIQUEIROS-BELTRONES, D.A. 2002. *Diatomeas bentónicas de la península de Baja California; diversidad y potencial ecológico*. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional / Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México. 102 p.
- SIQUEIROS-BELTRONES, D.A. & U. ARGUMEDO-HERNÁNDEZ. 2005. Florística de diatomeas epifitas en laminales apicales de *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh. *Océánides* 20(1-2): 37-63.
- SULLIVAN, M.J. 1982. Distribution of edaphic diatoms in a Mississippi salt marsh: a canonical correlation analysis. *Journal of Phycology* 18: 130-133.
- TANAKA, N. & A. ASAKAWA. 1988. Allelopathic effect of mucilage released from a brown alga *Sargassum horneri* on marine diatoms. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54: 1711–1714.
- TIFFANY, M.A. 2011. Epizoic and epiphytic diatoms. In: Seckbach, J. & J.P. Kociolek, (eds.). *The diatom world (cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology book 19)*. Springer, Dordrecht, Germany, pp. 195-209.
- VIOLANTE-HUERTA, M., U. ORDÓÑEZ-LÓPEZ & R. DIAZ-GAMBOA. 2018. The epizoic diatom *Campylodiscus* cf. *clypeus* (Bacillariophyta: Surirellaceae), a new symbiont of the Caribbean manatee in Mexico. *Caldasia* 40(1): 195-198. DOI:10.15446/caldasia.v40n1.65956
- WAHL, M., F. GOECKE, A. LABES, S. DOBRETSOV & F. WEINBERGER. 2012. The second skin: ecological role of epibiotic biofilms on marine organisms. *Frontiers in Microbiology* 292: 1-21. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00292
- WINEMILLER, K. & B.M. WINSBOROUGH. 1990. Occurrence of epizoic communities on the parasitic copepod *Lernaea carassii* (Lernaeidae). *The Southwestern Naturalist* 35: 206-210. DOI:10.2307/3671543