

03096



**Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
(Unidad Académica Mazatlán)**

Universidad Nacional Autónoma de México



Efecto de la complejidad del hábitat sobre la distribución y estructura de las poblaciones de esponjas litorales de la Bahía de Mazatlán (Sinaloa, México).

T E S I S

**PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA
(BIOLOGÍA MARINA)**

PRESENTA:

Héctor Hugo Nava Bravo

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. José Luis Carballo Cenizo

COMITÉ TUTORAL

**Dra. Guadalupe de la Lanza Espino
Dra. María Nuria Méndez Ubach**

Mazatlán, Sin., julio de 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



**Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
(Unidad Académica Mazatlán)**



Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTORAL

Dra. Guadalupe de la Lanza Espino
Dra. María Nuria Méndez Ubach

Entregado a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM en formato electrónico e impreso el 15 de junio de 2004 en el trabajo recepcional.
COMISARIO: *Heitor Hugo*
Nada Brana
FECHA: *15 - Junio - 2004*
FIRMA: *p.a. Norma Suazo*

JURADO DE EXAMEN

Presidente: Dra. Guadalupe de la Lanza Espino
Secretario: Dr. José Luis Carballo Cenizo
Vocal: Dra. Elva Escobar Briones
Suplente: Dra. María Nuria Méndez Ubach
Suplente: Dr. Samuel Gómez Noguera

**Al señor Antonio Isaac y la señora María Blanca a quienes nunca
dejaré de agradecer el amor al estudio y al trabajo constante
que sembraron en mi corazón, por sus desvelos y el
sacrificio de sus propios sueños para lograr mi
bienestar, por ese valioso legado que de
ellos recibí, este pequeño logro en
mi vida lo dedico a esas dos
grandes personas, que
son mis padres...**

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por confiar siempre en mí y nunca dudar de que puedo lograr las metas que me propongo, por su gran amor, dedicación y por haber hecho de mí la persona que ahora soy, muchas gracias.

A Lizzeth quien además de su gran amor me ha dado una gran razón para seguir luchando por cumplir mis sueños, mi pequeño Isaac Rafael, a quien quiero dedicar todos mis esfuerzos en esta nueva etapa de mi vida, que es la de ser padre y profesionalista. Muchas gracias a ellos dos, que han sido mi motivación para terminar lo mejor posible este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México que por medio del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Mazatlán, prestaron oportunamente sus instalaciones y equipo, los cuales fueron necesarios para el desarrollo de este proyecto.

Agradezco los apoyos económicos otorgados por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y por la Dirección General de Estudios de Posgrado, que permitieron realizar mis estudios de maestría.

A mi director de tesis José Luis, quien además de ser una gran persona también es un gran amigo. Por todo el tiempo que dedicó a la feliz terminación de este trabajo, por el interés hacia mi persona más allá del ámbito académico, muchas gracias.

A mi comité tutorial y jurado de examen, Dra. María Nuria Méndez Ubach, Dra. Guadalupe de la Lanza Espino, Dra. Elva Escobar y Dr. Samuel Gómez Noguera por prestar su tiempo para mejorar esta tesis y los comentarios que me fueron de mucha utilidad.

A los profesores que compartieron conmigo sus conocimientos durante mis estudios en este posgrado, ayudando a mi formación profesional.

A mis compañeros de laboratorio Cristina, Zaira, Enrique, José Antonio y Benjamín por su disponibilidad cuando los necesité durante los muestreos, y sobre todo por su valiosa amistad, muchas gracias, espero continuar entre todos ustedes durante mucho tiempo más.

A mis compañeros de generación: Itzia, Malena, Mayra, Ivette, José Antonio, Benjamín, Ramón, Jorge, Roberto, Manuel, Víctor y Gilberto, por brindarme su amistad y por compartir conmigo las angustias de los exámenes y trabajos de nuestros profesores, gracias.

A mis hermanos Eloy e Isaac, quienes siempre han estado conmigo y han compartido conmigo la alegría de cumplir una a una las metas que me he propuesto en la vida, muchas gracias por su gran cariño.

A nuestro capitán, Juan Toto Fiscal, quien no duda un momento en estar con nosotros cuando se le necesita y con su buen humor siempre hace que el trabajo sea más agradable, es muy reconocida su dedicación hacia nosotros, muchas gracias capi.

A la secretaria de este posgrado Sra. Margarita Cordero, por su gran paciencia y dedicación al resolver los problemas de trámites y por sus sugerencias.

A la Sra. M. Clara Ramírez y Pedro Allende, responsables de la biblioteca "Dra. María Elena Caso Muñoz", por su disponibilidad ante la recopilación de información bibliográfica, lo cual hicieron de la manera más eficiente.

A los responsables del Centro de cómputo Mat. Germán Ramírez y Lic. Carlos Suárez, por su asesoría en cuestiones de diseño del documento y por estar siempre dispuestos a resolver problemas de cómputo.

Al Dr. José Salgado, Ingeniero Alberto Castro y al M en C. Arturo Núñez, por su disponibilidad en las salidas al campo.

INDICE

1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN.....	3
3. ANTECEDENTES.....	5
4. HIPÓTESIS.....	8
5. OBJETIVOS.....	9
6. AREA DE ESTUDIO.....	10
6.1. Localización.....	10
6.2. Características climatológicas.....	11
6.3. Características oceanográficas.....	11
7. MATERIAL Y MÉTODOS.....	13
7.1. Estrategia de muestreo.....	13
7.2. Caracterización del fondo.....	13
7.2.1. Relieve del fondo.....	13
7.2.2. Proporción roca-arena.....	14
7.2.3. Altura de las rocas.....	14
7.2.4. Granulometría del sedimento	14
7.3. Parámetros ambientales.....	15
7.3.1. Temperatura del agua.....	15
7.3.2. Tasa de sedimentación-resuspensión.....	15
7.3.3. Contenido de materia orgánica en el sedimento recolectado en las trampas de sedimento.....	16
7.3.4. Análisis granulométrico del sedimento recolectado en las trampas de sedimento.....	16
7.3.5. Movimiento del agua.....	17
7.3.6. Disponibilidad de luz.....	18
7.3.7. Turbidez a nivel del fondo.....	19
7.3.8. Oxígeno disuelto.....	20
7.4. Metodología de muestreo y descriptores poblacionales.....	20
7.4.1. Muestreo cuantitativo.....	20
7.4.2. Abundancia.....	21
7.4.3. Cobertura.....	21
8. TRATAMIENTO DE LA INFORMACIÓN AMBIENTAL.....	22
9. ANÁLISIS DE LOS PATRONES DE ORGANIZACIÓN DE LA COMUNIDAD DE ESPONJAS.....	23
9.1. Índices univariantes.....	23
9.2. Métodos multivariantes.....	24
9.2.1. Análisis de clasificación jerarquizada.....	25
9.2.2. Análisis de ordenación NMDS ("Non-Metric Multidimensional Scaling")	25
9.2.3. Análisis ANOSIM.....	26
9.2.4. Índice de heterogeneidad espacial.....	26

10. CARACTERIZACIÓN DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y CARACTERÍSTICAS DEL HÁBITAT RESPONSABLES DE LOS PATRONES DE ORGANIZACIÓN.....	28
10.1. Relación entre variables ambientales y descriptores de la estructura de población.....	28
10.2. Análisis BIO-ENV.....	28
11. RESULTADOS.....	29
11.1. Descripción del hábitat	29
11.1.1. Caracterización del fondo.....	29
11.1.2. Caracterización de la columna de agua.....	31
11.1.3. Relaciones entre los parámetros ambientales y del hábitat, y análisis de las tendencias espaciales y temporales.....	34
11.2. Clasificación taxonómica.....	35
11.3. Variación de la abundancia y la cobertura.....	39
11.4. Índices ecológicos y análisis de los patrones de organización.....	40
11.4.1. Índices univariantes.....	40
11.4.2. Patrones de organización de la comunidad.....	43
11.5. Descripción del ambiente y características responsables de los patrones de organización.....	46
12. DISCUSIÓN.....	49
13. CONCLUSIONES.....	59
14. BIBLIOGRAFÍA	60
15. ANEXOS.....	70

1. RESUMEN

La estructura y los patrones de organización de la comunidad de esponjas de la Bahía de Mazatlán fueron estudiados en relación a las características ambientales del medio en tres hábitats (rocoso, rocoso-arenoso y arenoso) durante dos épocas diferentes (lluvias y secas). En cada hábitat, se seleccionaron tres áreas de muestreo de 9 m^2 , y en cada una de estas se registró la abundancia (ind 100m^{-2}), la cobertura ($\text{cm}^2 100\text{m}^{-2}$), y el número de especies en cada época. Durante el tiempo de muestreo se cuantificó algunos parámetros de la columna de agua (temperatura, oxígeno disuelto, tasa de sedimentación-resuspensión, contenido de materia orgánica del sedimento, proporción granulométrica del sedimento recolectado en trampas de sedimento, turbidez del agua, disponibilidad de luz en el fondo y movimiento del agua), y las cualidades del sustrato (relieve del fondo, altura de las rocas, proporción de roca-arena y proporción granulométrica del sedimento). Los datos biológicos y del hábitat fueron analizados separadamente, y posteriormente se estudió la relación entre ambos. Los resultados mostraron que el ambiente fue más heterogéneo en la época de lluvias que en la de secas, especialmente en los hábitats rocoso y rocoso-arenoso, la comunidad cambió en respuesta a la dinámica ambiental, siendo afectada esta última por el cambio en la intensidad del movimiento del agua. La diversidad y cobertura de las esponjas fue afectada negativamente por el movimiento del agua, pero la abundancia fue favorecida principalmente por el relieve del fondo. La heterogeneidad ambiental fue determinante para el incremento de la diversidad, de esta manera, en la temporada de secas, cuando el ambiente fue más heterogéneo, las comunidades en los tres hábitats tuvieron la mayor diversidad y en los hábitats rocoso-arenoso y arenoso, donde el ambiente fue temporalmente heterogéneo, fueron mantenidas las comunidades más diversas.

ABSTRACT

The structure and organization of the sponge community in the Bay of Mazatlán were studied in relation to the environmental characteristics in three habitats (rocky, rocky-sandy and sandy habitat) during two different seasons (rainy and dry season). In each habitat, three 9 m² sampling areas were surveyed, and were registered abundance (ind 100 m⁻²), sponge coverage (cm² 100m⁻²), diversity and evenness. During each sampling period, water characteristics (temperature, dissolved oxygen, siltation/resuspension rate, organic matter content in sediment, granulometry of suspended sediment, turbidity, light availability and water movement) and substrate quality (bottom relief, height of rocks, rock-sand proportion and sediment granulometry) were quantified. Both, community and habitat properties were analyzed separately in order to distinguish temporal and spatial patterns, and later the relationships between both patterns were studied. The results showed that the community changed in response to environmental dynamics, which was mainly shaped by the intensity of water movement. Both diversity and sponge coverage were negatively affected by water movement, but abundance was mostly enhanced by the bottom relief. Environmental heterogeneity was determinant for diversity increase, thus in the dry season, when the environment was more heterogeneous, the communities in the three habitats had the greater diversity and in rocky-sandy and sandy habitats, where the environment was temporally heterogeneous, the most diverse communities were maintained.

2. INTRODUCCIÓN

De manera general, se sabe que muchos organismos bentónicos aprovechan una variedad amplia de hábitats, tales como grietas, cavernas, paredes verticales e inclinadas (Sebens 1991, Bell & Barnes 2000b, Olabarria et al. 2001), tanto para protegerse de depredadores y competidores por el espacio, como para disminuir el efecto de agentes físicos perjudiciales como el exceso de luz, la abrasión y desecación entre otros factores (Dayton 1971, Littler et al. 1983, Sousa 1984, Pickett & White 1985, Beck 1998).

En ese contexto, Sebens (1991) discute aspectos referentes a la complejidad del hábitat, y propone dos componentes para describirla: la heterogeneidad del hábitat, que es la variedad de hábitats más pequeños que componen un paisaje, y la estructura física, que es el componente arquitectónico o físico llamado también topografía o relieve del fondo. Así, un hábitat rocoso será más heterogéneo si tiene un mayor número de grietas, pozas y agregados de organismos que generen sitios con diferentes niveles de exposición a los parámetros ambientales, y tendrá una estructura física más compleja si esas características del sustrato añaden anfractuosidad a su relieve.

Las esponjas constituyen un grupo importante de las comunidades bentónicas en ambientes tropicales (Rützler 1970, Reiswig 1973, Díaz et al. 1985), templados (Hiscock et al. 1983, Picton 1990), polares (Dayton et al. 1974), e incluso en ambientes cercanos a ventilas hidrotermales someras de menos de 30 m (Fricke et al. 1989, Benedetti et al. 1998, Tarasov et al. 1999). Su papel ecológico es sumamente relevante, ya que en algunos ambientes pueden constituir una parte significativa de la biomasa del bentos, son poderosos competidores por el espacio y destructores de material calcáreo. Debido a su naturaleza filtradora, aprovechan gran parte de la materia orgánica de la columna de agua y pueden constituir refugio de muchos organismos (Reiswig 1974, Alcolado 1979, Reiswig 1981).

En el caso de las esponjas, se han publicado algunos trabajos que relacionan algunos aspectos del ambiente con las comunidades de esponjas, tales como el movimiento del agua (Carballo et al. 1996, Bell & Barnes 2000a, Ginn et al. 2000, Bell et al. 2002a), la sedimentación (Carballo et al. 1994, 1996, Bell & Barnes

2000b, Bell et al. 2002b), la incidencia de luz (Uriz et al. 1998), y el tipo de sustrato (Díaz et al. 1985, Vacelet 1988, Wilkinson & Evans 1988, Wilkinson & Cheshire 1989) y estos concluyen que esas variables tienen mucha importancia en la distribución y la abundancia de especies.

A pesar de que se reconoce que los diferentes procesos ecológicos en los ecosistemas marinos están relacionados con la complejidad de hábitat, en un rango amplio de escalas espaciales, desde pocos metros (Bourget 1988, Le Tourneaux & Bourget 1988, Thompson et al. 1996) hasta kilómetros (Wolanski & Hammer 1988, Archambault & Bourget 1996), muy pocos trabajos han relacionado la estructura de una comunidad de esponjas con una medida cuantitativa de la estructura del hábitat a lo largo de un gradiente batimétrico (Rützler 1965). Por consiguiente, este estudio proveerá información esencial para la comprensión de procesos de estructuración en ecosistemas rocosos tropicales.

3. ANTECEDENTES

Los primeros trabajos acerca de la ecología de las esponjas fueron realizados por de Laubenfels (1947), los cuales resaltaron la importancia de la iluminación, de la intensidad de las corrientes, de la sedimentación y de algunas características del agua sobre el desarrollo y la distribución de las esponjas. Estos trabajos, y otros posteriores, han relacionado algunos de estos factores con la distribución, abundancia y diversidad de las esponjas a diversas profundidades (Sarà 1961, 1964, Alcolado 1979, 1994, Bell & Barnes 2000a).

Bell & Barnes (2000b) mencionan que la inclinación del sustrato es un importante reductor de la incidencia de luz solar que, en exceso, suele inhibir el desarrollo y crecimiento de las esponjas, además protege a los organismos de otros factores ambientales como el exceso de sedimentación. La influencia de estos mismos factores sobre la morfología de las esponjas también ha sido estudiada en Cuba (Alcolado 1979), en Francia (Wilkinson & Vacelet 1979), en el mar Báltico (Barthel 1991), en Canadá (Ginn et al. 2000) y en Irlanda (Bell & Barnes 2001, Bell et al. 2002a), coincidiendo con el hecho de que a menor intensidad de abrasión hidrodinámica la variedad de formas es mayor y que en muchos de los casos, ambos factores forman gradientes con el incremento de la profundidad.

También se han encontrado aplicaciones interesantes del estudio de la ecología de las esponjas aprovechando la estrecha relación de este grupo con el ambiente bentónico (su hábitat) y con la columna de agua (su primordial fuente de alimentación) para utilizarlos como indicadores de contaminación en zonas fuertemente industrializadas (Carballo et al. 1994, 1996, Carballo & Naranjo 2002) o arrecifales (Alcolado & Herrera 1987, Muricy 1989). Carballo & Naranjo (2002) estudiaron la estructura poblacional de esponjas y ascidias en diversas estaciones próximas a efluentes industriales y urbanos estableciendo agregados de especies característicos de cuatro niveles diferentes de perturbación, con lo que concluyeron que es posible el uso de organismos bioindicadores específicos para cada ecosistema, además de que expusieron algunas ventajas de estos taxa sobre otros grupos usados como bioindicadores de estrés ambiental.

Sin embargo, no hay un consenso en el uso de herramientas para estimar la complejidad del hábitat, por lo que existen ambigüedades en la comparación de diferentes estudios y en el conocimiento de los efectos de esta variable compleja sobre diversos aspectos ecológicos de las comunidades (Beck 1998).

Se pueden citar algunos trabajos en los que se relacionó el hábitat con aspectos ecológicos de las comunidades bentónicas. En algunos de estos (Eggleston et al. 1998, 1999, Guichard et al. 2001, Olabarria 2002) se ha estudiado el efecto de la fragmentación o perturbación del hábitat en los patrones de colonización y composición de poblaciones de crustáceos de los géneros *Palaemonetes* y *Callinectes*, moluscos bivalvos como *Mytilus edulis*, y microgasterópodos de los géneros *Tricolia*, *Eatoniella* y *Pisinna* entre otros. Estos trabajos han sugerido que la escala espacial de la perturbación, el tipo de hábitat, así como el tamaño y taxa de los organismos influyen en los patrones de colonización y utilización del espacio disponible. Debido a que después de que ocurren estos eventos se generan secuencias de sustitución de especies, bajo ciertas condiciones se puede considerar a las perturbaciones como promotoras de la diversidad (Dayton 1971, Sousa 1979, 1984).

Por otra parte, tampoco se conocen trabajos que hayan estimado la relación cuantitativa de la complejidad estructural del hábitat con la distribución, la abundancia y la estructura de las poblaciones de esponjas. Los trabajos sobre ecología de esponjas son muy escasos en el Pacífico Oriental y más aún en el Golfo de California. Guido (1985, 1989) comparó la variabilidad cualitativa temporal de algunas poblaciones de esponjas y las relacionó con patrones epocasales y perturbaciones ambientales; Wilson (2002) estudió aspectos de la dinámica poblacional de algunas esponjas de la Bahía de Mazatlán en relación con los cambios ambientales producidos por la transición de la época de lluvias y de secas; Ávila (2002), Ávila & Carballo (2004) y Carballo & Ávila (2004), estudiaron aspectos de la dinámica poblacional de la esponja *Haliclona caerulea* en la misma zona de estudio y Carballo et al. (2004a) estudiaron la dinámica poblacional de la esponja *Suberites aurantiaca* en el estero de Urías.

Otros aspectos de las esponjas litorales de la Bahía de Mazatlán han sido estudiados por Green & Gómez (1986), Cruz (2001), Gómez et al. (2002) y

Carballo et al. (2003 y 2004b) en el área de taxonomía, por Pérez (2001) en toxicidad de esponjas y Vega (2002) en ecología química.

4. HIPÓTESIS

En los ecosistemas marinos rocosos litorales, la heterogeneidad del hábitat y el relieve del fondo suelen ser poco uniformes en el tiempo y en el espacio. Frecuentemente estas características cambian gradualmente a lo largo de gradientes espaciales (profundidad) y temporales; y son en gran medida responsables de generar variaciones en los patrones de organización y en la estructura de las comunidades de esponjas aún a pequeña escala. Trabajos ecológicos previos mencionan que tanto la complejidad del hábitat como eventos (tormentas tropicales, episodios esporádicos de oleaje intenso, etc.) que cambian las condiciones del mismo (Connell 1978, Sousa 1979, Littler & Littler 1984, Sebens 1991, Death & Winterbourn 1995), suelen tener una gran influencia en los patrones de organización de la comunidad y pueden ser promotores de la diversidad, por lo que en el presente estudio se espera un incremento en la diversidad de la comunidad de esponjas de la Bahía de Mazatlán en relación con el aumento de la heterogeneidad espacial y temporal del hábitat.

5. OBJETIVOS:

Objetivo general.

Definir la complejidad del hábitat y estudiar su relación con los patrones de organización y con la estructura de la comunidad de esponjas litorales de la Bahía de Mazatlán.

Objetivos particulares

- 1: Analizar los patrones de organización de la comunidad de esponjas en diferentes hábitats (rocoso, rocoso-arenoso y arenoso) y en diferentes épocas (lluvias y secas).
2. Determinar el grado en que la complejidad del hábitat genera la variación espacial y temporal de la abundancia y de la cobertura, así como de la estructura de la comunidad (diversidad y equitatividad).
3. Determinar si la heterogeneidad del hábitat, en el gradiente espacial y temporal es un factor importante que favorece la diversidad global en la zona.

6. AREA DE ESTUDIO

6.1. Localización

El área de estudio comprende una zona rocosa litoral que se encuentra sobre la porción Noreste de la Isla Venados ($23^{\circ} 13' 49''$ N y $106^{\circ} 27' 43''$ W), la cual se encuentra localizada al NW de la Bahía de Mazatlán (Pacífico Oriental, Fig.1). El área de muestreo se encuentra a 30 m de la línea de costa y se eligió en parte debido a que se dispone de antecedentes sobre comunidades de esponjas (Ávila 2002 y Wilson 2002). La profundidad mínima del área de muestreo es de 2 m, y la máxima de 6 m. El sustrato entre estas profundidades se compone de afloramientos rocosos de distinto espesor, los cuales están combinados con zonas de arena o sedimento muy fino. Por debajo de la profundidad de 6 m el sustrato es blando por la predominancia de sedimentos más finos, mientras que los afloramientos rocosos son pequeños y poco importantes.

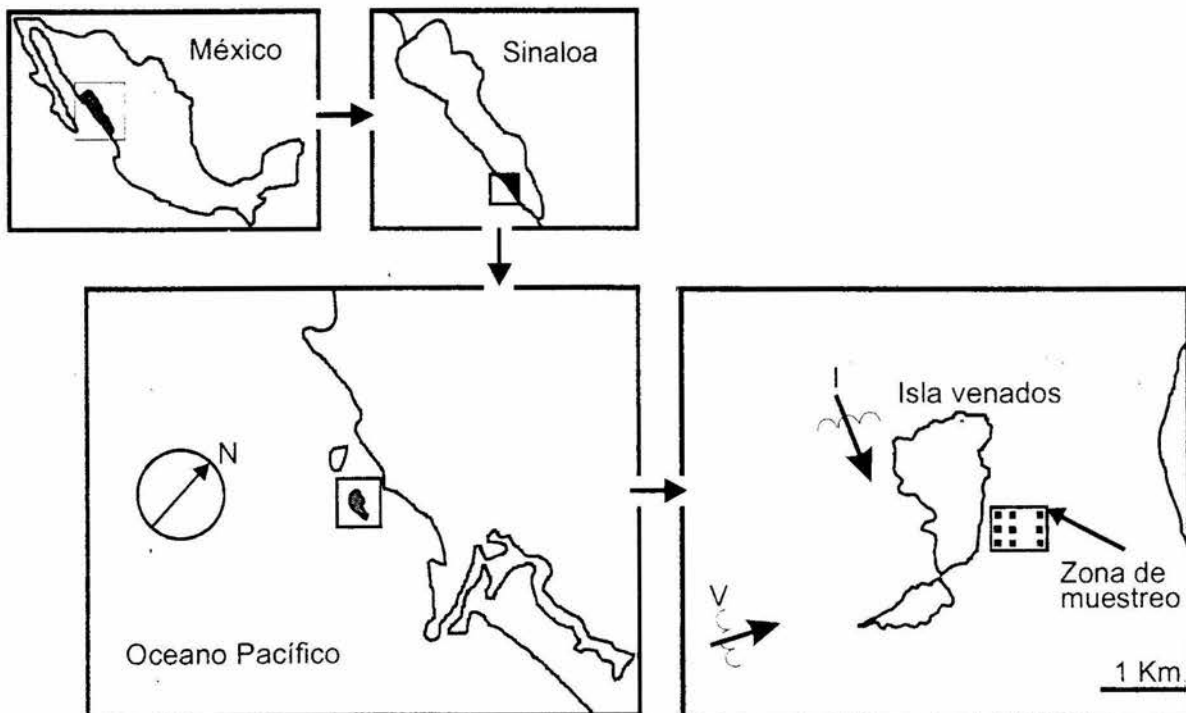


Fig. 1. Localización del área de muestreo junto a la Isla Venados en la Bahía de Mazatlán (Sinaloa, México), y detalle de la zona de muestreo localizada dentro de la franja litoral de la Isla Venados. Se indica la dirección principal del oleaje durante el verano (V) e invierno (I).

6.2. Características climatológicas

El clima en la Bahía de Mazatlán es tropical de tipo cálido sub-húmedo, y caracterizado por una temporada de lluvias que comienza en la mitad del mes de junio con una precipitación mensual promedio de 48.8 mm, y con un máximo en el mes de septiembre con un promedio de 222.5 mm (Comisión Nacional del Agua 2002). Entre los meses de julio y octubre en la zona se presentan tormentas tropicales y huracanes que provienen del Pacífico Noroeste. Los vientos que predominan en el invierno son del Noroeste y durante la transición de secas a lluvias cambian de dirección hasta provenir del Oeste a Suroeste en el verano, con una velocidad promedio de 2.6 y 3.5 cm s^{-1} (Tabla 1 y Fig. 1). La temperatura media anual del aire es de 24 °C, con un promedio de 28 °C durante los meses más cálidos, que abarcan el periodo de julio a septiembre. El promedio anual de la humedad relativa es de 76 %, con un máximo en el mes de septiembre de 79 % (Comisión Nacional del Agua 2002).

Tabla 1. Datos estadísticos climatológicos para el año 2003 (Comisión Nacional del Agua 2003). Los meses resaltados en negritas indican el periodo de muestreo del presente estudio.

Mes	Temperatura (°C)			Dirección y Velocidad del viento (m seg^{-1})
	Máxima	Mínima	Promedio	
Enero	31.4	12.6	22.7	NNW/1.8
Febrero	32.5	12.8	22.4	NNW/1.8
Marzo	32.0	11.3	20.8	NW/2.0
Abril	30.7	14.0	22.5	NW/2.3
Mayo	32.5	16.6	25.7	WSW/2.1
Junio	33.3	21.0	27.8	WSW/2.3
Julio	35.2	24.0	29.2	WSW/2.7
Agosto	35.0	22.1	29.2	WSW/2.6
Septiembre	36.5	22.1	28.5	W/3.0
Octubre	34.0	19.0	27.7	NNW/1.8
Noviembre	35.5	17.4	25.6	NNW/2.2
Diciembre	31.9	10.2	22.0	NW/2.7

6.3. Características oceanográficas

En el Golfo de California ha sido observado un patrón de entrada y salida del flujo del agua que se da por una corriente (principalmente la Corriente de

California y en menor medida la Contracorriente Ecuatorial) que entra en el Golfo de California por la costa este, cerca de la parte continental y sale por la costa oeste por la parte de la península, generando ambas un giro ciclónico (Roden 1958). En el puerto de Mazatlán, las mareas oscilan en un régimen que varía de 0.25 a 1.25 m, con dos pleamares y dos bajamares durante 24 h, por lo que corresponden a un tipo mixto semidiurno (Pond & Pickard 1983). Cerca de este puerto la corriente sigue la dirección hacia el norte, y es modificada ampliamente por los innumerables accidentes como islas, puntas, islotes, la costa y el fondo (Secretaría de Marina 1974).

Durante la época de secas las olas provienen del noroeste y en el periodo de abril a mayo éstas cambian drásticamente de dirección a suroeste y oeste, permaneciendo así durante la época de lluvias. Por este motivo, las olas más nocivas para las zonas costeras son las del suroeste, ya que generalmente provienen de tormentas tropicales durante el verano (Montaño 1985). Ante esto, Carballo (Com. Pers.) menciona que el patrón que siguen los vientos coincide con el del oleaje, y que el cambio de dirección de los vientos y el oleaje es un evento importante que caracteriza la transición entre ambas épocas (Tabla1). Debido a la notable variabilidad de las condiciones y direcciones del oleaje, son comunes los cambios en la dirección y magnitud del transporte litoral durante largos periodos de tiempo (Montaño 1985).

El patrón anual de la afluencia de arena a lo largo del Pacífico noroeste (Hedgpeth 1957, Markham 1973 y Shepard 1973) muestra que en los meses del verano se incrementa la deposición de arena en los ambientes intermareales rocosos. Peraza (1985) observó la presencia de intensos movimientos de arenas en diferentes direcciones en la Bahía de Mazatlán, con un transporte litoral neto de $112,000 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ con una dirección hacia el sur y concluyó que estos movimientos son el reflejo de los cambios en el régimen de oleaje durante el año.

La temperatura y salinidad promedio anual de la superficie del mar es de $24.4 \text{ }^\circ\text{C}$ y $35 \text{ }^\circ\text{/}_{00}$ respectivamente (Anónimo 1988).

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Estrategia de muestreo

Para el desarrollo del proyecto se seleccionó un área de estudio que incluyó tres zonas representativas de tres hábitats diferentes:

Hábitat rocoso: zona donde el sustrato predominante es rocoso y está ubicada a 2 m de profundidad.

Hábitat rocoso-arenoso: zona de fondos rocosos de tamaño medio entre grandes extensiones de sedimentos y arena, y está ubicada a una profundidad de 4 m.

Hábitat arenoso: zona con predominio de fondos blando, localizada a 6 m de profundidad.

Por razones de tipo estadístico se recomienda que todas las unidades de muestreo tengan el mismo tamaño y que se tomen varias réplicas por cada zona muestreada. Por tal motivo, cada zona se orientó paralelamente a la costa y estuvo compuesta por tres parcelas permanentes de 25 m² (delimitadas con cuerdas y pesos) separadas entre sí por 10 m (Fig.4). Se realizaron dos muestreos: uno en la época de lluvias (duró 30 días, desde la segunda mitad del mes de mayo a la primera mitad de junio) y otro en la época de secas (duró 28 días, desde la segunda mitad de octubre a la primera mitad de noviembre).

7.2. Caracterización del fondo:

7.2.1. *Relieve del fondo*

El relieve del fondo se estimó en cada uno de los tres hábitats mediante una cadena (cuyos eslabones tenían 1 cm de ancho por 2 cm de longitud), la cual se extendió sobre tres puntos diferentes del piso de cada parcela (descritas en el apartado 7.4.2), en una orientación perpendicular a la línea de costa. La longitud de cada parcela (d) fue de 5 m, y la cadena se extendió a lo largo de ésta. Se tuvo especial cuidado de que la cadena siempre tocara la superficie del fondo,

incluyendo la superficie de los intersticios, salientes y rocas que se encontraron sobre éste, midiendo así la longitud aproximada de la superficie de la parcela (D). El cociente entre las dos medidas (D/d) nos indicó el relieve del fondo, que es una proporción de la longitud real del piso de la parcela (distancia medida con la cadena) con respecto a la longitud de la parcela. Así, un fondo completamente plano corresponde a un valor de 1, y valores mayores indican un mayor relieve. El parámetro así calculado fue el promedio del relieve del fondo de cada hábitat y época.

7.2.2. Proporción roca-arena

Cada vez que la cadena fue extendida sobre el fondo, se midió la distancia de esta que estuvo sobre roca, y la que estuvo sobre arena. La proporción podía variar desde 0 % (sustrato completamente arenoso), hasta 100 % (sustrato completamente rocoso). El parámetro calculado fue la proporción de roca promedio por cada hábitat y época muestreada.

7.2.3. Altura de las rocas

Para obtener la altura, se midió la altura máxima de las rocas por las que pasó la cadena en cada parcela, y posteriormente se promediaron las medidas por cada hábitat. El parámetro calculado fue la altura máxima promedio de las rocas en cada hábitat y época muestreada.

7.2.4. Granulometría del sedimento

Se tomaron muestras de sedimento de forma aleatoria en varios puntos del fondo de las parcelas, y, con éstos, se estimó la proporción de los diferentes tamaños de grano en cada hábitat. En el laboratorio, la muestra se secó a 75 ° C durante 48 horas y tomando alícuotas de peso conocido (considerado como 100 %), se tamizaron a través de distintas aberturas de malla según los criterios de Folk (1965), separando así la proporción de los distintos tamaños de granos con la siguiente nomenclatura:

< 1.41 mm	Amg	(arena muy gruesa)
< 0.71 mm	Ag	(arena gruesa)
< 0.42 mm	Am	(arena media)
< 0.2 mm	Af	(arena fina)

De esta manera, la clasificación del tamaño de grano se realizó de acuerdo con el diámetro de las partículas, y el parámetro calculado fue la proporción (%) promedio del tamaño de grano del sedimento por hábitat y época muestreada.

7.3. Parámetros ambientales

7.3.1. Temperatura del agua

Para el registro de la temperatura del agua se colocó un termómetro de máximas y mínimas en cada hábitat, sujetándolo a una estructura de concreto (descrita en el siguiente apartado y mostrada en la figura 2). El registro de la temperatura se realizó al final de cada periodo de muestreo entre las 10:00 y 11:00 h.

7.3.2. Tasa de sedimentación/resuspensión

Para el registro de la sedimentación/resuspensión se colocó una estructura permanente en cada hábitat (Fig.4), la cual constó de una base de concreto con dos soportes verticales de metal. En estos soportes, y a una altura de 1 m desde el fondo, se fijaron cuatro recipientes de plástico, con una boca de 2.9 cm de diámetro y 1 L de capacidad (Fig. 2). Los recipientes se retiraron al cabo de cada época de muestreo, y el material fue secado en una estufa a 70 °C durante 48 horas. A partir del peso seco del sedimento, y del tiempo de permanencia en el medio (Moore 1972, Carballo et al. 1996, Bell & Barnes 2000b y Maughan 2001), se calculó la tasa de sedimentación-resuspensión ($\text{Kg m}^{-2} \text{día}^{-1}$) promedio en cada hábitat y época de muestreo.

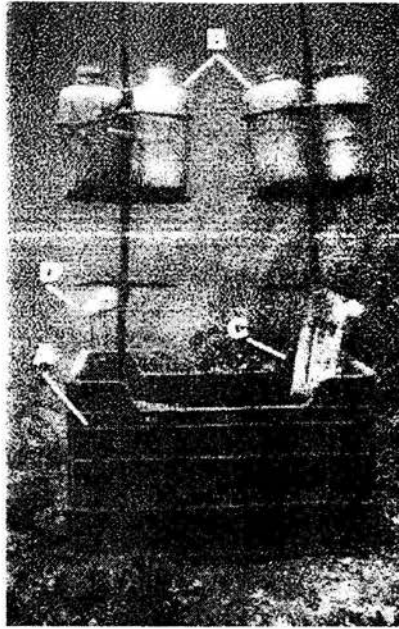


Fig. 2. Esquema del diseño de la estructura (A) a la que se incorporan las trampas de sedimentos (B), el termómetro de máxima y mínima (C) y las esferas de escayola (D).

7.3.3. Contenido de materia orgánica en el sedimento recolectado en las trampas de sedimento

El contenido de materia orgánica del material contenido en los recipientes de sedimentación se determinó lavando previamente las muestras con agua dulce para eliminar las sales. Posteriormente, el contenido se secó a 70 °C durante 48 horas, y una vez seco se calcinó en una mufla durante 1 h a 550 °C. Las cenizas constituyeron la fracción inorgánica, por lo que la pérdida de peso representó la materia orgánica (Dean 1974 y Páez-Osuna et al. 1984). Las unidades se expresaron como el promedio del porcentaje de materia orgánica (% MO) contenido en el sedimento recolectado en cada hábitat y época de muestreo.

7.3.4. Análisis granulométrico del sedimento recolectado en las trampas de sedimento

El análisis se llevó a cabo como se indica en el apartado 6.2.4. El parámetro calculado fue la proporción (%) promedio del tamaño de grano del sedimento recolectado en las trampas de sedimento, por hábitat y época muestreada.

7.3.5. Movimiento del agua

Para medir el movimiento del agua se utilizó el método de las esferas de escayola, el cual ha sido empleado con anterioridad en el estudio de comunidades bentónicas como fanerógamas marinas (Gambi et al. 1989), esponjas (Carballo et al. 1996) y ascidias (Naranjo et al. 1996) entre otros.

Estas esferas se prepararon en el laboratorio usando una mezcla de yeso piedra "super dent" tipo alfa, se dejaron secar a 60 °C durante 24 h, se codificaron, y se pesaron. Posteriormente, durante cada época de muestreo, se sujetaron 4 esferas de escayola de 5 cm diámetro en cada una de las estructuras de concreto (Fig. 2). Después de dejarlas expuestas por un periodo de tiempo que osciló de 3 a 4 días, se llevaron al laboratorio y tras secarlas nuevamente, se registró su peso final. Al extraer las esferas, se colocaron otras nuevas, y así sucesivamente durante el tiempo que duró cada época de muestreo.

El movimiento de agua se calculó mediante la pérdida de peso de las esferas de escayola provocada por el movimiento del agua durante un periodo de tiempo determinado (estandarizado a 24 h), para calcular así el desgaste promedio en cada hábitat. Para esto, asumimos que la disminución de la masa de cada esfera está linealmente relacionada con el movimiento de agua (Muus 1968, Komatsu & Kawai 1992 y Maldonado & Young 1999), y que la diferencia entre el peso inicial y el final es independiente de la dirección y velocidad del flujo (Denny 1988). Adicionalmente, se tuvo especial cuidado en descartar la pérdida de masa de las esferas debido a su capacidad de disolución en agua a una temperatura dada.

Para esto se calibró el desgaste a diferentes temperaturas y en ausencia de corriente, mediante un experimento en el que se sumergieron en agua de mar las esferas durante 24 h a temperaturas constantes de 21, 25 y 30 °C (datos no publicados), de manera que se pudo construir la siguiente ecuación:

$$M_t = 0.0178(T^\circ) + 3.7337$$

Donde

M_t = la pérdida de masa de las esferas debido a su disolución; T° = temperatura del medio donde fueron expuestas.

Posteriormente, en cada esfera se restó el valor de M_t a su pérdida de su masa, y de esta manera, se obtuvo el desgaste neto causado por el movimiento de agua. Este desgaste fue transformado a %, considerando el peso inicial de la esfera como el 100%.

El parámetro calculado fue desgaste (% día⁻¹) promedio por cada hábitat y época muestreada.

7.3.6. Disponibilidad de luz

Esta se determinó registrando la variación en la intensidad de la irradiancia respecto a la profundidad con un sensor 2π corregido por coseno conectado a un "Li-cor datalogger". Cada medición, realizada siempre bajo el agua, comenzó al colocar el sensor a 0.1 m del fondo para enseguida subirlo hasta la superficie a razón de 0.2 m s⁻¹. Con esta técnica, el li-cor registró cada segundo la cantidad de luz que incidía en un ángulo de 180° sobre el sensor durante su ascenso, ajustando dicha variación a una función exponencial según la ley de Beer-Lambert (Kirk 1983):

$$E_z = 100 * (e^{-kd*z})$$

Donde

E = disponibilidad (%) de luz en el fondo, 100 = disponibilidad (%) de luz en superficie, **kd** = coeficiente de extinción vertical de la luz en la columna de agua, **z** = profundidad del fondo donde se determina la disponibilidad de luz.

De esta manera fue posible calcular la disponibilidad de luz a nivel del fondo, expresada en % promedio de luz disponible en cada una de las zonas y épocas de muestreo (Fig. 3).

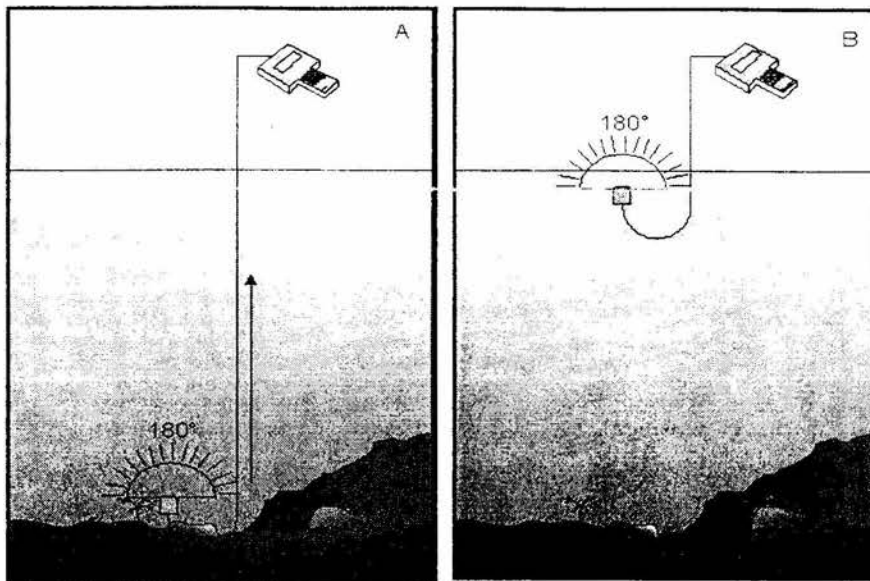


Fig. 3. Esquema de la técnica de muestreo para medir la disponibilidad de luz a nivel de fondo (A = inicio y B = término de la medición).

7.3.7. Turbidez a nivel del fondo

En ocasiones el sedimento se resuspende debido a que el oleaje transfiere energía desde las capas más superficiales de la columna de agua hasta el fondo (Wilson 2002). De esta manera, las condiciones de turbidez a las que están expuestos estos organismos pueden ser mayores que las del resto de la columna de agua, por lo que consideramos que las mediciones hechas desde la superficie pueden subestimar la turbidez de las capas de agua más cercanas al fondo. Para evitar este inconveniente se llevó a cabo la determinación de la transparencia horizontal del agua a una altura de 30 cm sobre el fondo de cada hábitat utilizando como descriptor de la transparencia un disco de Secchi.

Mediante buceo autónomo y por duplicado, una persona sostuvo el disco de frente a otra la cual se alejó extendiendo la cuerda graduada del mismo hasta la distancia máxima a la que el disco fue visible. Esta distancia fue registrada, y la magnitud de los valores fue inversamente proporcional a la turbidez y en general, fueron las mismas personas las que realizaron el muestreo. El parámetro calculado fue la transparencia horizontal a 30 cm del fondo en cada uno de los hábitats y épocas muestreadas.

7.3.8. Oxígeno disuelto

El oxígeno disuelto se determinó varias veces durante cada época de muestreo con una sonda, la cual se colocó a 1 m sobre el fondo. El parámetro calculado fue el oxígeno disuelto promedio (mg l^{-1}) por hábitat y época muestreada.

7.4. Metodología de muestreo y descriptores poblacionales

7.4.1. Muestreo cuantitativo

Como se explica en el apartado 7.1, en cada hábitat se establecieron tres parcelas de 25 m^2 (Fig. 4). Los muestreos poblacionales se realizaron simultáneamente a la recolección de los datos abióticos. Se consideró como individuo a cualquier esponja que creciera independientemente de otra y estuviera delimitada por una capa celular externa continua (pinacodermo). Una esponja dividida en diferentes trozos que permanecieran unidos entre sí (por el pinacodermo) también se consideró un único individuo (Brusca & Brusca 1990). Cuando un individuo no pudo ser identificado *in situ*, se recolectó una muestra del mismo que se codificó y se llevó al laboratorio para ser identificada, y establecer los criterios para su futura identificación en los muestreos subsiguientes.

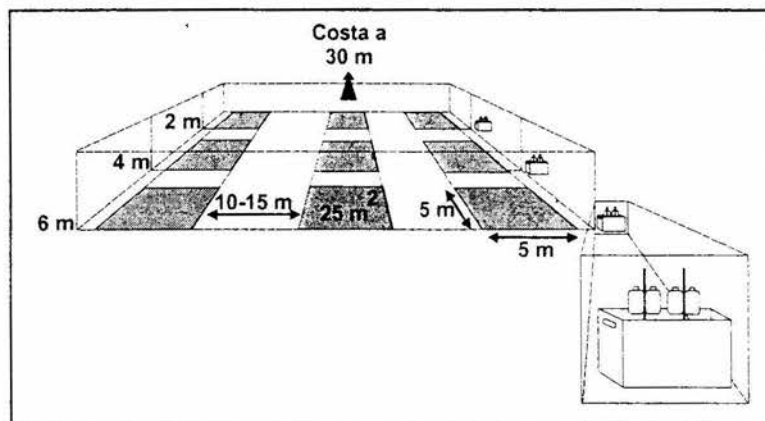


Fig. 4. Disposición esquemática del diseño experimental. Los cuadrados sombreados representan las parcelas (25 m^2 de superficie) a lo largo del gradiente batimétrico previamente establecido (se indica en la esquina inferior izquierda de las áreas de muestreo), y la imagen ampliada en el recuadro es la estructura de concreto usada para soportar los instrumentos y materiales usados en el monitoreo ambiental.

7.4.2. Abundancia

La abundancia se estimó, contabilizando todos los individuos presentes en el interior de un marco cuadrangular de aluminio de 1 m², que se situó sobre la superficie de cada parcela en un orden alternado hasta cubrir un área de 9 m² (Fig. 5). Los resultados se expresaron en ind 100 m⁻² por especie, y en ind ha⁻¹ al referirnos al total de las especies en cada hábitat y época muestreada (Alcolado 1979).

7.4.3. Cobertura

Para el cálculo de la cobertura se empleó un marco de hierro de 50 x 50 cm con subdivisiones cuadrangulares de 1 x 1 cm. Dicho marco se situó sobre cada superficie muestreada por el marco cuadrangular de aluminio y se registró el número total de cuadros que cubrieron a cada individuo ubicado dentro del marco (Alcolado 1979). Los resultados se expresaron en cm² 100 m⁻² por especie y m² ha⁻² al referirnos a la cobertura para el total de las especies, en cada hábitat y época muestreada.

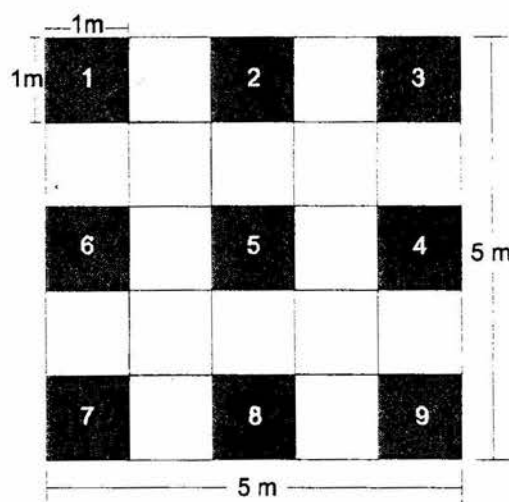


Fig. 5. Esquema del procedimiento de muestreo en cada parcela. Los cuadros oscuros representan las áreas muestreadas con el cuadrante de aluminio de 1 m².

8. TRATAMIENTO DE LA INFORMACIÓN AMBIENTAL

Para determinar la existencia de correlaciones entre los parámetros ambientales y características del fondo, se utilizaron correlaciones de *Spearman* para datos no paramétricos (Zar 1984 y Calvo 1985). El patrón general del ambiente se estudió mediante el análisis de componentes principales, usando como variables los parámetros ambientales previamente estandarizados (media/desviación típica), y utilizando distancias Euclidianas para construir la matriz de partida (Clarke & Warwick 1994a). En las variables ambientales, a diferencia de las variables bióticas, no existe el predominio del 0, son generalmente variables continuas, y son fáciles de normalizar estabilizando sus varianzas, por lo que el análisis ACP, basado en distancias Euclidianas parece uno de los métodos más recomendados para su estudio (Clarke & Warwick 1994a y Naranjo et al. 1997).

9. ANÁLISIS DE LOS PATRONES DE ORGANIZACIÓN DE LA COMUNIDAD DE ESPONJAS

Se utilizaron índices univariantes y técnicas multivariantes consideradas como las más adecuadas para el estudio de los ecosistemas bentónicos (Field et al. 1982, Warwick & Clarke 1991, Uriz et al. 1991, Naranjo et al. 1996, Underwood & Chapman 1998, Hernández-Zanuy & Carballo 2001).

En el cálculo de los índices univariantes se empleó el número de individuos. Cuando se interpreta el ambiente en relación con los cambios en la biota, se debe considerar la magnitud que refleje el grado de adaptación por supervivencia de las especies al ambiente que se estudia (Wilhm 1968). El número de individuos es reflejo de la intensidad con que una especie se reproduce, y de características de adaptación tales como la capacidad de permanecer en el ambiente por tolerarlo fisiológica o mecánicamente (Alcolado 1985).

9.1. Índices univariantes

Este tipo de índices resumen, mediante un valor o coeficiente, la estructura de cada una de las parcelas, permitiendo así una primera comparación entre ellas.

- Índice de diversidad de Shannon - Wiener. El índice de diversidad de Shannon-Wiener es especialmente sensible a cambios en las especies más raras de la comunidad en términos de abundancia (Shannon & Wiener 1963). La fórmula para su cálculo es:

$$H' = - \sum_{i=1}^s (p_i)(\log_2 p_i)$$

donde: H = índice de diversidad, S = número de especies, y p_i = proporción del total de la muestra que corresponde a la especie i .

Cuando la abundancia de especies en una muestra se redujo mediante un índice como el de diversidad de Shannon-Wiener, la existencia de réplicas en cada hábitat permitió utilizar el valor medio del índice de Shannon-Wiener, así como el intervalo de confianza a un 95 % para representar nuestra comunidad y ver diferencias entre hábitats o épocas.

- Índice de equitatividad de Pielou: Indica la uniformidad de la abundancia (u otra medida) de los individuos entre las diferentes especies. El índice de equitatividad de Pielou nos indicó qué tan uniformemente se encontraron repartidos los individuos entre las diferentes especies. De este modo, una equitatividad alta indicaría una baja dominancia y viceversa (Pielou 1969). La equitatividad está dada por la siguiente ecuación:

$$J' = H' / H'_{\max}$$

donde: H' = es el valor de diversidad obtenido, H'_{\max} = es el valor de la diversidad máxima que podría darse con S especies y N individuos y está definida como $\log S$, y S = número de especies.

- Índice de diversidad de Simpson (Gray 2000): variaciones en el índice de diversidad de Simpson indicaron cambios importantes en las especies más abundantes de la comunidad (Gray 2000). La diversidad de Simpson ($1/\lambda'$ o $1/D$) está dada por la siguiente expresión:

$$1/\lambda' = 1 / [\sum (N_i^2 / (N_i(N_i - 1))) / (N(N - 1))]$$

donde:

N_i = número de individuos de la especie i , y N = número total de individuos.

- Número de especies: a partir de las especies registradas al llevar a cabo el registro de la abundancia, se contabilizó el número de especies encontradas durante cada una de las dos épocas (lluvias y secas). Los resultados se expresaron como número total de especies (S total) tomando en cuenta la suma del número de especies encontradas en las tres réplicas muestreadas en cada hábitat.

9.2. Métodos multivariantes

Los métodos multivariantes se caracterizan principalmente por el hecho de que basan la comparación de las muestras en las especies que comparten y se consideran como los métodos más sensibles para detectar cambios en la comunidad (Warwick & Clark 1991, Clarke & Warwick 1994b, Naranjo et al., 1997).

9.2.1. Análisis de clasificación jerarquizada:

La matriz para el análisis de clasificación jerarquizada se generó a partir de los datos de abundancia de cada parcela ($\text{ind } 100 \text{ m}^{-2}$) previa transformación por raíz cuarta (Warwick & Clarke 1991) a la cual se le aplicó el índice de Bray–Curtis (Bray & Curtis 1957), el cual no considera las dobles ausencias. Para la generación del dendrograma se empleó como algoritmo de agrupación la media ponderada de cada par de muestras (método UPGMA) (Sneath & Sokal 1973). Posteriormente se determinaron las especies que más contribuyen a la separación de los diferentes grupos representados en los dendrogramas mediante el análisis SIMPER (“Similarity Percentage”) (Warwick et al. 1990, Clarke & Ainsworth 1993).

9.2.2. Análisis de ordenación NMDS (“Non-Metric Multi-Dimensional Scaling”) (Kruskal & Wish 1978):

El análisis NMDS se realizó a partir de la matriz de similitud previamente calculada para el análisis de clasificación y, adicionalmente se elaboró a partir de una matriz de similitud con los datos de cobertura. Para determinar el grado de significación de la representación de los datos se utilizó el “valor de estrés de Kruskal” (Clarke & Ainsworth 1993):

- Estrés <0.05 : se corresponde con una representación excelente sin problemas de interpretación.
- Estrés >0.05 y <0.1 : corresponde a una buena ordenación sin riesgos de interpretación.
- Estrés >0.1 y <0.2 : todavía puede mostrar una representación útil, aunque no se debería mostrar mucha confianza en la interpretación de resultados para los valores más altos de este rango.
- Estrés >0.2 : difícil de interpretar; las muestras se distribuyen al azar.

Adicionalmente, para ver la ordenación relacionada a un gradiente ambiental, se realizó una superposición de las variables abióticas que se correlacionaron con los datos biológicos.

9.2.3. Análisis ANOSIM:

La prueba no paramétrica ANOSIM (análisis de similitud) valoró la significación estadística de las diferencias entre dos grupos de réplicas definidas previamente, verificando si las similitudes entre las repeticiones dentro de un hábitat fueron significativamente más altas que las similitudes entre las repeticiones de los diferentes hábitats (Clarke & Ainsworth 1993). Este análisis está basado en el orden de importancia de las similitudes establecidas en la matriz de similitud construida mediante el índice de Bray-Curtis sobre las abundancias medias previamente transformadas mediante raíz cuarta (Clarke & Ainsworth 1993). El análisis se llevó a cabo para determinar si existieron diferencias significativas entre los agregados establecidos entre hábitats y épocas. A partir de los resultados obtenidos en el ANOSIM se calculó el nivel de significación (p) y el estadístico R , el cual usualmente varía entre 0 y 1, e indicó el grado de diferenciación entre los hábitats.

9.2.4. Índice de Heterogeneidad Espacial:

Se utilizó el índice de heterogeneidad espacial \bar{R}_i (Carballo et al. 2002) dado por la expresión:

$$\bar{R}_i = R_i / N$$

Donde R_i es la suma total de todos los R obtenidos en el análisis ANOSIM en la comparación de pares para un nivel de significación concreto (por ejemplo para $p < 0.1$) en un tiempo dado (i), y N es el máximo número de comparaciones por pares posible para un número de hábitats y épocas determinado (n), el cual viene dado por

$$N = \frac{n(n-1)}{2}$$

Este índice es especialmente útil para medir el grado de semejanza en la estructura de la comunidad entre épocas próximas a lo largo del tiempo y tiene un

gran potencial para comprobar hipótesis y generalidades sobre mecanismos que estructuran los agregados. El índice varía desde 0 (baja heterogeneidad = muy semejantes entre si) hasta 1 (alta heterogeneidad = muy diferentes entre si), es decir, es alto cuando hay gran variabilidad espacial en la estructura de la comunidad. En ese caso la máxima heterogeneidad se obtendría cuando los agregados fueran completamente diferentes entre sí en términos de su estructura. Por medio de este índice se logró determinar cuándo existieron las mayores diferencias en la estructura de los agregados de los diferentes hábitats y épocas de muestreo.

10. CARACTERIZACIÓN DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y CARACTERÍSTICAS DEL HÁBITAT RESPONSABLES DE LOS PATRONES DE ORGANIZACIÓN

10.1. Relación entre variables ambientales y descriptores de la estructura de la población.

Para determinar los parámetros ambientales y características del fondo que tuvieron más influencia sobre los parámetros poblacionales (abundancia y cobertura), e índices ecológicos (diversidad, equitatividad y riqueza de especies) se realizaron correlaciones de *Spearman* para datos no paramétricos (Zar 1984, Calvo 1985).

10.2. Análisis BIO-ENV

A diferencia de otras técnicas, el objetivo final de este análisis no es la obtención de una determinada representación espacial, sino la elaboración de una matriz de correlaciones que defina, en nuestro caso, cual es la asociación de parámetros ambientales y características del fondo que mejor explica la estructura biológica. Consiste fundamentalmente en la comparación de la ordenación separada de los hábitats a partir de variables bióticas y abióticas con el objeto de establecer qué conjunto de factores ambientales favorecen la máxima correlación entre ambas configuraciones (Clarke & Ainsworth 1993). Este análisis se realizó con los datos promedio de cobertura y abundancia, previamente transformados con la raíz cuarta y cuadrada. Esto permitió que los valores entre las especies más y menos abundantes o entre los individuos de mayor y menor cobertura fueran más proporcionales entre sí (Field et al. 1982).

11. RESULTADOS

11.1. Descripción del hábitat

11.1.1. Caracterización del fondo

Durante ambas épocas (lluvias y secas) el relieve del fondo varió desde muy anfractuoso en el hábitat rocoso hasta casi plano en el hábitat arenoso. Sin embargo, durante la época de secas el relieve del hábitat rocoso fue muy variable entre las réplicas (Fig. 6a). La proporción de roca disminuyó progresivamente desde hábitat rocoso, hasta el arenoso en ambas épocas y no cambió temporalmente (Fig. 6b). La altura de las rocas también tuvo un comportamiento similar, pero en el hábitat rocoso la altura fue ligeramente mayor en la época de secas (Fig. 6c).

Durante la época de lluvias la fracción de arena muy gruesa del sedimento decreció gradualmente desde el hábitat rocoso (86.04 %) hasta el hábitat arenoso (16.20 %), mientras que la fracción de arena fina incrementó desde el hábitat rocoso (0.23 %) hasta el arenoso (21 %). En la época de secas la arena muy gruesa disminuyó en el hábitat rocoso respecto al muestreo anterior (81.64 %), y fue mínima en el rocoso-arenoso (18.73 %). Sin embargo, la arena fina siguió el patrón inverso, con la menor fracción en el hábitat rocoso (0.23 %) y la mayor en el rocoso-arenoso (20.03 %). Durante ambas épocas la composición granulométrica del sedimento del hábitat rocoso no varió, pero fue diferente a la de los demás hábitats (Fig. 6d).

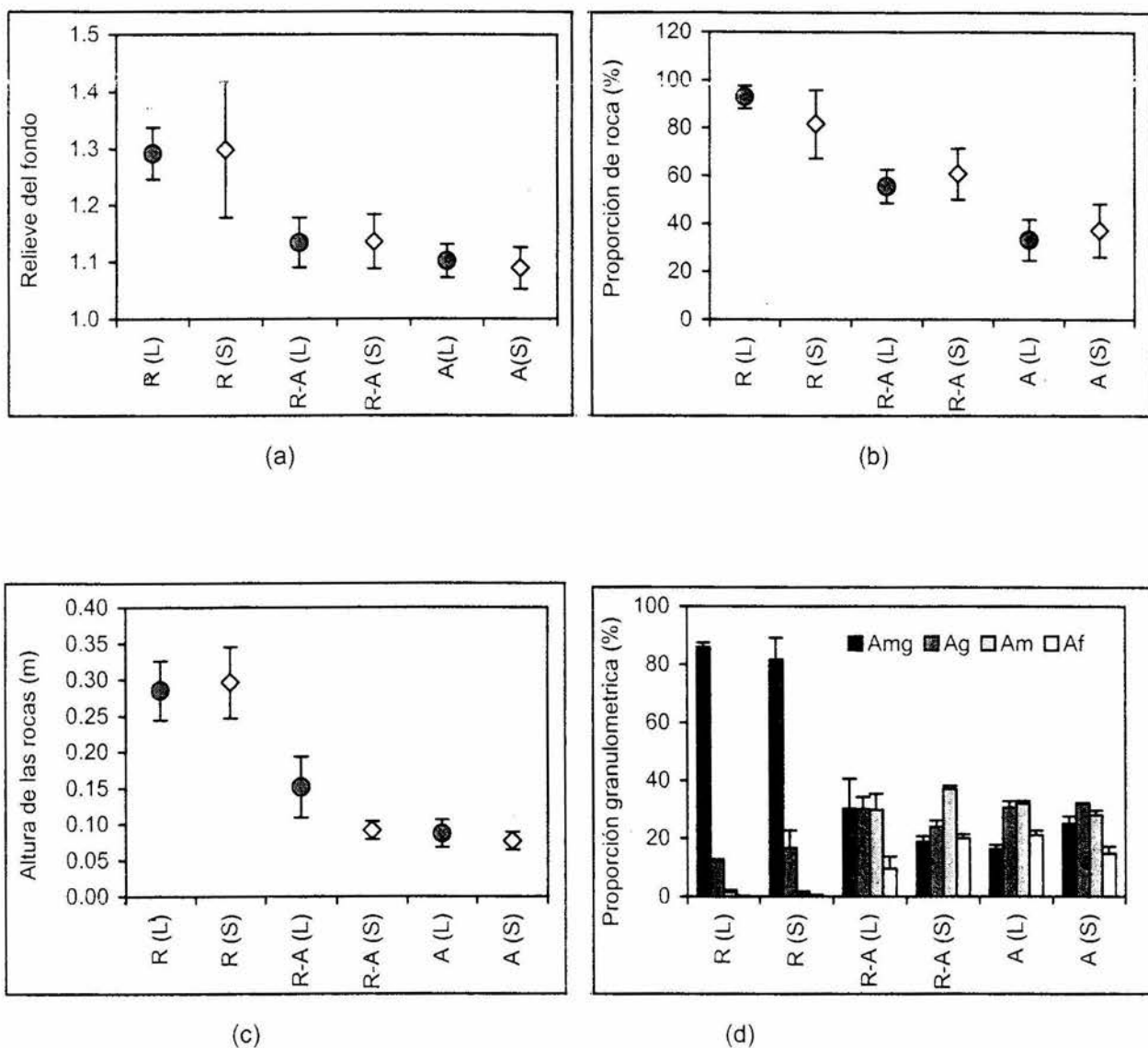


Fig. 6. Variación del relieve del fondo (a), proporción de roca (b), altura de las rocas (c) y granulometría del sedimento (d) en cada uno de los hábitats: R =rocoso, R-A =rocoso-arenoso y A =arenoso. La época se indicó con la letra (L) para lluvias y (S) para secas. Las barras muestran el intervalo del 95% de confianza para la media.

11.1.2. Caracterización de la columna de agua

En la época de lluvias la temperatura mínima y máxima disminuyó desde el hábitat rocoso (28 y 31 °c respectivamente) hasta el arenoso (24 a 26 °c respectivamente). En la época de secas la temperatura entre los hábitats no varió significativamente, y los valores más altos (32 y 28 ° c) fueron registrados en el hábitat rocoso. En general, la temperatura alcanzó valores más altos en la época de secas que en la de lluvias (Fig. 7a).

En la época de lluvias la sedimentación/resuspensión fue menor en el hábitat rocoso ($1.18 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) y mayor en el hábitat rocoso-arenoso ($1.55 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$). En la época de secas el patrón fue opuesto, con la mayor cantidad depositada en el hábitat rocoso ($2.51 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) y la menor en el rocoso-arenoso ($1.04 \text{ kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$). Temporalmente, la sedimentación/resuspensión varió en el hábitat rocoso y en el rocoso-arenoso, mientras que en el hábitat arenoso no hubo cambios significativos en el tiempo (Fig. 7b).

En la época de lluvias el contenido de materia orgánica en el sedimento recolectado en las trampas de sedimento disminuyó desde el hábitat rocoso (11.46 %) hasta el arenoso (9.80 %). En la época de secas, la materia orgánica también varió entre los hábitats, pero la menor cantidad fue registrada en el hábitat rocoso (10 %) y la mayor en el rocoso-arenoso (11.6 %). El contenido de materia orgánica varió en los tres hábitats a lo largo del tiempo (Fig. 7c).

Durante la época de lluvias, las diferentes fracciones del sedimento recolectado en las trampas de sedimento, variaron mucho incluso dentro de un mismo hábitat (ver variación entre las réplicas de cada hábitat en la figura 7d). La fracción de arena muy gruesa solo se detectó en el sedimento recolectado en el hábitat rocoso y arenoso, siendo mayor en este último (0.71 %). La arena fina fue la fracción del sedimento más abundante y entre los tres hábitats no hubo diferencias significativas, siendo mayor la cantidad registrada en el hábitat rocoso-arenoso (88.93 %). En secas, la fracción de arena muy gruesa fue mayor en el hábitat rocoso (2.03 %) y menor en el rocoso-arenoso (0.11 %). La arena fina siguió el patrón mostrado en lluvias: fue la fracción la más abundante, con la menor cantidad en el hábitat rocoso (70 %) y la mayor en el rocoso-arenoso (88.52 %)

(Fig. 7d).

En la época de lluvias el movimiento de agua no varió significativamente entre los hábitats, aunque el movimiento más intenso fue detectado en el hábitat rocoso ($19.75 \text{ \% día}^{-1}$). Sin embargo, en la época de secas el movimiento de agua varió claramente entre los hábitats, disminuyendo gradualmente desde el hábitat rocoso ($16.64 \text{ \% día}^{-1}$) hasta el arenoso (14.6 \% día^{-1}). En la época de lluvias el movimiento del agua fue más intenso que en la de secas, pero no varió significativamente en el hábitat rocoso (Fig. 7e).

Durante la época de lluvias, la disponibilidad de luz disminuyó progresivamente desde el hábitat rocoso (67.7 %) hasta el arenoso (32.7 %), además, fue muy variable en cada hábitat. Durante la época de secas también disminuyó gradualmente (de 60 % a 21.7 %) y la variabilidad entre los hábitats fue más notable que en la época de lluvias (Fig. 7f).

Durante la época de lluvias, la turbidez fue más alta que en la de secas y además fue muy variable, incluso dentro de un mismo hábitat. En secas la turbidez aumentó desde el hábitat rocoso (3.31 m), hasta el hábitat arenoso (1.94 m) (Fig. 7g).

Durante la época de lluvias la concentración del oxígeno disuelto no varió significativamente entre los hábitats y la mayor concentración fue registrada en el hábitat rocoso-arenoso (7.2 ml l^{-1}). En secas tampoco fue detectada ninguna variación significativa entre los hábitats y la mayor concentración fue registrada en el hábitat rocoso (6.45 ml l^{-1}). (Fig. 7h).

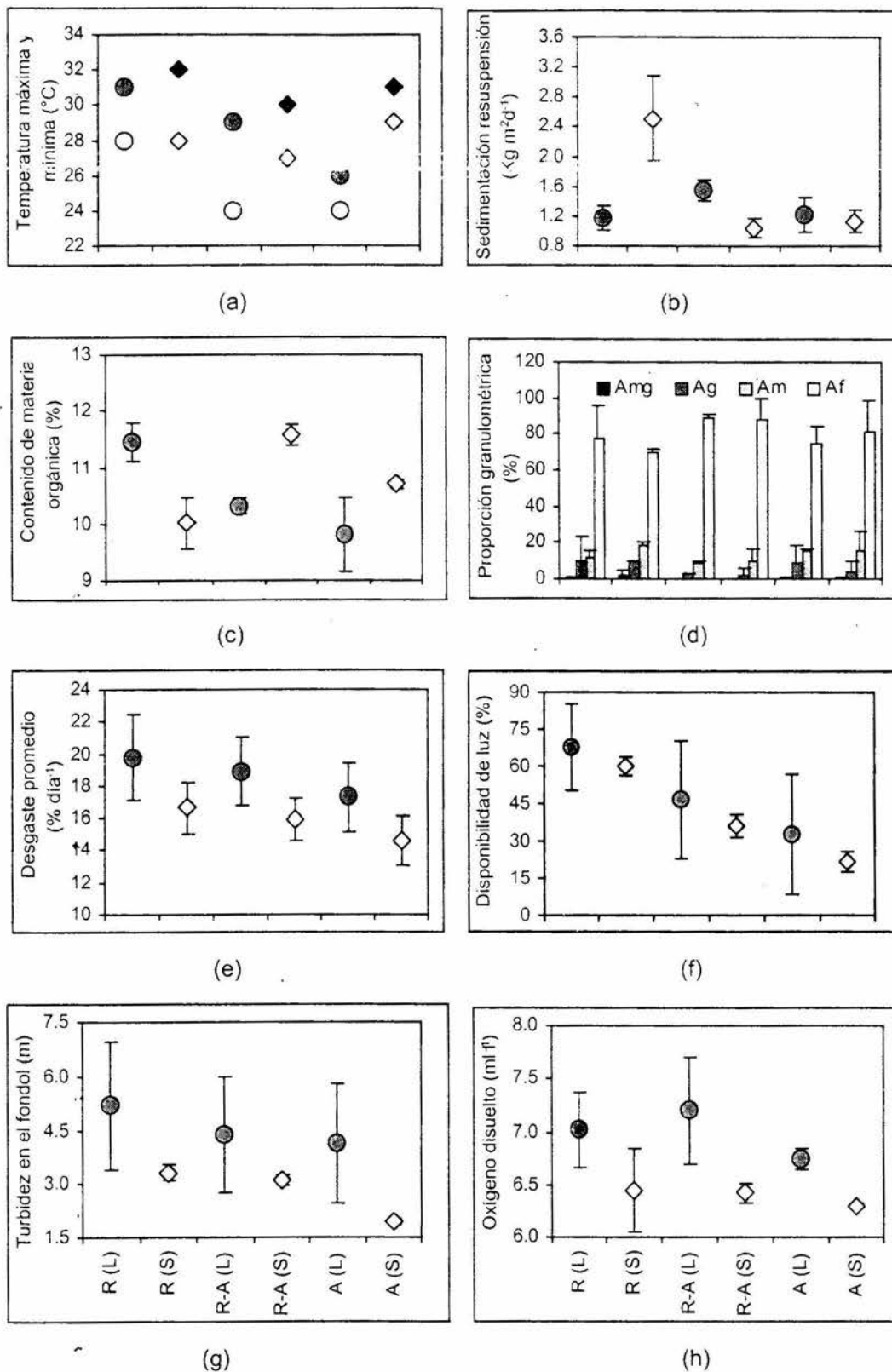


Fig. 7. Variación de la temperatura máxima y mínima (a), sedimentación-resuspensión (b), contenido de materia orgánica (c), proporción granulométrica del sedimento colectado en las trampas de sedimentos (d), desgaste de las esferas causado por el movimiento del agua (e), disponibilidad de luz (f), turbidez en el fondo (g) y oxígeno disuelto en cada uno de los hábitats: R =rocoso, R-A =rocoso-arenoso y A =arenoso. La época se indicó con la letra (L) para lluvias y (S) para secas. Las barras muestran el intervalo del 95% de confianza para la media.

11.1.3. Relaciones entre los parámetros ambientales y del hábitat y análisis de las tendencias espaciales y temporales

El relieve del fondo, la proporción de roca, la altura de las rocas y la fracción de arena muy gruesa del sedimento se correlacionaron positivamente entre sí, y negativamente con las demás fracciones del sedimento (ver Anexo 1).

De las variables medidas en la columna de agua, el movimiento del agua se relacionó positivamente con el oxígeno disuelto ($r = 0.86$, $p = 0.03$) y con la turbidez del fondo ($r = 0.98$, $p = 0.001$).

El análisis de componentes principales permitió detectar los patrones espaciales y temporales del ambiente. Los dos primeros componentes indicaron una representación muy significativa (absorbieron el 92.8 % de la varianza total).

El primer componente (CP1) (66 % de la varianza) detectó un patrón espacial muy claro, separando los tres hábitats estudiados en función de las variables relieve del fondo ($r = -0.337$), altura de las rocas ($r = -0.335$) y fracción de arena muy gruesa del sedimento ($r = -0.333$).

El segundo componente (CP2) (26.8 % de la varianza) detectó un patrón temporal, separando los tres hábitats en ambas época de secas, en función de las variables temperatura mínima ($r = 0.475$), oxígeno disuelto ($r = -0.462$), turbidez a nivel de fondo ($r = -0.434$) y movimiento del agua ($r = -0.425$) (Fig. 8).

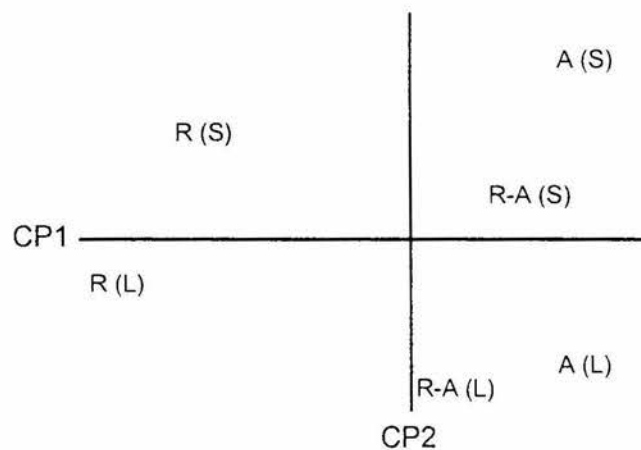


Fig.8. Análisis de componentes principales entre los diferentes hábitats: R = rocoso, R-A = rocoso-arenoso y A = arenoso. La época se indicó con la letra (L) para lluvias y (S) para secas. La varianza absorbida por ambos componentes es de 92.8 %.

11.2. Clasificación taxonómica.

Se contabilizaron un total de 49 especies, las cuales se listan a continuación.

Phylum PORIFERA Grant, 1836

Clase **DEMOSPONGIAE** Bowerbank, 1866

Especie 1 inserta sedis

Orden Astrophorida Sollas, 1887

Especie 2

Familia Geodiidae Gray, 1867

Género *Geodia* Lamarck, 1815

Geodia mesotriaena Lendenfeld, 1910

Orden Dendroceratida Minchin, 1900

Familia Darwinellidae Minchin, 1900

Género *Aplysilla* Schulze, 1878

Aplysilla sulphurea (Schulze, 1879)

Género *Chelonaplysilla* Laubenfels, 1948

Chelonaplysilla violacea Lendenfeld, 1883

Orden Dictyoceratida Minchin, 1900

Familia Dysideidae Gray, 1867

Género *Dysidea* Johnston, 1842

Dysidea sp.

Familia Spongiidae Gray, 1867

Género *Hyatella* Lendenfeld, 1888

Hyatella intestinalis (Lamarck, 1814)

Orden Hadromerida Topsent, 1894

Familia Chondrillidae Gray, 1872

Género *Chondrilla* Schmidt, 1862

Chondrilla montanusa Carballo, Gómez, Cruz & Flores, 2003

Familia Clionidae D'Orbigny, 1851

Género *Cliona* Grant, 1826

Cliona amplicavata Rützler, 1974

Cliona eurhyphyla (Topsent, 1887)

Cliona flavifodina Rützler, 1974

Cliona papillae Carballo, Cruz & Gómez, 2004

Género *Pione* Gray, 1867

Pione mazatlanensis (Hancock, 1867)

Familia Placospongiidae Gray, 1867

Género *Placospongia* Gray, 1867

Placospongia sp.

Familia Spirastrellidae Ridley y Dendy, 1886

Género *Spirastrella* Schmidt, 1868

Spirastrella decumbens (Ridley, 1884)

Familia Suberitidae Schmidt, 1870

Género *Suberites* Nardo, 1833

Suberites sp. 1

Suberites sp. 2

Familia Tethyidae Gray, 1887

Género *Tethya* Lamarck, 1814

Tethya taboga (de Laubenfels, 1936)

Orden Halichondrida Gray, 1867

Familia Dictyonellidae Van Soest, Díaz & Pomponi, 1900

Género *Scopalina* Schmidt, 1862

Familia Halichondriidae Gray, 1887

Especie 6

Especie 7

Género *Halichondria* Fleming, 1828

Halichondria cf. *panicea* Fleming, 1828

Género *Hymeniacidon* Bowerbank, 1859

Hymeniacidon sp.1

Hymeniacidon sp.2

Orden Haplosclerida Topsent, 1928

Familia Callyspongiidae de Laubenfels, 1936

Género *Callyspongia* Duchassaing y Michelotti, 1864

Callyspongia californica Dickinson, 1945

Callyspongia sp.

Familia Chalinidae Gray, 1867

Género *Adocia* Gray, 1867

Adocia turquoisia de Laubenfels, 1954

Género *Haliclona* Grant, 1835

Haliclona sp.

Haliclona caerulea Hetchel, 1965

Género *Pellina* Schmidt, 1870

Pellina sp.

Orden Lithistida Schmidt, 1870

Familia Desmanthidae Topsent, 1893

Género *Desmanthus* Topsent, 1893

Desmanthus sp.

Orden Poecilosclerida Topsent, 1928

Especie 8

Familia Acarnidae Dendy, 1922

Género *Acarnus* Gray, 1867

Acarnus sp.1

Acarnus sp.2

Familia Coelosphaeridae Hentschel, 1923

Género *Damiriella* Burton, 1935

Damiriella sp. 1

Damiriella sp. 2

Familia Microcionidae Carter, 1875

Especie 3

Especie 4

Género *Microciona* Carter, 1886

Microciona sp

Género *Antho* Gray, 1867

Antho sp.

Familia Mycalidae Lundbeck, 1905

Género *Mycale* Gray, 1867

Mycale cecilia de Laubenfels, 1936

Mycale (Carmia) magnirhaphidifera van Soest, 1984

Mycale parishii (Bowerbank, 1875)

Mycale psila de Laubenfels, 1930

Familia Raspailiidae Henschel, 1923

Especie 5

Familia Tedaniidae Ridley y Dendy, 1886

Género *Tedania* Gray, 1867

Tedania nigrescens Schmidt, 1862

Suborden Mycalina Hajdu, Van Soest & Hooper, 1994

Familia Esperlopsidae Henschel, 1923

Género *Ulosa* de Laubenfels, 1936

Ulosa sp.

Orden Spirophorida Bergquist & Hogg, 1969

Familia Tetillidae Sollas, 1886

Género *Tetilla* Schmidt, 1868

Tetilla sp.

Orden Verongida Bergquist, 1978

Familia Aplysinidae Carter, 1875

Género *Aplysina* Nardo, 1834

Aplysina sp.

11.3. Variación de la abundancia y la cobertura.

En la época de lluvias el hábitat rocoso contuvo la mayor abundancia de individuos ($78,148 \text{ ind Ha}^{-1}$) y entre los hábitats rocoso-arenoso y arenoso ésta no varió, registrándose en este último la menor abundancia ($40,741 \text{ ind Ha}^{-1}$). En la época de secas la abundancia fue mayor, y fue evidente su variación entre los hábitats. En el hábitat rocoso fue registrada la mayor abundancia ($275,926 \text{ ind Ha}^{-1}$) y la mayor variabilidad entre réplicas, mientras que en el arenoso fue registrada la menor abundancia ($108,889 \text{ ind Ha}^{-1}$) (Fig. 9a).

En el hábitat rocoso, las especies más abundantes fueron *Adocia turquoisia* y *Haliclona caerulea* (296 y $241 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-2}$ en lluvias y 889 y $1,263 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-2}$ en secas). En el rocoso-arenoso fueron *Microciona sp.* y *Cliona papillae* (267 y $78 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-2}$ en lluvias y 874 y $122 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-2}$ en secas), y en el hábitat arenoso fueron *C. papillae*, *Microciona sp.* y *Cliona eurhyphyla* (156 , 122 y $70 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-2}$ en lluvias y 252 , 244 y $104 \text{ ind } 100 \text{ m}^{-2}$ en secas).

Las especies más persistentes en el tiempo fueron *Microciona sp.* (la cual fue abundante en los tres hábitats durante ambas épocas). Otras como *Chondrilla montanusa*, *Damiriella sp.2*, *Halichondria cf. panicea* e *Hymeniacion sp.*, cambiaron su distribución de una época a otra (Anexo 2).

La menor cobertura se detectó en hábitat rocoso-arenoso ($31 \text{ m}^2 \text{ Ha}^{-1}$ en lluvias y $89 \text{ m}^2 \text{ Ha}^{-1}$ en secas), y la mayor en el arenoso ($119 \text{ m}^2 \text{ Ha}^{-1}$ en lluvias y $261.8 \text{ m}^2 \text{ Ha}^{-1}$ en secas). En la época de secas la cobertura en el hábitat rocoso fue muy variable entre las réplicas, lo cual no permitió diferenciar entre cambios temporales (Fig. 9b).

En ambas épocas, las especies con mayor cobertura en el hábitat rocoso fueron *H. caerulea* y *A. turquoisia* (5502 y $1941 \text{ cm}^2 100 \text{ m}^{-2}$ en lluvias y 8018 y $6808 \text{ cm}^2 100 \text{ m}^{-2}$ en secas). En el rocoso-arenoso destacaron *C. eurhyphyla* y *H. caerulea* (1311 y $796 \text{ cm}^2 100 \text{ m}^{-2}$) en lluvias y *C. papillae* y *Microciona sp.* (2615 y $1567 \text{ cm}^2 100 \text{ m}^{-2}$) en secas. En el hábitat arenoso fueron *C. papillae*, *Spirastrella decumbens*, *C. eurhyphyla* y *Microciona sp.* (5816.7 , 2037 , 1987 y $1655.6 \text{ cm}^2 100 \text{ m}^{-2}$) en lluvias, y *C. papillae*, *C. eurhyphyla* y *S. decumbens* (16225.9 , 3159 y 1270

cm² 100 m⁻²) en secas (Anexo 3).

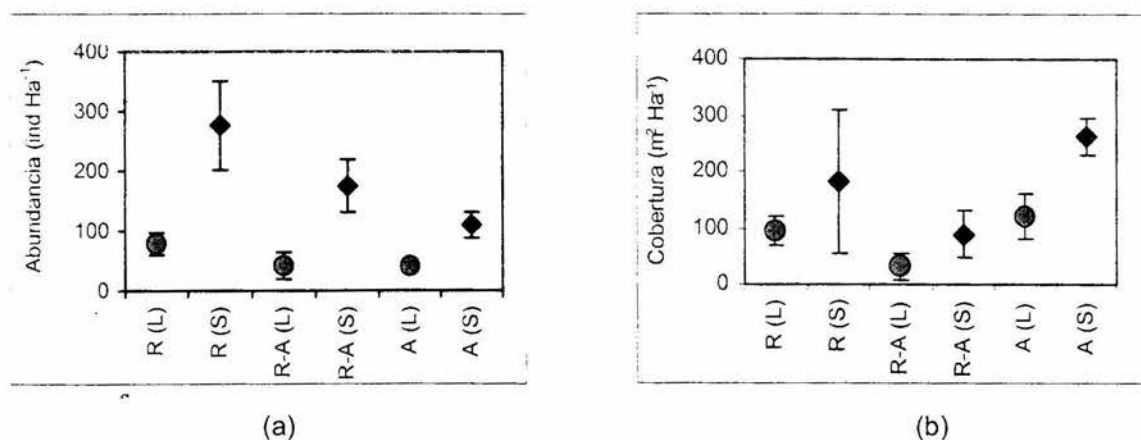


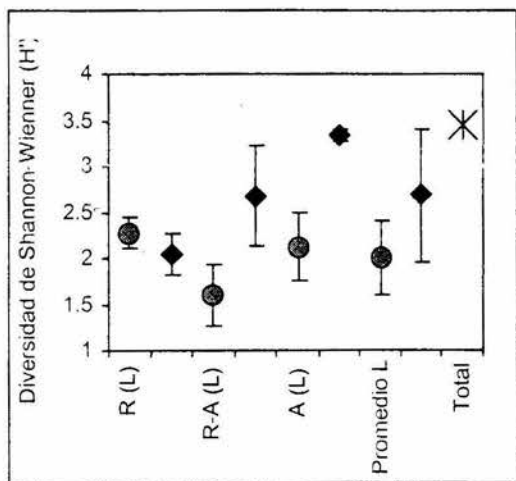
Fig.9. (a) Variación de la abundancia (ind Ha⁻¹) y (b) cobertura (m² Ha⁻¹) del total de las especies respecto a la profundidad registrada durante la temporada de lluvias (círculos) y secas (rombos). Las barras muestran el intervalo del 95% de confianza de la media en cada profundidad (en la abundancia, la escala del eje Y se expresa en millares).

11.4. Índices ecológicos y análisis de los patrones de organización

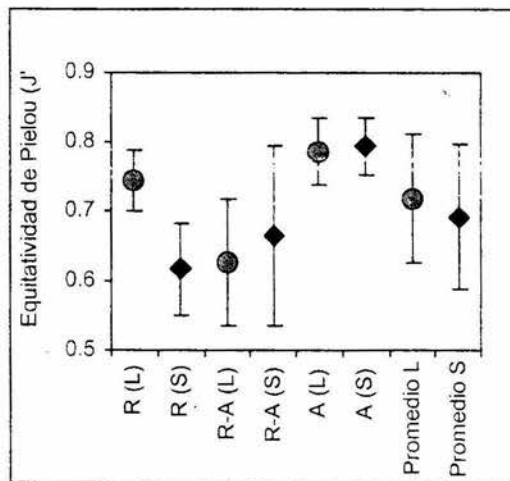
11.4.1. Índices univariantes

Durante la época de lluvias, en el hábitat rocoso la comunidad de esponjas fue más diversa ($H' = 2.27$, $1/\lambda' = 3.76$ y $S = 15$), mientras que en el rocoso-arenoso ocurrió lo contrario ($H' = 1.60$, $J' = 0.63$, $1/\lambda' = 2.21$ y $S = 11$). En secas, tanto la diversidad como la equitatividad aumentaron desde el hábitat rocoso ($H' = 2.05$, $1/\lambda' = 2.99$, $J' = 0.62$ y $S = 16$) al arenoso (3.33 , 7.03 , 0.79 y 32).

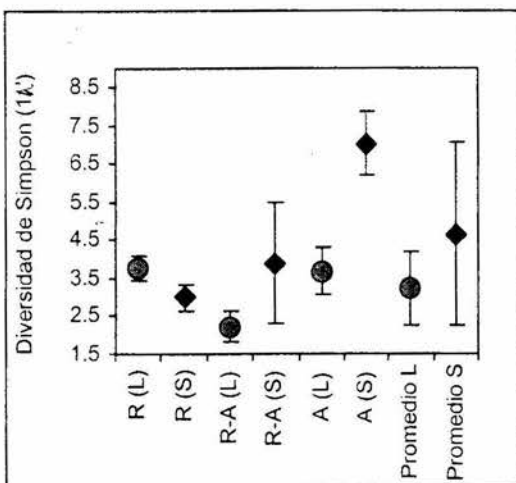
La estructura de la comunidad varió en los tres hábitats entre épocas. Únicamente en el hábitat rocoso la diversidad y equitatividad fueron bajas en la época de secas respecto a las detectadas en la de lluvias. Respecto a la diversidad global (H' Total), ésta fue mayor a la que se detectó en cada hábitat de forma separada (Fig.10).



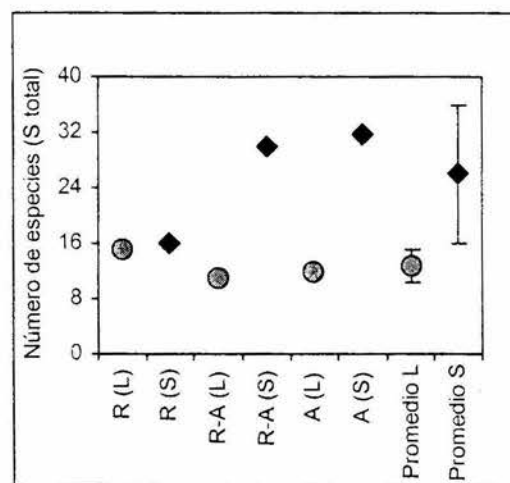
(a)



(b)



(c)



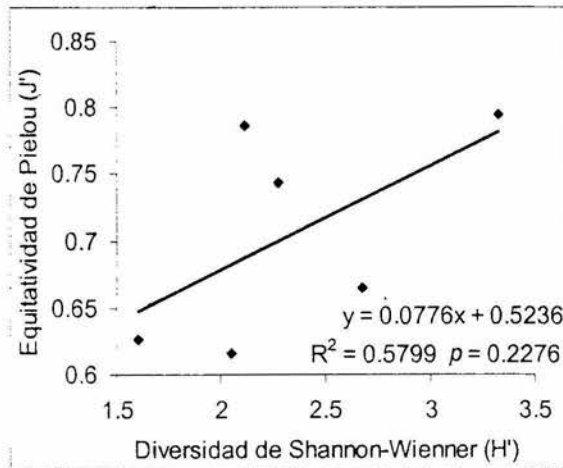
(d)

Fig. 10. (a) Variación del índice de diversidad de Shannon-Wiener, (b) equitatividad de Pielou, (c) diversidad de Simpson y (d) número de especies en cada uno de los hábitats: R =rocoso, R-A = rocoso-arenoso y A =arenoso durante la época de lluvias (L) y secas (S). El promedio corresponde a cada época y en el gráfico de diversidad H' , se indicó la diversidad total para el área de estudio en las dos épocas.

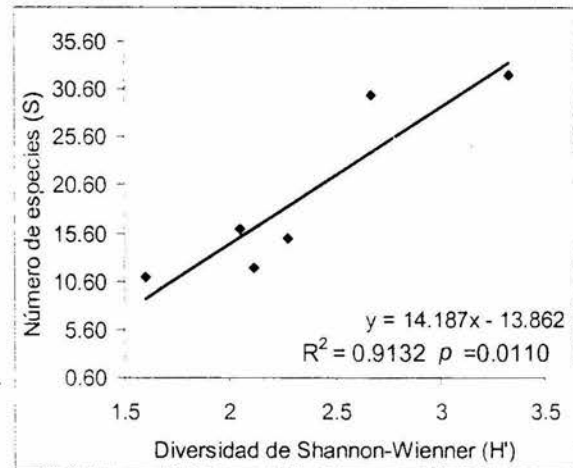
La diversidad de Simpson y la de Shannon-Wiener tuvieron una correlación alta (Tabla 2). El hecho de que se encontró una correlación positiva entre la diversidad de Shannon-Wiener y el número total de especies ($R^2 = 0.91$ y $p = 0.01$), no así con la equitatividad de Pielou ($R^2 = 0.58$ y $p = 0.23$), indica que los cambios en la diversidad de la comunidad dependieron más de los cambios en el número total de especies que de los cambios en la proporción de éstas (Fig. 11).

Tabla 2. Correlaciones de Spearman entre los índices ecológicos y parámetros poblacionales. H = diversidad de Shannon-Wiener, $1/\lambda'$ = diversidad de Simpson, S = número de especies y J' = equitatividad de Pielou. Se indica el nivel de correlación (r), y el nivel de significación (p).

Índices ecológicos	r	p
H vs. $1/\lambda'$	0.9185	0.0097
H vs. S	0.9132	0.0110
H vs. J	0.5799	0.2276



(a)



(b)

Fig. 11. Análisis de regresión entre la diversidad de Shannon-Wiener y la equitatividad de Pielou (A), y entre la diversidad de Shannon-Wiener y el número total de especies (b). Se muestra la línea de tendencia, el coeficiente de correlación (R^2) y el valor de significación (p) sobre las gráficas.

11.4.2. Patrones de organización de la comunidad

En el dendrograma generado con los datos de abundancia (ind 100 m⁻²) fueron evidentes dos grupos: el grupo A que abarcó a la comunidad del hábitat rocoso de ambas épocas, y la parcela 1 del hábitat rocoso-arenoso de la época de secas, las cuales estuvieron relacionadas con un 60 % de similitud, indicando que la organización de la comunidad fue homogénea temporalmente. El grupo B contuvo a dos subgrupos: el grupo B1, que estuvo formado por la comunidad de las parcelas del hábitat rocoso-arenoso y arenoso de la época de lluvias, relacionadas en un 50%, mientras que en el subgrupo B2 se encontraron agrupadas las parcelas del rocoso-arenoso (con excepción de la parcela 1) y arenoso del periodo de secas (Fig. 12a).

La ordenación de las parcelas permitió profundizar en el patrón de las comunidades, confirmando que en el hábitat rocoso la comunidad fue homogénea temporalmente, que en el rocoso-arenoso existió una alta heterogeneidad espacial y temporal en comunidad que ocasionó que las parcelas se encontraran muy dispersas en la ordenación, y que en el hábitat arenoso la comunidad cambió fundamentalmente en relación al tiempo (Fig. 12b). El estrés obtenido (0.11) nos indicó una ordenación de los datos buena.

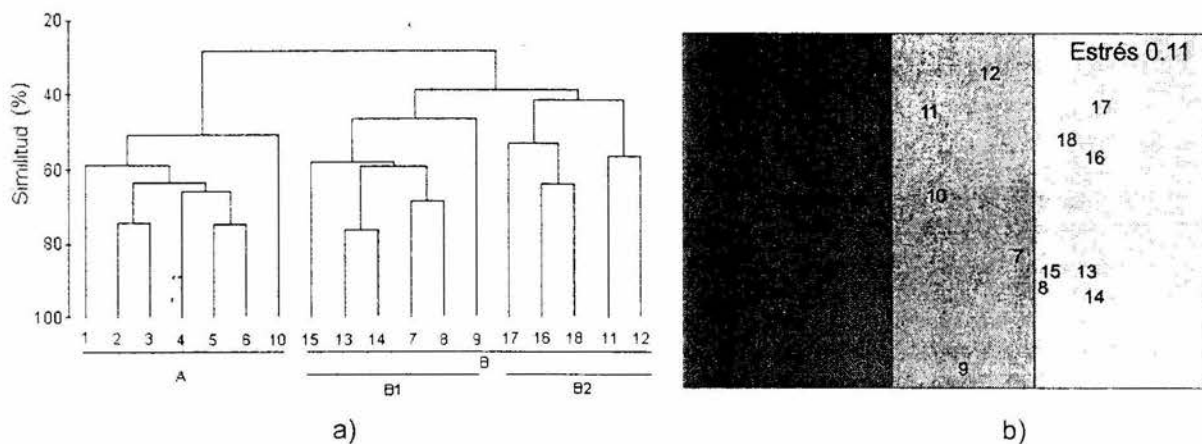


Fig. 12. Análisis de clasificación de las parcelas de cada hábitat basado en la abundancia (ind 100 m⁻²) de las especies. El eje Y muestra el porcentaje de similitud (%) y los grupos se separaron a partir del 40% de similitud (a). Análisis bidimensional de ordenación MDS. En la esquina superior derecha se muestra el estrés (b). Las parcelas se indican con números: 1, 2, 3 para el hábitat rocoso en lluvias y 4, 5, 6 en secas; 7, 8, 9 para las del hábitat rocoso-arenoso en lluvias y 10, 11, 12 en secas; 13, 14, 15 para el hábitat arenoso en lluvias y 16, 17, 18 en secas.

Las especies que más contribuyeron a la separación de los grupos A y B fueron *Haliclona caerulea* (6.87 de la disimilitud total), *Adocia turquoisia* (6.85) y *Cliona papillae* (5.48) (Tabla 3). Por otro lado, los subgrupos B1 y B2 fueron separados en mayor medida por la esponja *Tetilla sp.*, la cual aportó un valor de 4.19 a la disimilitud total y *Halichondridae*, con una aportación de 3.96 (Tabla 4).

Tabla 3. Abundancia promedio (primera y segunda columna) de las especies que más contribuyeron a la diferenciación de los grupos A y B. Se ordenaron las especies de acuerdo con su contribución a la disimilitud promedio entre los dos grupos (tercera columna) hasta el 51.39 % de la disimilitud acumulada (última columna). El total de disimilitud entre estos grupos fue de 71.65.

Especies	\bar{y}_A	\bar{y}_B	$\bar{\delta}_i$	$\bar{\delta}_i / SD(\delta_i)$	$\bar{\delta}_i\%$	$\Sigma \bar{\delta}_i\%$
<i>Haliclona caerulea</i>	657.14	2323	6.87	1.93	9.59	9.59
<i>Adocia turquoisia</i>	509.52	5.05	6.85	1.98	9.55	19.14
<i>Cliona papillae</i>	25.40	149.50	5.48	2.23	7.65	26.79
<i>Callyspongia californica</i>	69.84	2.02	4.49	2.25	6.27	33.06
<i>Mycale magniraphidifera</i>	50.79	4.04	3.59	1.53	5.01	38.07
<i>Cliona eurhyphyla</i>	14.29	58.59	3.49	1.42	4.87	42.95
<i>Mycale cecilia</i>	42.86	5.05	3.16	1.21	4.41	47.35
<i>Tethya taboga</i>	60.32	4.04	2.89	1.09	4.04	51.39

Tabla 4. Abundancia promedio (primera y segunda columna) de las especies que más contribuyeron a la diferenciación de los grupos B1 y B2. Se ordenaron las especies de acuerdo con su contribución a la disimilitud promedio entre los dos grupos (tercera columna) hasta el 50.78 % de la disimilitud acumulada (última columna). El total de disimilitud entre estos grupos fue de 61.27.

Especies	\bar{y}_A	\bar{y}_B	$\bar{\delta}_i$	$\bar{\delta}_i / SD(\delta_i)$	$\bar{\delta}_i\%$	$\Sigma \bar{\delta}_i\%$
<i>Tetilla sp.</i>	3.70	126.67	4.19	2.09	6.83	6.83
<i>Halichondridae</i>	0.00	37.78	3.96	5.41	6.47	13.30
<i>Estrongiloxa sp.</i>	0.00	46.66	2.88	1.15	4.69	17.99
<i>Callyspongia rosa</i>	3.70	33.33	2.37	1.22	3.86	21.85
<i>Raspailiidae</i>	0.00	20.00	2.33	1.14	3.79	25.65
<i>Haliclona caerulea</i>	7.41	42.22	2.13	0.98	3.48	29.13
<i>Pellina sp.</i>	0.00	13.33	2.13	1.17	3.47	32.60
<i>Mycale cecilia</i>	0.00	11.11	2.04	1.19	3.33	35.93
<i>Mycale psila</i>	3.70	13.33	2.03	1.12	3.31	39.24
<i>Spirastrella decumbens</i>	14.81	20.00	1.97	1.14	3.21	42.45
<i>Cliona flavifodina</i>	1.85	13.33	1.95	1.12	3.19	45.64
<i>Cliona eurhyphyla</i>	44.44	75.56	1.60	0.93	2.61	48.24
<i>Acamus sp.</i>	0.00	13.33	1.55	0.80	2.54	50.78

El análisis ANOSIM confirmó que en el hábitat rocoso, la comunidad de esponjas se mantuvo constante en el tiempo ($R = 0.37$ $p = 0.2$), y ésta fue significativamente diferente a la de los demás hábitats tanto en la época de lluvias como en secas. Por otro lado, la comunidad del hábitat rocoso-arenoso y del arenoso no fueron diferentes en ambas épocas, y aunque individualmente el hábitat rocoso-arenoso y el arenoso tuvieron comunidades variables en el tiempo, como lo muestran sus diferencias entre épocas ($R = 0.667$ $p = 0.1$ y $R = 0.963$ $p = 0.1$), el cambio de la comunidad en el hábitat arenoso fue mayor (Tabla 5). El Índice de Heterogeneidad espacial (R_i) indicó que la comunidad de esponjas fue mas heterogénea en la época de secas ($R_i = 0.78$) que en la época de lluvias ($R_i = 0.57$), indicando que había mayores diferencias espaciales.

Tabla 5. Resultados del análisis ANOSIM en la época de lluvias (L) y secas (S). Se indica el valor de diferenciación (R) y el nivel de significación (p).

Hábitats	R	p
R (S) vs R (L)	0.37	0.20
R-A (S) vs R-A (L)	0.67	0.10
A (S) vs A (L)	0.96	0.10
R (S) vs R-A (S)	0.70	0.10
R (S) vs A (S)	1.00	0.10
R (L) vs R-A (L)	1.00	0.10
R (L) vs A (L)	1.00	0.10
R-A (S) vs A (S)	0.59	0.20
R-A (L) vs A (L)	0.33	0.10

11.5. Descripción del ambiente y características responsables de los patrones de organización

El movimiento del agua fue la característica ambiental más importante para explicar la estructura de la comunidad, ya que se relacionó negativamente con la diversidad (H' y número de especies) y con la cobertura. La turbidez en el fondo se relacionó con el número de especies (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados de las correlaciones de *Spearman* entre las variables abióticas y biológicas. Se indica el valor de correlación (r), y el nivel de significación (p).

Variables abióticas	vs	Parámetros poblacionales	r	p
Movimiento del agua		H'	-0.8358	0.0382
Movimiento del agua		Cobertura	-0.8227	0.0444
Movimiento del agua		S	-0.8215	0.0449
Turbidez a nivel del fondo		S	-0.8083	0.0499

De forma individualizada, las variables que más influyeron en la abundancia fueron el relieve del fondo (Fig. 13a), el cual afectó de la misma manera a la comunidad de los tres hábitats, la altura de las rocas (Fig. 13b) y la proporción de roca (Fig.13c). Estas dos últimas tuvieron su mayor influencia en la comunidad del hábitat rocoso y ésta decreció progresivamente hasta el arenoso en ambas épocas.

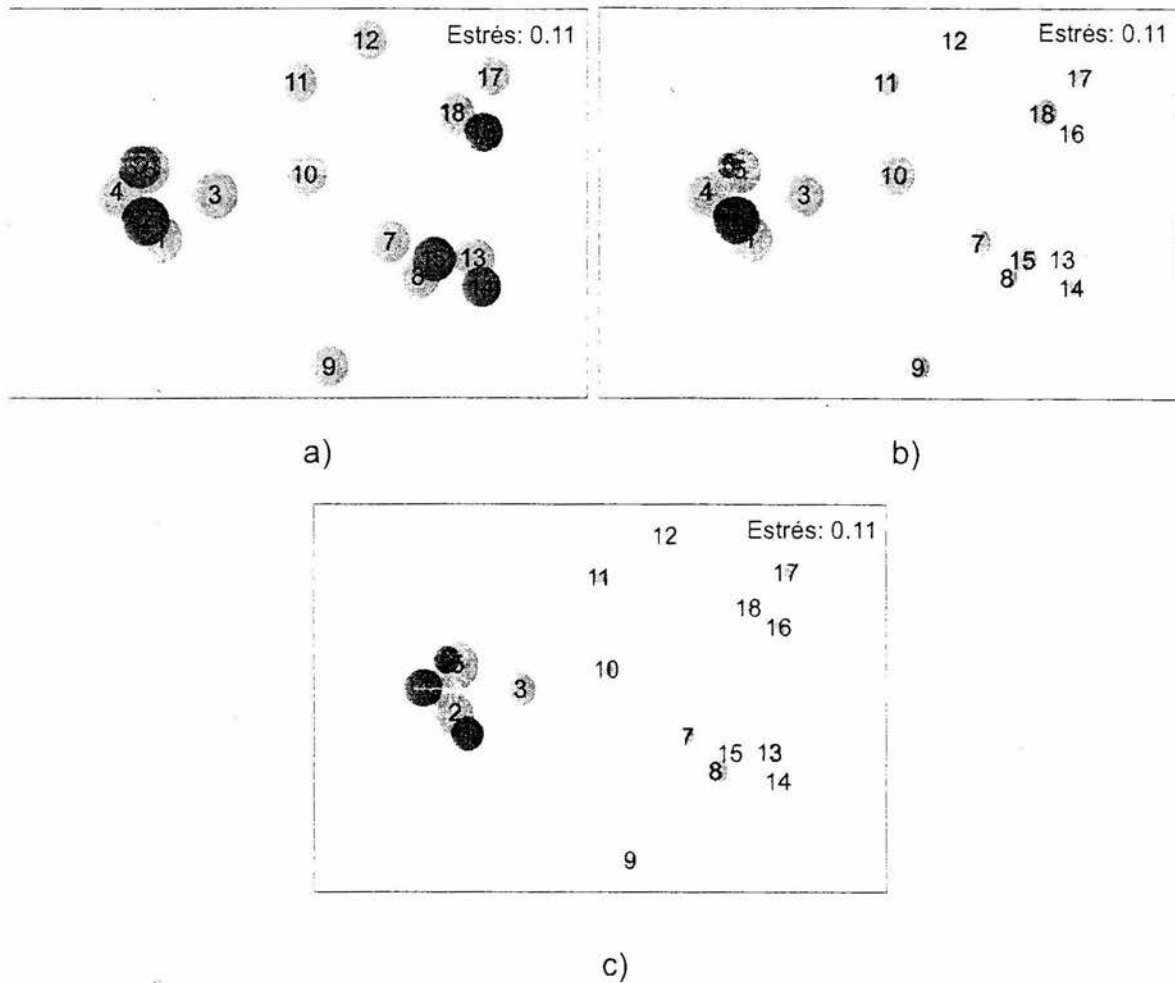


Fig. 13. Análisis de ordenación MDS por parcela, con superposición de variables: relieve del fondo (a), proporción de roca (b) y altura de las rocas (c). La influencia de las variables en las parcelas es expresada por la magnitud de los círculos sombreados. Las parcelas se indican con números: 1, 2, 3 para el hábitat rocoso en lluvias y 4, 5, 6 en secas; 7, 8, 9 para las del hábitat rocoso-arenoso en lluvias y 10, 11, 12 en secas; 13, 14, 15 para el hábitat arenoso en lluvias y 16, 17, 18 en secas. En la esquina superior derecha se muestra el estrés.

En cuanto a la relación entre las variables ambientales, y la estructura de la comunidad (análisis BIO-ENV), la variable que por si sola explicó mejor estos patrones fue el relieve del fondo ($p_w = 0.750$). También se obtuvieron combinaciones altamente significativas entre grupos de hasta cinco variables (Tabla 7), siendo de más importancia la turbidez a nivel de fondo, la disponibilidad de luz, la temperatura y la proporción de roca. En cuanto a la cobertura, tuvo más importancia la combinación de cinco variables formada por la disponibilidad de luz, la temperatura, el movimiento del agua y la proporción de roca ($p_w = 0.711$) (Tabla 7).

Tabla 7. Combinación de variables que muestran la mayor correlación entre variables ambientales y estructura de la población. A la izquierda, se considera la abundancia como descriptor de la población y a la derecha la cobertura. Rf = relieve del fondo, DI = disponibilidad de luz a nivel de fondo, Roca = proporción de roca cubierta por la cadena, H = altura de las rocas, O₂ = Oxígeno disuelto. Turb = turbidez a nivel de fondo. T max = temperatura máxima, T min = Temperatura mínima, Ma = Movimiento del agua. Las combinaciones resaltadas en negrita indican la mayor correlación.

Mejor combinación de variables (ρ_w)				
K	Abundancia		K	Cobertura
1	Rf 0.750		2	Rf, H 0.711
2	DI, Roca 0.739		4	DI, T min, Ma, Roca 0.714
3	DL, Rf, Roca 0.736	DL, Roca, H 0.736	5	DI, T max, T min, Ma, Roca 0.725
4	O ₂ , DI, Rf, Roca 0.736	O ₂ , DI, Roca, H 0.736	5	Turb, DI, T min, Ma, Roca 0.714
5	Turb, DI, T max, T min, Roca 0.739			

12. DISCUSIÓN

Durante la época de lluvias, las condiciones ambientales fueron parecidas en los tres hábitats, y solamente la proporción y la altura de las rocas permitieron diferenciar el hábitat rocoso de los otros dos hábitats. En la época de secas, por el contrario, el ambiente fue más heterogéneo y factores como la proporción de roca, la disponibilidad de luz en el fondo, la proporción de materia orgánica del sedimento recolectado en las trampas y la turbidez en el fondo marcaron diferencias importantes entre los tres hábitats. Otros aspectos como la altura de las rocas y la fracción de arena (muy gruesa) del sedimento, además de tener una relación alta y significativa entre si ($r = 0.98$ y $p = 0.001$), resaltaron la diferencia entre el ambiente del hábitat rocoso y los otros dos hábitats.

En general, se encontraron cuatro patrones en relación a las variables medidas:

- a) Hábitat rocoso de la época de lluvias: el ambiente se caracterizó por presentar un mayor relieve en el fondo (1.29), rocas grandes (0.29 m), una alta cantidad de arena muy gruesa (86 %), y una mayor disponibilidad de luz en el fondo (67.7 %), además de bajas temperaturas (31 °C), altas concentraciones de oxígeno disuelto (7.02 ml L⁻¹), mayor turbidez a nivel de fondo (5.29 m) y mayor movimiento del agua (19.7 %).
- b) Hábitat rocoso de la época de secas: el ambiente se caracterizó por presentar mayor relieve en el fondo (1.3), rocas grandes (0.3 m), una alta cantidad de arena muy gruesa (81.6 %), y una mayor disponibilidad de luz en el fondo (60 %), además de altas temperaturas (32 °C), bajas concentraciones de oxígeno disuelto (6.4 ml l⁻¹), menor turbidez a nivel de fondo (3.31 m) y menor movimiento del agua (16.6 %).
- c) Hábitat rocoso-arenoso, y arenoso de la época de lluvias: el ambiente se caracterizó por presentar menor relieve en el fondo (1.13 y 1.1), rocas pequeñas (0.15 y 0.09 m), una menor cantidad de arena muy gruesa (30.3 y 16.2 %), y una menor disponibilidad de luz en el fondo (46.7 y 36.7 %), además de bajas temperaturas (29 y 26 °C), altas concentraciones de oxígeno disuelto (7.2 y 6.7 ml l⁻¹), mayor turbidez a nivel de fondo (4.4 y 4.1

m) y mayor movimiento del agua (19 y 17.3 %).

- d) hábitat rocoso-arenoso y arenoso de la época de secas: el ambiente se caracterizó por presentar menor relieve en el fondo (1.14 y 1.09), rocas pequeñas (1.09 y 1.08 m), una menor cantidad de arena muy gruesa (16.2 y 25.1 %) y una menor disponibilidad de luz en el fondo (36.1 y 21.7 %), además de altas temperaturas (30 y 31 °C), bajas concentraciones de oxígeno disuelto (6.4 y 6.3 ml l⁻¹), menor turbidez a nivel de fondo (3.1 y 1.9 m) y menor movimiento de agua (15.9 y 14.6 %).

En la Bahía de Mazatlán es conocida la existencia de una gran heterogeneidad temporal ocasionada principalmente por el cambio en los patrones del oleaje, que a su vez provoca un cambio en el transporte litoral y en la deposición de arena en diversos ecosistemas rocosos (Montaño 1985, Peraza 1985). El efecto de este cambio se aprecia principalmente en la transición de la época de secas a la de lluvia, cuando también cambia la dirección de los vientos predominantes desde el noroeste al suroeste, lo cual provoca cambios importantes en la dinámica de la comunidad de esponjas (Wilson 2002). Este patrón derivado del cambio de la época de secas a la de lluvias parece generalizable en la zona, ya que el ambiente en un ecosistema lagunar adyacente a la Bahía de Mazatlán (estero de Urías) sigue los mismos patrones temporales aún con las diferencias en las características geomorfológicas y los procesos antropogénicos que influyen en los dos ecosistemas (Ochoa-Izaguirre et al. 2002).

El cambio de época fue más evidente en los hábitats rocoso-arenoso y arenoso, estando más marcado en el rocoso-arenoso, donde parámetros como la tasa de sedimentación-resuspensión, el movimiento del agua y el oxígeno disuelto disminuyeron al llegar la época de secas. En el hábitat rocoso, las características ambientales en general no experimentaron cambios a lo largo del tiempo, aunque hay que destacar que en la época de secas el relieve y la proporción de las rocas fueron muy variables en las réplicas. Este patrón puede explicarse por el aumento

de la deposición de la fracción de arena muy gruesa en secas, que pudo sepultar las rocas de menor tamaño.

Los resultados de este estudio indicaron que la intensidad del movimiento del agua fue importante en los patrones espaciales y temporales del ambiente, causando la menor variabilidad en el hábitat rocoso, donde la abrasión debida al movimiento del agua fue siempre intensa (hasta 19.8 % día⁻¹). Gibbs (2001) concuerda en que si bien esta variable no fue suficiente para caracterizar el ambiente en las Bahías de Beatrix y Tasman durante su estudio, si tuvo importancia en los patrones ambientales y en su caso, incrementó la sedimentación-resuspensión y la turbidez en la columna de agua.

Respecto a los patrones de la comunidad, ésta fue menos heterogénea en la época de lluvias cuando los patrones de organización en el hábitat rocoso-arenoso y arenoso fueron similares entre sí ($R = 0.33$ y $p = 0.1$) y diferentes a los del rocoso ($R = 1.0$ y $p = 0.01$). La diversidad y la equitatividad más altas se detectaron en los hábitats rocoso y arenoso ($H' = 2.27$ y 2.11 , $1/\lambda' = 3.76$ y 3.78 , $S = 15$ y 12 , $J' = 0.74$ y 0.79); estos hábitats no mostraron diferencias entre sí, y sólo el hábitat rocoso-arenoso fue diferente. En la época de secas los patrones de organización fueron más heterogéneos espacialmente ($R_i = 0.78$) y la estructura de la comunidad formó un gradiente en el que la diversidad y equitatividad aumentaron del hábitat rocoso ($H' = 2.05$, $1/\lambda' = 2.99$ y $J' = 0.62$) al arenoso (3.33 , 7.03 y 0.79) y el rocoso-arenoso apareció como una transición entre éstos (2.67 , 3.9 y 0.66).

Ochoa-Izaguirre et al. (2002) estudiaron las comunidades de macroalgas en el estero de Urías durante las épocas de secas y de lluvias, y registraron una mayor heterogeneidad espacial en esta última. Como en los presentes resultados, ellos encontraron que la riqueza de especies fue mayor en secas ($S = 35$) que en lluvias ($S = 31$), atribuyéndolo a que la comunidad de ese ecosistema está más adaptada al ambiente que prevalece en la época de secas.

Este mismo patrón sin embargo, no se encontró en un estudio de la comunidad de macroalgas en la bahía de Mazatlán, debido probablemente a una

homogenización de los patrones locales debido a los efectos mas globales provocados por El Niño 1997-1998 (principalmente aumento inusual de la temperatura del agua) (Carballo et al. 2002) La posterior recuperación de la diversidad y reestablecimiento de la heterogeneidad temporal de las comunidades en el siguiente año permitió concluir que eventos como este, provocan respuestas similares en comunidades de ambientes diferentes.

Con respecto a los cambios temporales, en el hábitat rocoso-arenoso y arenoso los patrones de organización de la comunidad de esponjas y la diversidad fueron altamente heterogéneos. En ambos hábitats la diversidad incrementó de la época de lluvias a la de secas, siendo más notable el cambio en el hábitat arenoso (H' de 2.11 a 3.33 y $1/\lambda'$ de 3.68 a 7.03) que en el rocoso-arenoso (H' de 1.60 a 2.67 y $1/\lambda'$ de 2.21 a 3.9), en gran parte por la aparición de la esponja Especie 6, y por el incremento en la abundancia de *Tetilla sp.* en la época de secas.

En trabajos anteriores (Barthel 1991, Turon et. al 1998, Ávila & Carballo 2004, Carballo & Ávila 2004) ya ha sido descrito el cambio temporal de las comunidades bentónicas, y Wilson (2002) también registró patrones similares en la zona comprendida por los hábitats rocoso-arenoso y arenoso, con cambios importantes en la estructura de la comunidad durante la transición de lluvias a secas. No obstante, además de que encontró comunidades menos diversas a las nuestras en la época de secas ($H' = 1.88$ y $1/\lambda' = 2.49$), fueron otras especies la que tuvieron mucha importancia en los patrones de la comunidad (*Tedania nigrescens*, *Callyspongia californica* y *Haliclona caerulea*).

La composición de especies sin embargo, tuvo el cambio más dramático en el hábitat rocoso, ya que en la época de secas las especies *H. caerulea* y *Adocia turquoisia* se establecieron como las más dominantes. Olabarria et al. (2001) estudiaron las relaciones tróficas de una comunidad de moluscos en relación con las características ambientales y patrones temporales en la Bahía de Mazatlán. Estos autores encontraron que en la zona que correspondió a un hábitat rocoso expuesto, la biomasa incrementó durante la época de secas y disminuyó en lluvias, lo cual asocian con eventos de reclutamiento que incrementan la biomasa

y posterior mortalidad de los mismos. Esos resultados contrastan con los obtenidos en el presente estudio en el hábitat rocoso y con los de Carballo & Ávila (2004), quienes estudiaron la dinámica poblacional de la esponja *H. caerulea* en el mismo hábitat, sin encontrar un patrón temporal claro.

En cada uno de los tres hábitats, la composición de las especies más abundantes no cambió en el tiempo pero sus abundancias fueron mayores en secas. En el hábitat rocoso fueron *A. turquoisia* y *H. caerulea* (889 y 1263 ind 100 m² respectivamente), en el rocoso-arenoso fueron *Microciona sp.* y *Cliona papillae* (874 y 122 ind 100 m² respectivamente) y en el arenoso fueron *C. papillae*, *Microciona sp* y *Cliona eurhyphyla* (251, 244 y 104 ind 100 m² respectivamente).

En la Bahía de Mazatlán, existen algunos antecedentes que citan a la esponja *Mycale parishii* como una de las especies más importantes (Guido 1985) incluyendo el hábitat rocoso de la misma área de nuestro estudio (Vega 2002). En el presente estudio *M. Parishii* solo estuvo presente en la época de secas el hábitat arenoso, con abundancias bajas (3.7 ind 100m⁻²).

En los hábitats rocoso-arenoso y arenoso, las esponjas *Microciona sp.* y *C. papillae* son citadas como las más abundantes (Wilson 2002). No obstante, aún cuando el patrón temporal seguido por esas especies fueron similares a los del presente estudio, la abundancia (61.98 y 19.44 ind 100 m⁻², respectivamente) fue menor a la registrada en el presente estudio, a pesar de que las técnicas de muestreo fueron semejantes. Posiblemente esta diferencia en *Microciona sp.* se debió a que durante la realización de este trabajo los muestreos de la época de secas coincidieron con un evento de reproducción y reclutamiento, ya que la abundancia aumentó por la predominancia de muchos ejemplares pequeños (< 0.5 cm²) que a lo largo del periodo de muestreo fueron disminuyendo en número, probablemente a causa de la mortalidad natural que sobreviene después de un periodo de reclutamiento (Carballo com. pers.). En el caso de *C. papillae* es probable que haya existido una discrepancia en el criterio de conteo, dado que la naturaleza incrustante de esta especie hace muy difícil la determinación de su abundancia.

Las especies que estuvieron distribuidas en los tres hábitats en ambas épocas fueron *A. turquoisia* y *Microciona* sp y sus abundancias fueron mayores en secas. La abundancia de la primera disminuyó notablemente desde el hábitat rocoso al arenoso (889 a 3.7 ind 100 m²) y en la segunda la abundancia fue mayor en el rocoso-arenoso (874 ind 100 m²), mientras que entre el rocoso y el arenoso no hubo diferencias (215 y 244 ind 100 m²).

Existen antecedentes en los que se estudia la diferencia en la distribución de especies de un mismo grupo y la gran mayoría de estos coinciden en que una mayor tolerancia a diferentes condiciones ambientales les permite establecer una distribución más amplia (Ochoa-Izaguirre et al. 2002) lo cual aparentemente se reflejó en *A. turquoisia* y *Microciona* sp. Otras especies como *Chondrilla montanusa*, *Damiriella* sp. (especie amarilla), *Halichondria* cf. *panicea* e *Hymeniacion* sp. en la época de lluvias solo estuvieron presentes en el hábitat rocoso, posteriormente desaparecieron en la de secas, y reaparecieron en alguno de los otros dos hábitats o en ambos. De la misma manera que en el caso anterior, se conoce que aunque una alta especialización para sobrevivir en condiciones específicas puede otorgarles a ciertas especies una mayor eficiencia competitiva sobre otras, esto a menudo es a costa de una menor tolerancia a cambios ambientales, que se puede reflejar en una reducida distribución espacial en ambientes que forman gradientes (Olabarria et al. 2001, Ávila & Caballo 2004, Carballo & Ávila 2004) lo cual es observado en la distribución limitada de las últimas especies, que aunque lograron permanecer en el ambiente, modificaron su distribución drásticamente al cambiar las condiciones ambientales.

Características ambientales responsables de los patrones de organización

Tanto el ambiente como la comunidad de esponjas siguieron los mismos patrones espaciales y temporales: mayor heterogeneidad espacial en la época de secas, y mayor variación temporal en los hábitats rocoso-arenoso y arenoso. Es bien conocida la sensibilidad del grupo de los poríferos a las condiciones ambientales en el que se desarrollan (Alcolado 1979, 1985 y Carballo et al. 1996)

y muchos autores citan varias características del hábitat que influyen en la estructura de sus comunidades: disponibilidad de luz en el fondo (Uriz et al. 1991, Maldonado & Uriz 1998), sedimentación (Alcolado 1979, Maughan 2001), movimiento del agua (Barthel 1991, Barnes 1999, Bell & Barnes 2000a), complejidad del sustrato y granulometría de sus sedimentos (Sebens 1991).

En el presente estudio una de los factores que determinó gran parte de la heterogeneidad ambientales fue el movimiento del agua, que además tuvo un efecto negativo sobre la diversidad ($r = -0.84$ y $p = 0.04$), el cual fue más notable en la época de lluvias, cuando los altos niveles de energía (similares en los tres hábitats) homogeneizaron el ambiente. De la misma manera, el movimiento del agua siguió un patrón inverso, desde el hábitat de mayor al de menor energía (rocoso al arenoso) durante la época de secas (H' de 2.5 a 3.3, $1/\lambda'$ de 2.99 a 7.03 y S de 16 a 32) cuando prevaleció la mayor heterogeneidad ambiental.

El patrón de la comunidad en este estudio coincide en parte con los resultados de Alcolado (1985 y 1994) en comunidades de esponjas arrecifales, donde la diversidad se benefició de la disminución del movimiento del agua y de otros agentes estresantes como la disponibilidad de luz y la sedimentación. El movimiento del agua es importante para obtener oxígeno, alimento y liberarse de los desechos metabólicos (Barthel 1991). No obstante, un intenso movimiento de agua provee estrés mecánico que requiere de estructuras resistentes, requisito que muchas especies no pueden cumplir (Bell & Barnes 2000b, Bell et al. 2002a,b).

La relación de la heterogeneidad ambiental con la diversidad en las comunidades ha sido ampliamente estudiada en el contexto del efecto de las perturbaciones ambientales sobre comunidades de ambientes terrestres (hipótesis de la perturbación intermedia), marinos y dulceacuícolas (Hutchinson 1953, Horn 1975, Connell 1978, Sousa 1979, Littler & Littler 1984, Death & Winterbourn 1995, Townsend & Scarsbrook 1997, Bell & Barnes 2003). Esos estudios generalizan tres situaciones que experimentan las comunidades naturales:

1) en ambientes que son constantes y favorables, las comunidades pueden alcanzar un estado de equilibrio en el que las especies más especializadas competitivamente terminan desplazando a las demás, resultando en baja diversidad.

2) en ambientes donde el efecto y/o la frecuencia de eventos estresantes es intermedio, especies con distinta especialización competitiva pueden coexistir, y a consecuencia aumenta la diversidad.

3) en ambientes donde el efecto de eventos estresantes es intenso y/o frecuente, la eliminación de muchas especies que no pueden tolerarlos termina en una comunidad con baja diversidad, dominada por las especies que pueden sobrevivir allí.

Los resultados de este estudio muestran que la comunidad de esponjas de la Bahía de Mazatlán experimentó las dos últimas situaciones: la diversidad fue menor y la comunidad fue dominada por *Haliclona caerulea* y *Adocia turquoisia* en el hábitat rocoso, donde las condiciones de estrés fueron intensas y constantes temporalmente (tercera situación), mientras que la mayor diversidad prevaleció en los hábitats rocoso-arenoso y arenoso, donde el estrés provocado por el movimiento del agua fue moderado y heterogéneo temporalmente (segunda situación).

La abundancia fue afectada positivamente por el relieve del hábitat ($p_w = 0.750$) y por el conjunto de variables formadas por la turbidez en el fondo, la disponibilidad de luz, la temperatura y la proporción de roca ($p_w = 0.39$), mientras que la cobertura por el conjunto formado por la disponibilidad de luz, la temperatura, el movimiento del agua y la proporción de roca ($p_w = 0.714$).

La abundancia y la cobertura son afectadas por procesos ambientales diferentes, ya que discriminando las variables que afectan en mayor medida a ambos, en la primera tiene más peso el relieve del fondo, mientras que en la segunda parece tener más importancia el movimiento del agua. Se sabe que un mayor relieve incrementa el área del sustrato, la diversidad de microhábitats y proporciona mayores oportunidades de encontrar condiciones adecuadas para la

supervivencia de los reclutas (Sammarco 1980, Sebens 1991) lo cual promueve la colonización exitosa de nuevos espacios (Jacoby & Langevin 1996) beneficiando así la abundancia.

En el presente estudio, la variabilidad del relieve en las réplicas del hábitat rocoso durante la época de secas coincidió con la variabilidad de la abundancia. En este sentido, Maldonado & Uriz (1998) demostraron que las larvas de *Crambe crambe* y *Scopalina lophyrodopoda* colonizaban y tenían una mayor supervivencia en sitios con mayor relieve que les protegían de la abrasión y depredación, y más aún, tras demostrar que las larvas de estos organismos tenían fototropismo negativo y eran liberadas en las horas con más disponibilidad de luz (durante las mañanas).

No obstante, un hábitat con mayor relieve que sostiene altas abundancias de organismos no en todos los casos alberga una comunidad con mayor diversidad, ya que en un ambiente donde las condiciones son adversas, el incremento de área sólo aumenta la abundancia de las especies que pueden permanecer en él (Sebens 1991), lo cual explica el patrón antagónico de la diversidad y la abundancia en la comunidad del presente estudio.

La cobertura fue afectada negativamente por el movimiento del agua ($r = -0.82$ y $p = 0.04$). Esto explica que la mayoría de las especies tuvieran baja cobertura durante la época de lluvias ($<100 \text{ cm}^2 \text{ } 100 \text{ m}^{-2}$), y que en los tres hábitats la mayor cobertura fuera aportada por especies resistentes a esas condiciones como *Haliclona caerulea* y *Adocia turquoisia* en el rocoso (en ambas $>1900 \text{ cm}^2 \text{ } 100 \text{ m}^{-2}$), quienes toleran este estrés, la primera al asociarse con algas calcáreas articuladas que le confiere más resistencia al oleaje (Ávila 2002), y la segunda al ser de naturaleza incrustante-reptante (Cruz 2001). En el hábitat rocoso-arenoso la mayor cantidad de sedimento provocó estrés por abrasión, las especies más abundantes fueron la esponja perforante *Cliona papillae* y la masiva *Haliclona caerulea* (en ambas $> 550 \text{ cm}^2 \text{ } 100 \text{ m}^{-2}$), y en el arenoso fueron las esponjas perforadoras *C. papillae* y *C. euhryphyla*, y la incrustante *Spirastrella decumbens* (hasta $2037 \text{ cm}^2 \text{ } 100 \text{ m}^{-2}$). Battershill & Bergquist (1990) mencionan que esponjas

como las *Clionas* están dotadas de adaptaciones morfológicas que les permiten resguardarse del estrés provocado por la intensa abrasión.

13. CONCLUSIONES

1. El ambiente fue constante en el hábitat rocoso durante ambas épocas, sin embargo, fue detectada una gran variación espacial a pequeña escala (variación entre réplicas) causada principalmente por la deposición de arena muy gruesa que sepultó las rocas en diferentes sitios. Los hábitats rocoso arenoso y arenoso experimentaron cambios temporales importantes
2. La comunidad de esponjas de la bahía de Mazatlán varió en relación a los patrones ambientales, resultando en una comunidad más homogénea durante la época de lluvias. Esto confirma que la comunidad responde a corto plazo a los cambios del ambiente en esta bahía.
3. La cobertura y la abundancia fueron afectadas por diferentes procesos ambientales: el movimiento del agua actuó en detrimento de la cobertura de la mayor parte de las especies, y favoreció a unas pocas especies que están adaptadas (*Haliclona caerulea*, *Cliona papillae*, etc.), mientras que el relieve del fondo favoreció a la abundancia, al ofrecer mayor variedad y cantidad de recursos de hábitat.
4. Los resultados indican que la heterogeneidad ambiental favoreció a la diversidad y que factores ambientales que causaron perturbaciones constantes e intensas actuaron en detrimento de la diversidad, ya que la comunidad de esponjas fue afectada negativamente por el movimiento del agua y favorecida por la heterogeneidad ambiental. Esto fue evidente en la baja diversidad que prevaleció en la época de lluvias y en la comunidad altamente diversa que se estableció en secas.

14. BIBLIOGRAFÍA (Según la revista P. S. Z. N. I. *MARINE ECOLOGY*).

- Alcolado, P. M., 1979: Estructura ecológica de la comunidad de esponjas en un perfil costero de Cuba. *Cienc. Biol.*, **3**: 105-127.
- Alcolado, P. M., 1985: Estructura ecológica de las comunidades de esponjas en Punta del Este, Cuba. Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba, **38**: 1-63.
- Alcolado, P. M. & A. Herrera, 1987: Efectos de la contaminación sobre las comunidades de esponjas al Oeste de la Bahía de la Habana. Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología, **68**: 1-17.
- Alcolado, P. M., 1994: General trends in coral reef sponge communities of Cuba. In: R. W. van Soest, M. G. van Kempen & J. C. Braekman (eds.), *Sponges in Time and Space*. Neherlands: 251-255.
- Anónimo, 1988: Calendario Gráfico de Mareas de los Puertos de Mazatlán, Sinaloa y Puerto Vallarta, Jalisco. Instituto de Geofísica de la UNAM. México, D.F.
- Archambault, P. & E. Bourget, 1996: Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **136**: 111-121.
- Ávila, T. E., 2002: Dinámica poblacional de la asociación *Sigmatocia caerulea* (Hechtel, 1965) (Demospongiae, Haplosclerida) y algas rojas en la Bahía de Mazatlán (México, Pacífico Oriental). Tesis de Maestría de la Universidad Nacional Autónoma de México; 67pp.
- Ávila, T. E. & Carballo C. J. L., 2004: Growth and standing stock biomass of a mutualistic association between the sponge *Haliclona caerulea* and the red alga *Jania adherens*. *Symbiosis*. En prensa.
- Barnes, D. K., 1999: High diversity of tropical intertidal zone sponges in temperature, salinity and current extremes. *Afr. J. Ecol.*, **37**: 424-434.
- Barthel, D., 1991: Influence of different current regimes on the growth form of *Halichondria panicea* Pallas. In: J. Reitner & H. Keupp (eds.), *Fossil and Recent Sponges*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg: 387-394.
- Battershill, N & P. R. Bergquist, 1990: The influence of storms on asexual reproduction recruitment, and survivorship of sponges. In: K. Rützler (ed.) *New perspectives in sponge biology*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.: 553-545.
- Beck, M. W., 1998: Comparison of the measurement and effects of habitat structure on gastropods in rocky intertidal and mangrove habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **169**: 165-178.
- Bell, J. & D. K. Barnes, 2000a: The influence of bathymetry and flow regime upon the morphology of sublittoral sponge communities. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **80**: 707-718.

- Bell, J. & D. K. Barnes, 2000b: The distribution and prevalence of sponges in relation to environmental gradients within a temperate sea lough: inclined cliff surfaces. *Diversity and Distributions*, **6**: 305-323.
- Bell, J. J. & D. K. Barnes, 2001: Sponge morphological diversity: a qualitative predictor of species diversity?. *Aquatic Conservation: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **11**: 109-121.
- Bell, J. J. & D. K. Barnes, 2003: Effect of disturbance on assemblages: an example using porifera. *Bio. Bull.* **205**: 144-159.
- Bell, J. J., D. K. Barnes & J. R. Turner, 2002a: The importance of micro and macro morphological variation in the adaptation of a sublittoral demosponge to current extremes. *Mar. Biol.*, **140**: 75-81.
- Bell, J.J., D.K. Barnes & C. Shaw, 2002b: Branching dynamics of two species of arborescent demosponge: the effect of flow regime and bathymetry. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **82**: 279-294.
- Benedetti, C.-L., L. Airoidi, M. Abbiati & F. Cinelli, 1998: Spatial variability in the distribution of sponges and cnidarians in a sublittoral marine cave with sulphur-water springs. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **78**: 43-58.
- Bourget, E., 1988: Barnacle larval settlement: the perception of cues at different spatial scales. In: G. Chelazzi & M. Vannini (eds.), *Behavioral adaptation to intertidal life*. Plenum press, New York: 153-172.
- Bray, R. J. & J. L. Curtis, 1957: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, **27**: 325-349.
- Brusca, C. R & G. J. Brusca, 1990: Porifera. In: Sinauer Associate (eds), *Invertebrates*. Massachusetts: 184 –185.
- Calvo, F., 1985: *Estadística aplicada*. Ediciones Deusto, 2da. Edición, 596 pp.
- Carballo, J. L. & S. Naranjo, 2002: Environmental health assessment of a large marine industrial complex based on a community of benthic filter-feeders. *Mar. Pollut. Bull.*, **44/7**: 605-610.
- Carballo, J. L. & E. Ávila, 2004. Population dynamics of a mutualistic interaction between the sponge *Haliclona caerulea*, and the red alga *Jania adherens*: *Mar Ecol Progr Ser* (aceptado)
- Carballo, J. L., J. E. Sánchez-Moyano & J. C. García-Gómez, 1994: Taxonomic and Ecological remarks on boring sponges (Clionidae) from the Straits of Gibraltar (Southern Spain): Tentative Bioindicators?. *Zool. J. Linn. Soc.*, **112**: 407-424.

- Carballo, J. L., S. Naranjo & J. C. García G., 1996: Use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (Southern Iberian Peninsula). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **135**: 109-122.
- Carballo, J. L., C. Olabarria & T. Garza-Osuna, 2002: Análisis of four macroalgal assemblages along the Pacific Mexican coast during and after 1977-1998 "El Niño". *Ecosyst.*, **5**: 749-760.
- Carballo, J. L., P. Gómez, J. A. Cruz B. & D. M. Flores S., 2003: Sponges of The Family Chondrillidae (Porifera: Demospongiae) from the Pacific Coast of Mexico, with the description of three new species. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **116**(2): 515-527.
- Carballo, J. L., B. Yáñez & H. Nava, 2004a: Persistence of the sponge *Suberites aurantiaca* (Duchassaing and Michelotti 1864) in an estuarine ecosystem (Pacific coast, Mexico). *Bull. Mar. Sci.* En prensa.
- Carballo, J. L., J. A. Cruz & P. Gómez, 2004b: Taxonomy and description of Clionaid sponges (Hadromerida Clionaidae) from the Pacific Ocean of Mexico. *Biol. J. Linn Soc.* En prensa.
- Clarke, K. R. & M. Ainsworth, 1993: A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **92**: 205-219.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick, 1994a: Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. *Nat. Environ. Res. Coun. U.K.*: 1-45.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick, 1994b: Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Mar. Biol.*, **118**: 167-176.
- Comisión Nacional del Agua, 2002: Servicio Metereológico Nacional. 2002. Datos estadísticos climáticos del observatorio meteorológico de Mazatlán, Sinaloa, México.
- Comisión Nacional del Agua, 2003: Servicio Metereológico Nacional. 2002. Datos estadísticos climáticos del observatorio meteorológico de Mazatlán, Sinaloa, México.
- Connell, J. H., 1978: Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*. **199**: 1302-1310.
- Cruz, B. J. A., 2001: Esponjas del litoral de Mazatlán, Sinaloa. Taxonomía, sistemática y distribución. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa; 110 pp.
- Dayton, P. K., 1971: Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. monogr.*, **54**: 253 -289.
- Dayton, P. K., G. A. Robilliard, R. T. Paine & L. B. Dayton, 1974: Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecol. monogr.*, **44**: 105-128.

- Dean, W. E. Jr., 1974: Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: Comparison with other methods. *J. Sed. Petr.*, **44**: 249-253.
- Death, R. G. & M. J. Winterbourn, 1995: Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology*, **76** (5): 1446-1460.
- Denny, M. W., 1988: *Biology and the mechanics of the waveswept environment*. Princeton University Press. New Jersey; 329 pp.
- Díaz, M. C., B. Alvarez & R. A. Laughlin, 1985: The sponge fauna on a fringing coral reef in Venezuela, II: Community structure. In K. Rützler (ed.), *New Perspectives in Sponge Biology*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.: 367-375.
- Eggleston, B., L. Etherington & E. Elis, 1998: Organism response to habitat patchiness: species and habitat-depend recruitment of decapod crustaceans. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **223**: 111-132.
- Eggleston, B., E. Elis, L. Etherington, P. Dahlgren & H. Posey, 1999: Organism responses to habitat fragmentation and diversity: habitat colonization by estuarine macrofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **236**: 107-132.
- Folk, R. L., 1965: *Petrology of sedimentary rocks*. Hemphills Publications company, Austin; 151pp.
- Field, J. G., K. R. Clarke & M. Warwick, 1982: A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **8**: 37-52.
- Fricke, H., O. Giere, K. Stetter, G. A. Alfredsson, J. K. Kristjansson, P. Stoffers & J. Savavarsson, 1989: Hydrothermal vent communities at the shallow subpolar Mid-Atlantic Ridge. *Mar. Biol.*, **102**: 425-429.
- Gambi, M.C., M.C. Buia, E. Casola & M. Scardi, 1989: Estimate of water movement in *Posidonia oceanica* beds. A first approach. In Fresi & Gravez (eds.), *International Workshop of Posidonia Beds*. Meinesz: **2**: 101-112.
- Ginn, B. K., A. Logan & M. L. Thomas, 2000: Sponge ecology on sublittoral hard substrates in a high current velocity area. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **50**: 403-414.
- Gibbs, M. M., 2001: Sedimentación, suspensión and resuspensión in Tasman Bay and Beatriz Bay, New Zealand, two contrasting coastal environments which thermally stratify in summer. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.*, **35**: 951-970.
- Gómez, P., J. L. Carballo, L. E. Vázquez & J. A. Cruz B., 2002: New Records for the sponge fauna (Porifera, Demospongiae) of the Pacific coast of Mexico (East Pacific Ocean). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **115** (1): 223-237.

- Gray, J. S., 2000: The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **250**: 23-49.
- Green, G. & P. Gómez, 1986: Estudio taxonómico de las esponjas de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *An. Instit. Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx.*, **13** (3): 273-300.
- Guichard, F., E. Bourguet & J. L. Robert, 2001: Scaling the influence of topographic heterogeneity on intertidal benthic communities: Alternate trajectories mediated by hydrodynamics and shading. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **217**: 27-41.
- Guido, S., 1985: Aspectos ecológicos de la comunidad de esponjas de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Guadalajara; 103 pp.
- Guido, S., 1989: Variabilidad espacio-temporal en el bentos subtropical: La taxocenosis de esponjas en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa en 1983 y 1987. Tesis Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada; 168 pp
- Hedgpeth, J. W., 1957: Sandy beaches. In: J. W. Hedgpeth (ed.) *Treatise on marine ecology and paleoecology*, vol.1: Ecology. The Geological Society of America, Boulder, Colorado Mem. Geol. Soc. Am., **67**: 587-608.
- Hernández-Zanuy, A. C. & J. L. Carballo, 2001: Distribution and abundance of ascidians assemblages in Caribbean reef zones of the Golfo de Batabanó (Cuba). *Coral reefs*, **20**: 159-162.
- Horn, H. S., 1975. Marckovian processes of forest succession. In: M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.) *Ecology and evolution of communities*. Belknap: 196-213.
- Hutchinson, G. E., 1953: The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* **105**: 1-12.
- Hiscock, K., S. Stone & J. D. George, 1983: The marine fauna of Lundy. Porifera (sponges): A preliminary study. *Rep. Lundy Field Soc.*, **34**: 16-35.
- Jacobi C. M. & R. Langevin, 1996: Habitat geometry of benthic substrata: effects on arrival and settlement of mobile epifauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **206**: 39-54.
- Kirk, J. T. O., 1983: Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. University Press, Cambridge; 401 pp.
- Komatsu, T. & H. Kawai, 1992: Measurements of time-averaged intensity of water motion with plaster balls. *J. Oceanogr.*, **48**: 353-365.
- Kruskal, J. B. & C. Wish, 1978: Multidimensional scaling. Sage Publications Beverly Hills, California; 93 pp.
- Laubenfels, M. W. de, 1947: Ecology of the sponges of a brackish water environment at Beaufort, N. C. *Ecol. Monogr.*, **17**: 31-46.

- Le Tourneaux, F. & E. Bourget, 1988: Importance of physical and biological settlement cues used at different spatial scales by the larvae of *Semibalanus balanoides*. *Mar. Biol.*, **97**: 57-66.
- Littler, M., R. Martz & S. Littler, 1983: Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity a fluctuating environment. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **11**: 129-139.
- Littler, M. M. & D. S. Littler, 1984: Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **74**: 13-34.
- Maldonado, M. & C. M. Young, 1999: Effects of the duration of larval life on postlarval stages of the demosponge *Sigmadocia caerulea*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **232**: 9-21.
- Maldonado, M. & M. J. Uriz, 1998: Microrefuge exploitation by subtidal encrusting sponges: patterns of settlement and post-settlement survival. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **174**: 141-150.
- Markham, J. W., 1973: Observations on the ecology of *Laminaria sinclairii* on three northern Oregon beaches. *J. Phycol.*, **9**: 336-341.
- Maughan, B. C., 2001: The effects of sedimentation and light on recruitment and development of a temperate, subtidal, epifaunal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **256**: 59-71.
- Montaño, Y., 1985: Estudio del transporte litoral de arenas en la Isla de la Piedra, Mazatlán, Sinaloa, usando trazadores fluorescentes. *An. Instit. Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx.*, **12** (1): 15-32.
- Moore, P. G., 1972: Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special references to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **10**: 59-80.
- Muricy, G., 1989: Sponges as pollution biomonitors at arraial do Cabo, Southeastern Brazil. *Rev. Bras. Biol.*, **49** (2): 347-354.
- Muus, B. J., 1968: A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls. *Sarsia*, **34**: 61-68.
- Naranjo, S. A., J. L. Carballo & J. C. García-Gómez, 1996: The effects of environmental stress on ascidian populations in Algeciras Bay (Southern Spain). Possible Marine Bioindicators. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **144**: 119-131.
- Naranjo, S. A., J. L. Carballo & J. C. García-Gómez, 1997: Relaciones entre el medio abiótico y las comunidades bentónicas marinas. Una aproximación mediante técnicas multivariantes. En: *Jornadas de Medio Ambiente, Sesión de Biología y Medio Ambiente*. Universidad de Cádiz (ed.). Universidad de Cádiz; 95-143.

- Ochoa-Izaguirre, M. J., J. L. Carballo & F. Páez-Osuna, 2002: Qualitative changes in macroalgal assemblages under two contrasting climatic conditions in a subtropical estuary. *Bot. Mar.*, **45**: 130-138.
- Olabarria, C., 2002: Role of colonization in spatio-temporal patchiness of microgastropods in coralline turf habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **274**: 121-140.
- Olabarria, C., J. L. Carballo & C. Vega, 2001: Spatio-temporal changes in the trophic structure of rocky intertidal mollusc assemblages on a tropical shore. *Cienc. Mar.*, **27**(2): 235-254.
- Páez-Osuna, F., M. L. Fong-Lee & H. Fernández, 1984: Comparación de tres técnicas para analizar la materia orgánica en sedimentos: Nota científica. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, **11**(1): 233- 239.
- Peraza, V. R., 1985: Transporte Litoral de Arenas en Playas de la Costa Sur del Estado de Sinaloa. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de México, Mazatlán; 115 pp.
- Pérez, P. A., 2001: Evaluación y estandarización de diferentes bioensayos para detectar citotoxicidad en productos naturales marinos. Tesis Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, México D. F.; 120 pp.
- Pickett, S. T. A. & P. S. White (Eds.), 1985: The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, London: 371-384.
- Picton, B. E., 1990: The sessile fauna of sublittoral cliffs. In: A. A. Myers, C. Little, M. J. Costello & J. C. Patridge (Eds.), The Ecology of Lough Hyne: Proceeding of a Conference 4-5 September 1990. Royal Irish Academy, Dublin: 139-142.
- Pielou, E. C., 1969: An introduction to Mathematical Ecology. Wiley, New York; 125pp.
- Pond, S. & G. L. Pickard, 1983: Introductory Dynamical Oceanography 2nd edition. Pergamon press, Oxford; 329 pp.
- Reiswig, H. M., 1973: Populations dynamics of three Jamaican Demospongiae. *Bull. Mar. Sci.*, **23**: 131-226.
- Reiswig, H. M., 1974: Water transport, respiration and energetics of three tropical marine sponges. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **14**: 231-249.
- Reiswig, H. M., 1981: Partial carbon and energy budgets of the bacteriosponge *Verongia fistularis* (Porifera: Demospongiae) in Barbados. *P.S.Z.N.I: Mar. Ecol.*, **2**: 273-293.
- Roden, G. I.; 1958: Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. *Pac. Sci.*, **12**(1): 21-45.
- Rützler, K., 1965: Substratstabilität im marinen Benthos als ökologischer factor, dargestellt am Beispiel adriatischer Porifera. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **50** (2): 281-292.

- Rützler, K., 1970: Spatial competition among porifera: solution by epizoism. *Oecologia*, **5**: 85-95.
- Sammarco, P.W., 1980: *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **45**:245-272.
- Sarà, M., 1961: Zonazione dei Poriferi nella grotta della "Gaiola". *Ann. Ist. Museo Zool. Univ. Napoli*, **13** (1): 1-32.
- Sarà, M., 1964: Poriferi di acque superficiali (0-30m) del litorale italiano. *Ann. Pont. Ist. Sup. Sci. Lett. S. Chiara*, **12**: 229-317.
- Sebens, K. P., 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. In: S. S. Bell, E. D. McCoy, H. R. Mushinsky (eds.), *Habitat structure: The physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London: 211-234.
- Secretaría de Marina, 1974: Estudio geográfico de la región de Mazatlán, Sinaloa, México. Dirección General de Oceanografía y Señalamiento Marítimo, México D. F.; 351 pp.
- Shannon, C. E. & N. Wiener, 1963: *The Mathematical theory of communication*. Urban University of Illinois Press, Illinois: 3-19 pp.
- Shepard, F. P., 1973: *Submarine geology*. 3rd edition. Scripps Institution of Oceanography; San Diego: 517 pp.
- Sneath, P. H. A. & R. R. Sokal, 1973: *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco; 573 pp.
- Sousa, W. P., 1979: Disturbance in marine intertidal boulder fields: The nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, **60**(6): 1225-1239.
- Sousa, W. P., 1984: The role of disturbance in natural communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 363-391.
- Tarasov, V. G., A. V. Gebruk, V. M. Shulkin, G. M. Kamenev, V. I. Fadeev, V. N. Kosmyrin, V. V. Malakhov, D. A. Starynin & A. I. Obzhurov, 1999: Effect of shallow-water hydrothermal venting on the biota of Matupi Harbour (Rabauls Caldera, New Britain Island, Papua New Guinea). *Cont. Shelf Res.*, **19**: 79-116.
- Thompson, R. C., B. J. Wilson, M. L. Tobin, A. S. Hill & S. J. Hawkins, 1996: Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **202**: 73-84.
- Townsend, C. R. & M. R. Scarsbrook, 1997: The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnol. Oceanogr.*, **42**(5): 938-949.

- Turon, X., I. Tarjuelo & M. J. Uriz, 1998: Growth dynamics and mortality of the encrusting sponge *Crambe crambe* (Poecilosclerida) in contrasting habitats: correlation with population structure and investment in defence. *Funct. Ecol.*, **12**: 631-639.
- Underwood, A. J. & M. G. Chapman, 1998: Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores. *Mar. Freshw. Res.*, **49**: 241-254.
- Uriz, M. J., D. Rosell & D. Martín, 1991: The sponge population of the Cabrera Archipelago (Balearic Islands): Characteristics, distribution, and abundance of the most representative species. *P.S.Z.N.I: Mar. Ecol.*, **13**(2): 101-117.
- Uriz, M. J., X. Turon, M. A. Becerro & J. Galera, 1998: Feeding deterrence in sponges. The role of toxicity, physical defenses, energetic contents and life-history stage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **205**: 187-204.
- Vacelet, J., 1988: Indications de profondeur données par les spongiaires dans les milieux benthiques actuels. *Géol. Médit.*, **15**: 13-26.
- Vega, C., 2002: Variación epocasal de la bioactividad de la esponja *Mycale parishii*: Relación con procesos biológicos y factores ambientales. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México; 53 pp.
- Warwick, R. M. & K. R. Clarke, 1991: A comparison of some methods for analysis changes in benthic community structure. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **71**: 225-244.
- Warwick, R. M., K. R. Clarke & L. Suharsono, 1990: A statistical analysis of coral community responses to the 1982-3 El Niño in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs*, **8**: 171-179.
- Wilhm, J. L., 1968: Biomass units versus numbers of individuals in species diversity indices. *Ecology*, **49**(1): 134-138.
- Wilkinson, C. R. & A. C. Chesire, 1989: Patterns in the distribution of sponge populations across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, **8**: 127-134.
- Wilkinson, C. R. & E. Evans, 1988: Sponge distribution across Davies Reef, Great Barrier Reef, relative to location, depth, and water movement. *Coral Reefs*: 203-209.
- Wilkinson, C. R. & J. Vacelet, 1979: Transplantation of marine sponges to different conditions of light and currents. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **37**: 91-104.
- Wilson, M., 2002: Epocasalidad y dinámica poblacional de esponjas asociadas a ecosistemas rocosos litorales de la Bahía de Mazatlán. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México; 106 pp.
- Wolanski, E. & W. M. Hammer, 1988: Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science*, **241**: 177-181.

Zar, J. H., 1984: Biostatistical analysis. 2nd Edition. Prentice Hall, New Jersey; 718 pp.

ESTADÍSTICA
DE LA BIOMÉDICA

1. ANEXOS

Anexo 1. Correlaciones significativas entre las variables ambientales usando el coeficiente de correlación de Spearman ($r > 0.5$) y su nivel de significación ($p < 0.05$).

Variable 1	vs	variable 2	r	p
Relieve del fondo		Proporción de roca	0.9635	0.002
Relieve del fondo		Altura de las rocas	0.9687	0.0015
Proporción de roca		Altura de las rocas	0.9091	0.012
Relieve del fondo		Arena muy gruesa	0.9689	0.0014
Relieve del fondo		Arena gruesa	-0.9694	0.0014
Relieve del fondo		Arena media	-0.9255	0.0081
Relieve del fondo		Arena fina	-0.8899	0.0175
Proporción de roca		Arena muy gruesa	0.8992	0.0147
Proporción de roca		Arena gruesa	-0.958	0.0026
Proporción de roca		Arena media	-0.8179	0.0467
Proporción de roca		Arena fina	-0.8446	0.0343
Altura de las rocas		Arena muy gruesa	0.9795	0.0006
Altura de las rocas		Arena gruesa	-0.8837	0.0195
Altura de las rocas		Arena media	-0.9553	0.003
Altura de las rocas		Arena fina	-0.9528	0.0033
Arena muy gruesa		Arena gruesa	-0.9017	0.014
Arena muy gruesa		Arena media	-0.9867	0.0003
Arena muy gruesa		Arena fina	-0.9537	0.0032
Arena media		Arena gruesa	0.8451	0.0341
Arena media		Arena fina	0.9357	0.0061
Movimiento del agua		Oxígeno disuelto	0.8568	0.0293
Movimiento del agua		Turbidez en el fondo	0.9758	0.0009
Turbidez en el fondo		Oxígeno disuelto	0.8717	0.0236
Temperatura máxima		Temperatura mínima	0.852	0.0312
Disponibilidad de luz		Proporción de roca	0.931	0.007
Disponibilidad de luz		Altura de las rocas	0.9488	0.0039
Disponibilidad de luz		Relieve del fondo	0.9519	0.0034
Disponibilidad de luz		Arena muy gruesa	0.8968	0.0154
Disponibilidad de luz		Arena gruesa	-0.8833	0.0196
Disponibilidad de luz		Arena media	-0.8366	0.0379
Disponibilidad de luz		Arena fina	-0.8681	0.025

Anexo 2. Abundancia promedio e intervalo del 95 % de confianza registradas durante la época de lluvias y secas por especie (ind 100m⁻²).

Especie		Rocoso-Rocoso- Rocoso Rocoso arenoso arenoso Arenoso Arenoso					
		lluvias	secas	lluvias	secas	lluvias	secas
<i>Acarus sp.1</i>	media	0	0	0	0	0	22.22
	I de C	0	0	0	0	0	21.78
<i>Acarus sp.2</i>	media	0	0	0	0	0	3.70
	I de C	0	0	0	0	0	7.26
<i>Adocia turquoisia</i>	media	296.3	888.89	3.70	11.11	3.70	3.70
	I de C	90.96	109.61	7.26	12.57	7.26	7.26
<i>Antho sp.</i>	media	0	0	0	0	0	3.70
	I de C	0	0	0	0	0	7.26
<i>Aplisylla sulphurea</i>	media	0	0	0	0	0	3.70
	I de C	0	0	0	0	0	7.26
<i>Aplysina sp.</i>	media	3.70	3.70	0	0	0	0
	I de C	7.26	7.26	0	0	0	0
<i>Callyspongia californica</i>	media	25.93	107.4	0	37	0	0
	I de C	7.259	62.02	0	0	0	0
<i>Callyspongia sp.</i>	media	0	0	0	3.70	7.407	55.56
	I de C	0	0	0	7.26	7.259	54.81
<i>Cliona amplicavata</i>	media	0	0	0	0	0	7.41
	I de C	0	0	0	0	0	14.52
<i>Cliona eurhyphyla</i>	media	14.81	0	18.52	40.74	70.37	104
	I de C	29.04	0	19.21	29	26.17	62
<i>Cliona flavifodina</i>	media	0	0	0	11.11	3.70	22.22
	I de C	0	0	0	21.78	7.259	21.78
<i>Cliona papillae</i>	media	0	0	77.78	122	155.6	252
	I de C	0	0	54.81	54.81	66.53	40.42
<i>Chelonaplysilla violacea</i>	media	0	7.41	0	0	0	0
	I de C	0	14.52	0	0	0	0
<i>Chondrilla montanusa</i>	media	3.70	0	0	3.70	0	51.85
	I de C	7.259	0	0	7.26	0	102
<i>Damiriella sp.1 (roja)</i>	media	0	0	0	0	3.70	14.8
	I de C	0	0	0	0	7.259	19.2
<i>Damriella sp.2 (amarilla)</i>	media	3.70	0	0	3.70	0	0
	I de C	7.26	0	0	7.26	0	0
<i>Desmanthus sp.</i>	media	0	0	0	0	7.407	11.11
	I de C	0	0	0	0	14.52	21.78
<i>Dysidea sp.</i>	media	0	0	0	0	0	14.81
	I de C	0	0	0	0	0	19.2
<i>Esponja sp.1</i>	media	0	11.11	0	0	0	0
	I de C	0	21.78	0	0	0	0
<i>Especie 7 (estrongiloxa).</i>	media	0	0	0	63	0	14.81
	I de C	0	0	0	83.72	0	29

Continuación Anexo 2. Abundancia promedio e intervalo del 95 % de confianza para la media registradas durante la época de lluvias y secas por especie (ind 100 m⁻²).

Especie		Rocoso-Rocoso-					
		Rocoso lluvias	Rocoso secas	arenoso lluvias	arenoso secas	Arenoso lluvias	Arenoso secas
<i>Geodia mesotriaena</i>	media	3.70	7.41	0	7.41	0	7.41
	I de C	7.259	7.26	0	14.52	0	7.26
<i>Haliclona</i> sp.	media	0	37.04	3.70	11.11	0	0
	I de C	0	44.16	7.259	21.78	0	0
<i>Halichondria</i> cf. <i>panicea</i>	media	3.70	0	0	11.11	0	3.70
	I de C	7.259	0	0	21.78	0	7.26
Especie 6 (<i>Halichondridae</i>)	media	0	0	0	22.22	0	40.74
	I de C	0	0	0	33.27	0	19.21
Especie 8 (<i>Hispidante</i>)	media	0	0	0	0	0	22.22
	I de C	0	0	0	0	0	33.27
<i>Hyatella</i> <i>intestinals</i>	media	0	22.22	0	0	0	0
	I de C	0	43.55	0	0	0	0
<i>Hymeniacion</i> sp.1	media	0	0	0	0	0	3.7
	I de C	0	0	0	0	0	7.26
<i>Hymeniacion</i> sp.2	media	3.70	0	0	11.11	0	0
	I de C	7.26	0	0	21.78	0	0
<i>Microciona</i> sp.	media	96.30	214.8	266.7	874	122.2	244
	I de C	7.26	129	145	485	21.78	152
Especie 3	media	0	0	0	7.41	3.70	0
	I de C	0	0	0	14.52	7.26	0
Especie 4	media	0	0	0	48.15	0	0
	I de C	0	0	0	94.37	0	0
<i>Mycale</i> <i>cecilia</i>	media	33.33	55.56	0	18.52	0	11.11
	I de C	37.72	70.00	0	19.21	0	12.57
<i>Mycale</i> <i>magniraphidifera</i>	media	33.33	74.07	0	22.22	3.704	0
	I de C	37.72	38.41	0	12.57	7.259	0
<i>Mycale</i> <i>parishii</i>	media	0	0	0	0	0	3.70
	I de C	0	0	0	0	0	7.26
<i>Mycale</i> <i>psila</i>	media	0	0	7.41	3.70	0	22.22
	I de C	0	0	14.52	7.26	0	0
Especie 2 (<i>Astrophorida</i>)	media	0	0	0	0	0	3.70
	I de C	0	0	0	0	0	7.26
<i>Ulosa</i> sp.	media	0	0	0	0	0	22.22
	I de C	0	0	0	0	0	43.55
<i>Pellina</i> sp.	media	0	0	0	18.5	0	3.70
	I de C	0	0	0	19.2	0	7.26
<i>Piona</i> <i>mazatlanensis</i>	media	0	0	0	11.11	0	0
	I de C	0	0	0	21.78	0	0
<i>Placospongia</i> sp.	media	0	3.70	0	7.41	0	0
	I de C	0	7.26	0	14.52	0	0

Continuación Anexo 2. Abundancia promedio e intervalo del 95 % de confianza para la media registradas durante la época de lluvias y secas por especie (ind 100m⁻²).

Especie		Rocoso-Rocoso- Rocoso Rocoso arenoso arenoso Arenoso Arenoso					
		lluvias	secas	lluvias	secas	lluvias	secas
<i>Especie 5</i>	<i>media</i>	0	0	0	22.22	0	11.11
	<i>l de C</i>	0	0	0	33.27	0	21.78
<i>Scopalina sp.</i>	<i>media</i>	0	0	0	0	3.704	0
	<i>l de C</i>	0	0	0	0	7.259	0
<i>Haliclona caerulea</i>	<i>media</i>	240.7	1263	14.81	92.59	0	7.41
	<i>l de C</i>	62.02	625.2	19.21	107	0	14.52
<i>Spirastrella decumbens</i>	<i>media</i>	7.407	0	7.407	18.52	22.22	14.81
	<i>l de C</i>	14.52	0	7.259	36.30	25.15	14.52
<i>Suberites sp.1</i>	<i>media</i>	0	0	3.70	3.70	0	7.41
	<i>l de C</i>	0	0	7.26	7.26	0	14.52
<i>Suberites sp.2</i>	<i>media</i>	0	7.41	0	7.41	0	0
	<i>l de C</i>	0	14.52	0	14.52	0	0
<i>Tedania nigrecens</i>	<i>media</i>	0	7.41	0	0	0	0
	<i>l de C</i>	0	14.52	0	0	0	0
<i>Tethya taboga</i>	<i>media</i>	11.11	48.15	3.70	92.59	0	0
	<i>l de C</i>	21.78	56.70	7.26	150	0	0
<i>Tetilla sp. (amarilla)</i>	<i>media</i>	0	0	7.41	137	0	74.07
	<i>l de C</i>	0	0	7.26	136	0	75.79

Anexo 3. Cobertura promedio e intervalo del 95 % de confianza para la media registradas durante la época de lluvias y secas por especie (cm² 100m⁻²).

Especie		Rocoso	Rocoso	Rocoso-	Rocoso-	Arenoso	Arenoso
		lluvias	secas	arenoso	arenoso	lluvias	secas
<i>Acarnus sp.1</i>	media	0	0	0	0	0	114.81
	I de C	0	0	0	0	0	193.29
<i>Acarnus sp.2</i>	media	0	0	0	0	0	37.04
	I de C	0	0	0	0	0	72.59
<i>Adocia turquoisia</i>	media	1941.11	6808.70	7.41	40.74	14.81	11.11
	I de C	1425.17	5977.10	14.52	44.16	29.04	21.78
<i>Antho sp.</i>	media	0	0	0	0	0	7.41
	I de C	0	0	0	0	0	14.52
<i>Aplisylla sulphurea</i>	media	0	0	0	0	0	381.48
	I de C	0	0	0	0	0	747.69
<i>Aplysina sp.</i>	media	1.85	1.85	0	0	0	0
	I de C	3.63	3.63	0	0	0	0
<i>Callyspongia californica</i>	media	666.67	1061.11	0	135.19	0	0
	I de C	239.55	1548.20	0	205.67	0	0
<i>Callyspongia sp.</i>	media	0	0	0	22.22	40.74	167.41
	I de C	0	0	0	43.55	59.42	166.21
<i>Cliona amplicavata</i>	media	0	0	0	0	0	55.56
	I de C	0	0	0	0	0	108.89
<i>Cliona eurhyphyla</i>	media	188.89	0	1311.11	318.52	1987.04	3159.26
	I de C	370.21	0	2429.55	153.65	225.82	1649.55
<i>Cliona flavifodina</i>	media	0	0	0	114.81	125.93	974.07
	I de C	0	0	0	225.03	246.81	1508.85
<i>Cliona papillae</i>	media	0	0	556.30	2614.81	5816.67	16225.93
	I de C	0	0	767.93	2138.34	3938.24	4001.99
<i>Chelonaplysilla violacea</i>	media	0	27.78	0	0	0	0
	I de C	0	54.44	0	0	0	0
<i>Chondrilla montanusa</i>	media	11.11	0	0	7.41	0	155.56
	I de C	21.78	0	0	14.52	0	304.88
<i>Damiriella sp.1 (roja)</i>	media	0	0	0	0	44.44	511.11
	I de C	0	0	0	0	87.11	774.65
<i>Damriella sp.2 (amarilla)</i>	media	3.70	0	0	3.70	0	0
	I de C	7.26	0	0	7.26	0	0
<i>Desmanthus sp.</i>	media	0	0	0	0	74.07	161.11
	I de C	0	0	0	0	145.18	315.77
<i>Dysidea sp.</i>	media	0	0	0	0	0	55.56
	I de C	0	0	0	0	0	57.62
<i>Esponja sp.1</i>	media	0	14.81	0	0	0	0.00
	I de C	0	29.04	0	0	0	0
<i>Especie 7 (estrongiloxa)</i>	media	0	0.00	0	916.67	0	148.15
	I de C	0	0	0	940.87	0	290.36

Continuación Anexo 3. Cobertura promedio e intervalo del 95 % de confianza para la media registradas durante la época de lluvias y secas por especie (cm² 100m⁻²).

Especie		Rocoso	Rocoso	Rocoso-	Rocoso-	Arenoso	Arenoso
		lluvias	secas	arenoso	arenoso	lluvias	secas
<i>Geodia mesotriaena</i>	media	92.59	96.30	0	88.89	0	55.56
	I de C	181.48	167.43	0	174.22	0	57.62
<i>Haliclona sp.</i>	media	0	342.59	18.52	50.00	0	0
	I de C	0	623.11	36.30	98.00	0	0
<i>Halichondria cf. panicea</i>	media	44.44	0	0	340.74	0	3.70
	I de C	87.11	0	0	667.84	0	7.26
Especie 6 (<i>Halichondridae</i>)	media	0	0	0	170.37	0	418.52
	I de C	0	0	0	167.43	0	355.70
Especie 8 (<i>Hispidante</i>)	media	0	0	0	0	0	644.44
	I de C	0	0	0	0	0	1013.06
<i>Hyatella intestinals</i>	media	0	374.07	0	0	0	0
	I de C	0	733.17	0	0	0	0
<i>Hymeniacidon sp.1</i>	media	0	0	0	0	0	51.85
	I de C	0	0	0	0	0	101.63
<i>Hymeniacidon sp.2</i>	media	5.56	0	0	6.30	0	0
	I de C	10.89	0	0	12.34	0	0
<i>Microciona sp.</i>	media	261.11	501.93	364.81	1567.04	1655.56	767.78
	I de C	300.53	563.83	255.44	1134.64	2308.53	553.73
Especie 3	media	0	0	0	14.81	51.85	0
	I de C	0	0	0	29.04	101.63	0
Especie 4	media	0	0	0	82.59	0	0
	I de C	0	0	0	161.88	0	0
<i>Mycale cecilia</i>	media	393.70	99.44	0	83.33	0	140.74
	I de C	434.25	151.01	0	84.58	0	265.03
<i>Mycale magniraphidifera</i>	media	429.63	289.26	0	255.56	66.67	0
	I de C	636.82	270.66	0	207.74	130.66	0
<i>Mycale parishii</i>	media	0	0	0	0	0	18.52
	I de C	0	0	0	0	0	36.30
<i>Mycale psila</i>	media	0	0	14.81	3.70	0	191.48
	I de C	0	0	29.04	7.26	0	313.34
Especie 2 (<i>Astrophorida</i>)	media	0	0	0	0	0	14.81
	I de C	0	0	0	0	0	29.04
<i>Ulosa sp.</i>	media	0	0	0	0	0	87.04
	I de C	0	0	0	0	0	170.59
<i>Pellina sp.</i>	media	0	0	0	177.78	0	3.70
	I de C	0	0	0	176.02	0	7.26
<i>Piona mazatlanensis</i>	media	0	0	0	4.63	0	0
	I de C	0	0	0	9.07	0	0
<i>Placospongia sp.</i>	media	0	166.67	0	340.74	0	0
	I de C	0	326.66	0	667.84	0	0

Continuación Anexo 3. Cobertura promedio e intervalo del 95 % de confianza para la media registradas durante la época de lluvias y secas por especie (cm² 100m⁻²).

Especie		Rocoso lluvias	Rocoso secas	Rocoso- arenoso lluvias	Rocoso- arenoso secas	Arenoso lluvias	Arenoso secas
<i>Especie 5</i>	media	0	0	0	22.96	0	74.07
	<i>I de C</i>	0	0	0	30.18	0	145.18
<i>Scopalina sp.</i>	media	0	0	0	0	16.67	0
	<i>I de C</i>	0	0	0	0	32.67	0
<i>Haliclona caerulea</i>	media	5501.85	8018.33	796.30	771.85	0	5.56
	<i>I de C</i>	1673.25	4152.09	1228.85	1107.13	0	10.89
<i>Spirastrella decumbens</i>	media	11.11	0	5.56	77.78	2037.04	1270.37
	<i>I de C</i>	21.78	0	10.89	152.44	2580.05	1960.94
<i>Suberites sp.1</i>	media	0	0	11.11	70.37	0	40.74
	<i>I de C</i>	0	0	21.78	137.92	0	79.85
<i>Suberites sp.2</i>	media	0	155.56	0	125.93	0	0
	<i>I de C</i>	0	304.88	0	246.81	0	0
<i>Tedania nigrecens</i>	media	0	51.85	0	0	0	0
	<i>I de C</i>	0	101.63	0	0	0	0
<i>Tethya taboga</i>	media	74.07	150.00	18.52	311.85	0	0
	<i>I de C</i>	145.18	191.41	36.30	471.91	0	0
<i>Tetilla sp. (amarilla)</i>	media	0	0	25.93	131.11	0	153.70
	<i>I de C</i>	0	0	26.17	137.53	0	107.49