



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

(Unidad Académica Mazatlán)

Universidad Nacional Autónoma de México



**PATRONES DE DIVERSIDAD EN COMUNIDADES BENTÓNICAS
ASOCIADAS A SUSTRATOS ROCOSOS INESTABLES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA MARINA)

P R E S E N T A:

José Joel Barrón Álvarez

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Juan José Luís Carballo Cenizo

**COMITÉ TUTORAL: Dra. Rodríguez Vargas Dení Claudia
Dra. León Tejera Hilda Patricia
Dra. Méndez Ubach María Nuria
Dr. Gómez Noguera Samuel Enrique**

MAZATLÁN, SIN; ABRIL DE 2008



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.

DEDICATORIA

A un ser extraordinario, quien ha sido el principal impulso y razón en mi vida.

Por este medio quiero darle las gracias a nuestro Amado Señor Jesús por las misericordias hechas en mi vida., ya que el día de hoy he concluido con mis estudios profesionales y yo se que este logro no se lo debo a nadie más que a mi Bendito Dios, a quien amo y a quien le digo hoy....

PADRE ETERNO.....

GRACIAS POR TANTO AMOR!!!

GRACIAS POR ESTAR A MI LADO EN LOS MOMENTOS DIFÍCILES,

GRACIAS POR DARMÉ LA SABIDURÍA PARA ADQUIRIR LOS CONOCIMIENTOS NECESARIOS

PARA CONCLUIR CON MIS ESTUDIOS..

GRACIAS POR LA FUERZA QUE ME DISTE CUANDO SENTÍ DESMAYAR....

GRACIAS POR SER MI DIOS!!!!

TE AMO BENDITO JESUCRISTO.. TE AMO CON TODO MI CORAZON!!!!

A mis Padres:

Que me han conducido con amor y paciencia; hoy ven forjado un anhelo, una ilusión y un deseo...

Gracias por enseñarme lo que han recogido a su paso por la vida, por darme la libertad de elegir mi futuro, por brindarme con las manos abiertas su apoyo y confianza en mi preparación, por compartir mis horas grises, mi momentos felices, ambiciones, sueños e inquietudes.

Gracias por ayudarme a salir adelante en la adversidad, por hacer de mi lo que hoy soy: gente de provecho, de grandes ideas y noble corazón.

No los defraudare, los haré sentir orgullosos y verán que todos sus sacrificios y tragos amargos hoy son suave miel.

Por que hoy recibo su más valiosas herencia:

MI PROFESIÓN.

Por ustedes la tengo y a ustedes las brindo.

Con admiración y respecto:

Que Dios los bendiga y los guarde siempre.....*Los AMO con todo MI CORAZON.*

A mis hermanos: Alberto, Luís Ángel y Esmeralda; los quiero mucho y gracias por todo lo que han hecho por mí, son los mejores hermanos que existen en el mundo.

José Joel Barrón Álvarez
MC en Biología Marina
Generación 2005-2007

Estas palabras en esta hoja son especiales ya que va DEDICADA con todo mi CORAZÓN para la niña que ha estado presente a mi lado compartiendo victorias y derrotas.

A mi niña hermosa; que es la ROSA más linda que corte del jardín de mi Dios (Mi bebe). No por ser la última es que tengas menos importancia no, si no que deje este apartado en especial para ti, por que se que ni aún todas las hojas que existen en el mundo me alcanzarían para narrar lo agradecido que estoy por tenerte a mi lado, por saber que puedo confiar en ti en las buenas y en las malas y por que se que sobre todas las cosas estamos juntos. Gracias mi amor por tu compañía, por tus dulces palabras, por tus bellos consejos cuando más los he necesitado, por impulsarme a conquistar mis sueños, a ver la vida con triunfos y grandes victorias, no cabe duda que eres la mejor del mundo te amo con todo mi corazón bebe.....

*José Joel Barrón Álvarez
MC en Biología Marina
Generación 2005-2007*

AGRADECIMIENTOS

A mis Padres por depositar toda su confianza en mí y creer en mí que puedo alcanzar obtener grandes logros, por su gran amor, dedicación y por haber hecho de mí la persona que ahora soy. Padre lo prometido es deuda y le entrego este trofeo oficialmente lo que un día le prometí. Un trofeo más a la vitrina, muchas gracias por todo lo amo con todo mi corazón.

A la universidad Nacional Autónoma de México, a través del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (Unidad Académica Mazatlán), y a todo el personal académico y administrativo que ahí labora, por ayudarme en la medida de lo posible.

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

Al Dr. Juan José Luís Carballo Cenizo, por guiarme al éxito de este trabajo, por su sabios consejos, por su grandísima paciencia (que paciencia) que me tuvo durante este periodo y sobre todo por su valiosa amistad, te admiro mucho Jefe, sin duda alguna eres un ejemplo a seguir y quien dice que no se puede.

A mi comité tutorial y jurado de examen, Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas, Dra. Hilda León Tejera, Dra. Ma. Nuria Méndez Ubach y Dr. Samuel Gómez Noruega

A mis profesores que con sus conocimientos durante mis etapas de estudios en este posgrado, ayudaron a mi formación profesional.

Llego la hora de agradecer a mis compañeros del laboratorio de Ecología de Bentos, que los veo como más que amigos. Le doy gracias a Dios por cruzarlos en mi vida, ya que han sido de gran bendición y ayuda para la realización de este trabajo y seguiré molestándolos con consejos. Enrique Avila Torres (el Doctor), la verdad te agradezco tanto por ayudarme con tus valiosos consejos y por tu paciencia que me brindaste a realizar esta tesis, Cristina Vega Juárez (Quitinita, Quitinita, donde esta, donde estas), gracias Cris por brindarme tu amistad y esas ayudas que nunca olvidare, José Antonio Cruz Barraza (el es mi amigo Janto), gracias por apoyarme en mis decisiones, por tus consejos, por prestarme la camisa de fútbol de la rojo y sobre todo por tu valiosa amistad, Héctor Nava Bravo (Hectorin), gracias Héctor par alentarme a seguir adelante con tus palabras “échale ganas compañero”, Claudia Padilla Verdín (María Claudia), gracias por ser mi compañera de laboratorio y aunque somos como el aceite y el agua, gracias por brindarme tu amistad, Manuel Leonardo Camacho Cruz (el Leo), gracias amigo por apoyarme y por darme consejos y palabras que me ayudaron a seguir adelante y aunque a veces no estamos de acuerdo en algunas cosas, eres bien padre, Eric Bautista Guerrero (el güero), gracias por involucrarte en mi vida, has sido un ejemplo a seguir, Adriana González (la boche), aunque no eres de la sangre real de los carballos eres buena onda, gracias por tus consejos, tus compañía, por tus

palabras y por las canciones de Topoyiyo y sobre todo por tu amistad. Ecología de Bentos los amo bastante y también Cristo los ama.

A otro compañero del laboratorio que le dedico este párrafo en especial me refiero al M.C. Benjamín Yáñez Chávez (Benja), Creo que te debo bastante amigo, como pagar todo lo que has hecho por mí, sin duda alguna eres el mejor, gracias por tus sabios consejos, por tus palabras de aliento, por tu ayuda incondicional, Eres como un hermano para mí, sin ti no hubiera llegado a donde estoy, esas piedras como te hicieron sudar verdad amigo jejejeje, en realidad estoy bien agradecido contigo y quiero que sepas que cuentas conmigo en todo Benja, en todo. Quisiera que me veas como un hermano y recibe un caluroso abrazo por parte de mi familia. “Te QUIERO mucho Benja”.

Al Cáp. Juan Toto Fiscal por su disposición durante todos los muestreos de campo y por su valiosa amistad. Toto y sigue pendiente el viaje a tu tierra a Veracruz.

A los responsables del Centro de Computo del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Mat. German Ramírez y al Lic. Carlos Suárez, por el apoyo Técnico brindado durante la realización de este proyecto.

A la Sra. Ma. Clara Ramírez Jáuregui y Pedro Allende, encargados de la Biblioteca “Dra. Ma. Elena Caso” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, por su amable colaboración de bibliografía para la elaboración de esta tesis.

A mis compañeros de generación, mis buenos compañeros, creo que mencionar a todos aquí se gastaría la tinta de la impresora, pero los amo mucho y gracias por compartir esos momentos que quedaran en mi mente para contárselos a mis hijos y nietos jejejeje.

Al grupo de Jóvenes del Auditorio Cristiano de Mazatlán. Y ¿quienes son ellos? Son jóvenes redimidos por la gracia de nuestro Señor Jesucristo y son jóvenes que en realidad saben amar a su Dios. Mencionar a todos me llevaría horas y horas en darles las gracias, pero en general les digo gracias por su valiosa amistad, los amo como no tienen una idea y una cosa hemos decidido seguir a Cristo y no volver atrás.

A mis Pastores (Federico Pérez y su esposa Yolanda Álvarez) de la congregación Auditorio Cristiano de Mazatlán, los amo con todo mi corazón y gracias por velar mi vida espiritual.

A toda mi familia por ambas partes, los amo con todo mi corazón y gracias por formar parte de este proyecto. En especial a mi tío Rubén Sainz que ha sido unos de mi torre espiritual, por sus valiosas oraciones, por su cuidado de mi cuando era chico, como lo hacía llorar.

A mis hermosas abuelas que ya partieron de estas tierra y se que halla en el cielo tienen una vida mucho mejor que la que vivieron en este mundo pasajero, pero se que algún día estaré con ambas alabando el nombre de mi amado maestro, las amo mucho y reciban un abrazo y un beso de su nieto que jamás las olvidara.

“Agradezco a todas y cada una de las personas, que contribuyeron a que este sueño se hiciera realidad, pienso firmemente que si uno de ellos hubiese faltado por un momento, tal vez, no hubiera llegado a la META”

A todos, GRACIAS

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	5
3. PLANTAMIENTO Y JUSTIFICACIÓN DEL PROBLEMA	7
4. HIPÓTESIS	9
5. OBJETIVOS	10
6. ÁREA DE ESTUDIO	11
7. MATERIAL Y METODOS	15
7.1 Diseño experimental y estrategia de muestreo.....	15
7.2 Estimación del movimiento de las rocas y sedimentación- resuspensión.....	15
7.3 Abundancia.....	18
7.3.1 Densidad y cobertura.....	18
7.4 Análisis de los patrones de organización.....	18
7.4.1 Diversidad.....	18
7.4.2 Métodos multivariantes.....	18
7.4.2.1 Análisis de clasificación jerarquizada.....	18
7.4.2.2 Análisis de ordenación.....	19
7.5 Ajustes a los modelos propuestos.....	20
8. RESULTADOS	21
8.1 Estimación del movimiento de las rocas.....	21
8.2 Estimación de la sedimentación y resuspensión.....	25
8.3 Parámetros biológicos.....	26
8.3.1 Patrones de diversidad.....	26
8.4 Abundancia.....	30
8.5 Estructura de la comunidad a escala local.....	37
8.5.1 Bahía de Mazatlán.....	37
8.5.2 Bahía de Topolobampo.....	39
8.5.3 Estructura de la comunidad a escala regional.....	41
8.7 Ajuste a modelos.....	43

9. DISCISION.....	45
10. CONCLUSIONES.....	51
11. BIBLIOGRAFÍA.....	52
12. ANEXOS.....	62

RESUMEN

Uno de los objetivos más importantes de la ecología es el de intentar explicar los patrones de diversidad y de abundancia de las comunidades. En el presente trabajo se estudiaron los patrones de diversidad y abundancia de las comunidades bentónicas asociadas a ecosistemas rocosos inestables en dos bahías contrastantes, por el hecho de que una es una bahía abierta (Mazatlán), y la otra es semi-cerrada (Topolobampo). Posteriormente, se intentó ajustar estos patrones a alguno de los modelos clásicos de la ecología de comunidades: Hipótesis de la perturbación intermedia (HPI), o la conocida relación Área-Especie. Para el desarrollo del trabajo se eligieron tres zonas de muestreo en cada bahía, localizadas entre los 4 y los 5 m de profundidad. Entre enero y marzo de 2006 se extrajeron 48 rocas de diferente tamaño ($175\text{-}2,176\text{ cm}^2$) de cada estación, y se realizaron fotografías de la superficie superior e inferior de cada roca para determinar la diversidad y la abundancia (cobertura) de las distintas especies. También se emplearon métodos multivariantes de clasificación y ordenación para comparar la estructura de la comunidad. En total se contabilizaron un total de 96 especies, y lo más destacado fue que no hubo diferencias en el número total de especies entre las localidades. Sin embargo, dentro de cada localidad los resultados fueron diferentes, ya que en la bahía de Topolobampo no hubo diferencias entre la parte superior e inferior de las rocas (45 superior vs. 47 inferior), y en la bahía de Mazatlán si hubo (46 superior vs. 35 inferior). El número de especies promedio por m^2 en la parte superior fue de 22 y 26 en la parte inferior de las rocas, en la bahía de Mazatlán, mientras que para la bahía de Topolobampo tanto en la parte superior e inferior fue de 24 especies m^{-2} . Tanto en la bahía de Mazatlán como en la de Topolobampo, las algas y las esponjas fueron los grupos más diversos en ambos lados de las rocas. El mayor número de especies de algas por m^{-2} se registró en la bahía de Mazatlán (7), mientras que para la bahía de Topolobampo fue de 6 especies por m^{-2} . Con respecto a las esponjas, en la bahía de Mazatlán y Topolobampo el número de especies fue mayor en la parte inferior que en la parte superior de las rocas (5 y 3 especies por

m² para Mazatlán y para Topolobampo 5.8 y 3.8 respectivamente). La diversidad y la cobertura por grupo taxonómico se incrementaron de forma lineal conforme se incrementó la superficie de la roca en ambas bahías. La relación área especies obtenida sugiere que la hipótesis de la diversidad de hábitats y/o del asentamiento al azar podrían estar actuando individualmente o simultáneamente para producir estos patrones.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de los patrones de la diversidad es uno de los retos más importantes que enfrenta la ecología de comunidades (Thoreau 1860, Clements 1916, May 1986, Walker 1989, Krebs 1985, Begon et al., 1990, Underwood 2000, Underwood et al., 2000, Olabarria y Chapman 2001, Irving et al., 2004a). El estudio de estos patrones es necesario porque permite, en primera instancia, conocer las condiciones normales de los ecosistemas, y posteriormente, una vez detectados, permite la generalización de procesos ecológicos. Además, mediante el estudio de estos patrones, se puede estudiar la influencia de procesos ecológicos, evolutivos, eventos históricos y biogeográficos en la diversidad, a escala regional o global (Holt 1993).

En este sentido, uno de los patrones de diversidad más característico y que ha tenido mayor influencia en los estudios de ecología marina, es el basado en la hipótesis de la perturbación intermedia (HPI) (Connell 1961, 1970, Paine 1966, 1974, Dayton 1971, Connell 1978, Sousa 1979a b, 1980, Davis y Wilce 1987, Contardo et al., 2006). El término perturbación puede ser definido como un evento relativamente discreto en el tiempo que altera el ecosistema, la comunidad o la estructura poblacional (Connell 1978, White y Pickett, 1985, Sousa 2001), que en el caso concreto de sustratos rocosos inestables (rocas inestables de diferente tamaños), puede incluso llegar a modificar la disponibilidad de sustrato por enterramiento de los mismos (Littler et al., 1983, McClanahan 1990.)

Esta hipótesis ha sido sustentada tanto en estudios teóricos (Petraitis et al., 1989) como empíricos (Stanford y Ward 1983) y, aunque fue atribuida a Hutchinson (1953) y Horn (1975), fue propuesta oficialmente por Connell en 1978. La hipótesis se basa en el hecho de que la máxima diversidad es mantenida por niveles intermedios de perturbación (Wilson 1994). El resultado gráfico es un curva unimodal, como se observa en la figura 1, donde se puede apreciar que la mayor diversidad se da en los estados de perturbación de intensidad intermedia y cuando la perturbación es de baja o alta intensidad la diversidad es menor.

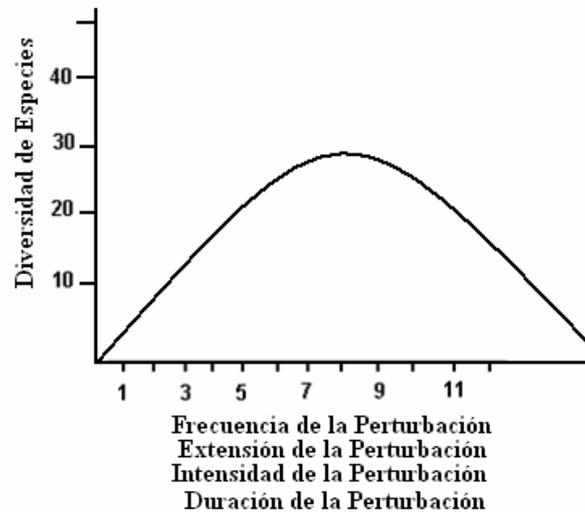


Figura 1. Variación teórica, de la diversidad de especies (eje Y) en relación a una escala de perturbación teórica (eje X), según lo predicho por la Hipótesis de la Perturbación Intermedia. Tomado y modificado de [Shea et al., \(2004\)](#).

En la figura 1, se presentan diferentes tipos de medidas de perturbación en el eje X. Estas son de gran importancia. La frecuencia de perturbación se entiende como el número de veces que se repite la perturbación por unidad de tiempo. La extensión de la perturbación es el área afectada por la perturbación. La intensidad de la perturbación es la fuerza de ésta y finalmente, la duración de la perturbación describe el tiempo que dura ésta ([Shea et al., 2004](#)).

Otro modelo interesante para explicar los patrones de diversidad en las comunidades marinas es el conocido como la relación especie-área ([Arrhenius 1921](#), [Gleason 1922](#), [Williamson 1988](#), [Rosenzweig 1995](#)). Este modelo ha tenido una mayor aplicación en el medio terrestre ([Harris 1984](#), [Shafer 1990](#), [Brooks et al., 1997](#), [1999b](#)). En este modelo, y a diferencia del anterior, el número de especies se incrementa en relación directa con el aumento del tamaño del área (isla o fragmento del hábitat) que las alberga (Figura 2A) ([Rosenzweig 1995](#)). Esta relación especie-área sigue varios modelos matemáticos ([Connor y McCoy 1979](#), [Buys et al., 1994](#)) entre los que se destacan el potencial ([Arrhenius 1921](#)), el

exponencial (Gleason 1922), el logarítmico (Archibald 1949), y el lineal (Connor y McCoy 1979) (Figura 2B).

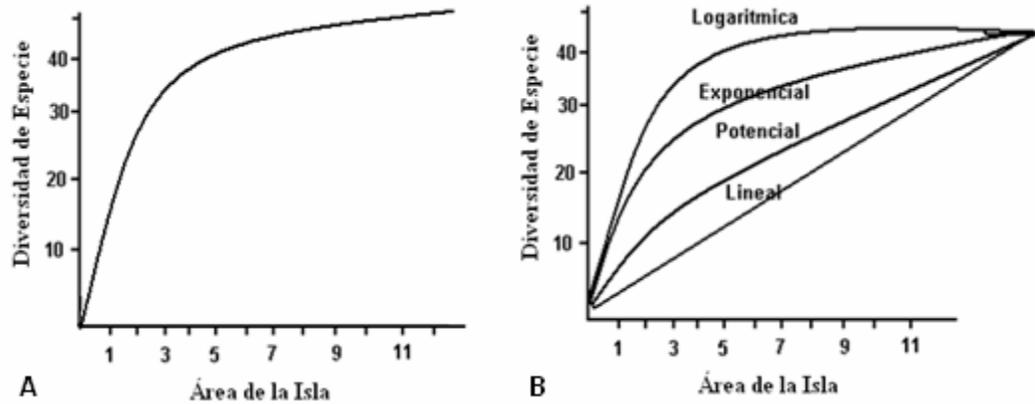


Figura 2. A: Variación teórica de la diversidad frente al incremento de área según el modelo especie-área. B: Esquema donde se representan los modelos matemáticos más utilizados para explicar la relación especies-área. Tomado y modificado de McGuinness (1984).

A diferencia del modelo unimodal que sustenta la hipótesis de la perturbación intermedia, son varias las hipótesis que son sustentadas por la relación especie-área (McGuinness 1984, He y Legendre 1996). Aunque no son las únicas, la hipótesis de asentamiento al azar (Connor y McCoy 1979, McGuinness 1984), la hipótesis de la diversidad de hábitats (Williams 1943, Connor y McCoy 1979) y la hipótesis del equilibrio (MacArthur y Wilson 1963, 1967) constituyen las aproximaciones más aceptadas para explicar la relación especies-área (Kelly et al., 1989, Rosenzweig 1995).

En la hipótesis del asentamiento al azar (*Random Placement*) se asume que la relación observada entre el número de especies y el área es simplemente el resultado de un proceso de asentamiento al azar, donde las áreas más pequeñas reciben pocos asentamientos y, por lo tanto, pocas especies (Arrhenius 1921, Coleman 1981, Connor y McCoy 1979 y McGuinness 1984).

La hipótesis de la diversidad de hábitats sugiere que el efecto del área sobre el número de especies se debe únicamente a un aumento en la diversidad de hábitats, donde las áreas de mayor tamaño tendrán una mayor heterogeneidad ambiental, lo cual posibilitaría la coexistencia de un mayor número de especies (Williams 1943, Connor y McCoy 1979).

La hipótesis del equilibrio mantiene que el número de especies en un hábitat está determinado por la tasa de inmigración y la tasa de extinción. Este asume que el número de especies alcanza un equilibrio dinámico cuando la tasa de inmigración disminuye y cuando la tasa de extinción aumenta. En áreas mayores hay mayor probabilidad de que las poblaciones no se extingan, posibilitando, de esa manera, una mayor coexistencia de especies.

El propósito de esta investigación es estudiar los patrones de diversidad de las comunidades bentónicas asociadas a sustratos rocosos inestables (rocas inestables de diferentes tamaños) y, posteriormente, comprobar si se ajusta al modelo unimodal (hipótesis de la perturbación intermedia) o a la relación especie - área (varias hipótesis).

Para el desarrollo del trabajo se eligieron tres lugares ubicados en la bahía de Mazatlán, y tres en la bahía de Topolobampo, los cuales presentan diferencias ambientales contrastantes, por el hecho de que una bahía es abierta (Mazatlán), y la otra es una bahía semi-cerrada (Topolobampo).

2. ANTECEDENTES

El efecto que provocan las perturbaciones físicas en la estructura de las comunidades de organismos sésiles sobre sustratos rocosos inestables se puede explicar a través de la hipótesis de la perturbación intermedia (Connell 1961, 1970, Paine 1966, 1974, Dayton 1971, Sousa 1979a, b, 1980, Davis y Wilce 1987, Contardo et al., 2006). Existen numerosos trabajos que encuentran, en esta hipótesis, un modelo para explicar sus resultados; por ejemplo el efecto de la perturbación física de las olas sobre las comunidades asentadas en sustratos inestables (Osman 1977; Riedl 1964; Rutzler 1965; Sousa 1979a, b, 1980, Davis y Wilce 1987), o para explicar el patrón de la diversidad en ecosistemas terrestres (Sousa 1979, Molino y Sabatier 2001), en arrecifes coralinos (Sousa 1979), en comunidades bentónicas marinas (Connell 1961, 1970, Paine 1966, 1974, Dayton 1971, Lenz et al., 2004), en poblaciones de aves (Coleman et al., 1982), y en ecosistemas de aguas continentales (Robinson y Minshall 1986, Malmqvist y Otto 1987, Boulton et al. 1988, Doeg et al., 1989, Death y Winterbourn, 1995). En todos los casos, se concluye que las perturbaciones reducen la diversidad de la fauna. Sin embargo, se ha observado que no siempre es posible aplicar la hipótesis de la perturbación intermedia. Death y Winterbourn (1995) encontraron que la riqueza de especies y la densidad fueron mayores en sitios estables, y el patrón de la riqueza de especies no concordó con lo que predice la hipótesis de la perturbación intermedia.

La relación especie-área se ha usado también para explicar una gran variedad de casos (Connor y McCoy 1979, Higgs y Usher 1980, Soule Y Simberloff 1986, Harris 1984; Shafer 1990; Brooks et al., 1997; 1999b, Lomolino 2001), y se ha aplicado en el diseño y gestión de reservas naturales (Williamson 1981, Soulè y Simberloff 1986) para predecir las tasas de extinción a partir de la pérdida de hábitat (Pimm y Raven 2000, Ney-Nifle y Mangel 2000), para medir la diversidad biológica de las comunidades (Greig-Smith 1969), para estimar el número máximo de especies en la comunidad (Colwell y Coddington 1994), para medir el efecto de las perturbaciones en las comunidades (Lawrey 1991), y para

estudiar patrones de diversidad en grupos particulares de organismos como crustáceos decápodos en arrecifes coralinos (Abele y Patton 1976), pájaros en islas oceánicas (Diamond y Mayr 1976), mamíferos en las partes altas de las montañas (Brown 1971), plantas de diversos tamaños en cuadrantes (Arrhenius 1921, Gleason 1922, Hopkins 1955), o incluso en comunidades bentónicas (Gunnill 1982).

La relación especie-área tiene también aspectos de importancia para la agricultura. El modelo ha sido de gran importancia en estudios de adaptación de insectos fitófagos a nuevos cultivos. Strong (1947b) demostró que la cantidad de insectos fitófagos asociados a diferentes especies de árboles dependía del tamaño de área de distribución del huésped, y seguía el modelo de relación especie-área. Unos de los trabajos más conocidos vinculado al tema de las relaciones especie-área es el de MacArthur y Wilson (1967) sobre la teoría de biogeografía de islas en equilibrio de especies.

En el caso concreto de ecosistemas rocosos inestables, Osman (1977), Riedlf (1964) y Rutzler (1965) estudiaron las comunidades de invertebrados asociados con las partes basales de los sustratos rocosos inestables en áreas intermareales y submareales. Estos autores encontraron que la riqueza de especies fue más alta en las rocas que son menos movidas por la intensidad del oleaje (rocas de mayor tamaño) ajustándose a la propuesta del modelo de especie-área. Sin embargo, McGuines (1984) también trabajó en sustratos rocosos inestables influenciados por tormentas y olas, encontró que los patrones de diversidad seguían el modelo especie-área. Este autor comprobó que la hipótesis del asentamiento al azar podía explicar la relación especie-área.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

La perturbación es considerada un factor de suma importancia en las comunidades asociadas a rocas inestables, especialmente a través del efecto físico provocado por la acción de las olas que mueven y voltean las rocas con una intensidad que depende del tamaño de la misma (Osman 1977; Riedl 1964; Rutzler 1965; Sousa 1979a, b, 1980).

Una gran parte de los hábitats rocosos que se encuentran en los ecosistemas marinos está constituido por rocas inestables (sueltas) de diferente tamaño, las cuales albergan una gran diversidad de organismos tanto en las superficies expuestas a la luz (parte superior) como en las protegidas (parte inferior de la roca) (Payne 1966, 1974, Bertness et al., 1999, Callaway et al., 2002, Airolidi 2003, Connell 2003a, b).

Estas rocas pueden sufrir movimientos en algunos momentos del año debido al incremento en la intensidad del oleaje provocado por el viento, lo que a su vez produce cambios en las comunidades asentadas en ellas (Carballo 2006, Carballo y Nava 2007).

Una gran parte de los ambientes de la bahía de Mazatlán está constituida por sustratos rocosos inestables (rocas sueltas). Estas son movidas en ciertas épocas del año debido al oleaje causado por el viento (Carballo 2006, Carballo y Nava 2007). Por consiguiente, se espera que las rocas se muevan según su tamaño y, en consecuencia, se observara un gradiente de perturbación desde las rocas más pequeñas que se desplazan más (con mayor frecuencia), que las rocas mayores (que se desplazan con menor frecuencia). Si el patrón de variación de diversidad se ajusta a la predicción de la hipótesis de la perturbación intermedia, se debería encontrar mayor diversidad en las rocas de tamaño intermedio.

En contraposición, en las estaciones en la bahía de Topolobampo, la cual es una bahía semicerrada protegida del viento y del oleaje, se espera un patrón diferente en las condiciones ambientales generales de la zona con respecto a lo comentado para la bahía de Mazatlán. Por lo tanto, en ausencia de perturbación (las rocas no se voltean) se espera que el patrón de diversidad se ajuste a la

relación especie-área. Es decir, se espera que las rocas de mayor tamaño alberguen una mayor diversidad de especies según lo predicho por la relación especie-área ([Osman 1977](#), [Riedlf 1964](#), [Rutzler 1965](#)).

4. HIPÓTESIS

La bahía de Mazatlán está sometida periódicamente a momentos de fuerte oleaje, que puede voltear las rocas de las zonas más someras ([Carballo 2006](#), [Carballo y Nava 2007](#)). Por lo tanto, se espera que el movimiento de estos sustratos se relacione con su tamaño, es decir; a menor tamaño de la roca, mayor desplazamiento, y viceversa, por lo que se espera encontrar valores de diversidad más altos en la mitad del gradiente (rocas de tamaño intermedio), de acuerdo con la hipótesis de la perturbación intermedia.

Por otro lado, las comunidades asociadas a rocas inestables en la bahía de Topolobampo (más protegido del viento y del oleaje) presentarán un patrón de diversidad que se ajustará a alguno de los modelos matemáticos propuesto por la relación especie-área. En esta situación, la diversidad deberá aumentar conforme aumenta la superficie de las rocas.

5. OBJETIVOS

Objetivo General

Estudiar el patrón de la diversidad de la comunidad bentónica asociada a sustratos rocosos inestables en las bahías de Mazatlán y Topolobampo.

Objetivos específicos

1. Estudiar y comparar los patrones de diversidad en la superficie expuesta a la luz (parte superior) y en la superficie protegida (parte basal) de las rocas en la bahía de Mazatlán y en la bahía de Topolobampo.

2. Estudiar la abundancia de las comunidades bentónicas asociadas a ecosistemas rocosos inestables en la Bahía de Mazatlán y en la Bahía de Topolobampo.

3. Comprobar si los patrones de diversidad se ajustan al modelo propuesto por la hipótesis de la perturbación intermedia, o a alguna de las sustentadas por la relación especies-área.

6. ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio se localiza en el estado de Sinaloa, entre la sierra Madre Occidental y la llanura costera del Golfo de California y del océano Pacífico. Sus coordenadas geográficas son 31°40'-20°20' N y 110°50'-105°45' W. Sus límites geográficos-políticos son: al Norte, Sonora y Chihuahua; al Este, Durango; al Sur-Este, Nayarit y al Sur y Suroeste, el Océano Pacífico. La climatología y algunas condiciones oceanográficas son controladas por cuatro factores meteorológicos principales ([Hastings y Turner 1965](#)):

- 1.- El centro de alta presión estable y semipermeable del Pacífico norte extendido más hacia el sur, en otoño e invierno.
2. El centro anticiclónico sub-tropical del atlántico, el cual se expande y desplaza hacia el norte en la costa oriental de Norteamérica, durante primavera y verano,
3. Los ciclones tropicales occidentales de América, formados en la convergencia Inter-tropical principalmente en otoño y
4. El retroceso y flujo hacia el oriente de los centros de alta presión del Atlántico y el Pacífico.

Descripción de las zonas de muestreo

ESTERO “EL BICHI” (Bahía de Topolobampo)

La bahía de Topolobampo esta ubicada en los 25°36'01" N y a los 109°02'52" W. Su entrada es angosta, presentando un canal de 0.6 kilometros de ancho. Tiene una altitud de 3 metros a nivel del mar en la entrada a la Bahía San Carlos. Existe una barra que se extiende hacia el sur unos 7.6 kilómetros, a 4 kilómetros de Punta Santa María y a 5.2 kilómetros al sur-sureste de Punta Copas, formando una proyección en forma de delta que se encuentra sujeta a cambios climatológicos frecuentes y repentinos. Los vientos durante marzo y abril son del noroeste. La temperatura del agua oscila entre los 24 y 36 °C, mientras que la salinidad varía entre los 29 a 35 ups. (Espinoza y López 2003). El clima que se presenta en la bahía es seco-cálido. La temperatura máxima varía de 25 a 38 °C y la mínima oscila entre 12 y 25 °C. La precipitación total anual es de 567.9 mm, los meses más lluviosos son julio y agosto con una media de 177.9 y 167.9 mm, respectivamente (CNA-Mochis 2005). La bahía de Topolobampo recibe efluentes urbanos e industriales generados en el mismo puerto (Green-Ruiz 2000).

El estudio se realizó en el estero El Bichi (Figura. 3), localizado en los 25° 32' 53" N y los 109° 05' 23" W. El área de estudio está bordeada por manglar, principalmente de la especie *Rhizophora mangle*, el cual funciona como estabilizador de la línea costera, y como protector contra huracanes, además de ofrecer resistencia a la erosión causada por el oleaje y por las corrientes de marea (Day et al., 1989).

ISLA VENADOS (Bahía de Mazatlán, Sinaloa)

El municipio de Mazatlán es el más importante del Sur de Sinaloa. La ciudad de Mazatlán se localiza en el Sureste del Golfo de California, en la costa del Pacífico en México.

La bahía de Mazatlán está localizada entre los 23° 10' y 23° 16' N y 106° 25' y 106° 29' W, incluye una línea costera de 17 kilómetros y presenta una área de 35 km² a lo largo de la plataforma continental. Los vientos predominantes son

del Noroeste en invierno y del Oeste al Suroeste en verano, con velocidades promedio entre 2.6 y 3.5 m/s (Wilson 2002). Los vientos del Suroeste, aunque menos frecuentes, son debidos principalmente a perturbaciones ciclónicas que se presentan en los meses de junio a septiembre (Montaño 1985). El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura media anual es de 24.9 °C, mientras que la más baja corresponde a marzo, con 16.8 °C. La mayor precipitación total anual es de 353.8 mm (CNA-MAZATLAN 2005).

En relación con las corrientes de la zona, los estudios oceanográficos realizados por Roden (1967) en Sinaloa y Nayarit, señalan la presencia de una corriente que entra al Golfo por la costa Este (parte continental) y sale por la costa Oeste (parte de la Península) en un giro contrario al de las manecillas del reloj. La corriente en las cercanías de Mazatlán, sigue hacia el Norte y es ampliamente modificada por los innumerables accidentes como islas, puntas, islotes, la costa y el fondo (Secretaría de Marina 1974).

La zona de estudio forma parte de los ecosistemas rocosos litorales adyacentes a la bahía de Mazatlán. Se localiza aproximadamente a 100 m de la costa Este de la franja de rocas de la Isla Venados (23° 14' 04" N y los 106° 27' 62" W). En esta área se presenta un ambiente de baja energía durante el invierno, debido a que el tren de olas incide en la costa oeste de las islas. Durante el verano, se presenta un ambiente de energía media al ser afectada por la difracción del oleaje proveniente del suroeste (Guido 1985). La profundidad mínima en la zona de muestreo es de 3 m y máxima de 5 m. A profundidades mayores a los 5 m no existen afloramientos rocosos (Carballo 2006, Carballo y Nava 2007).

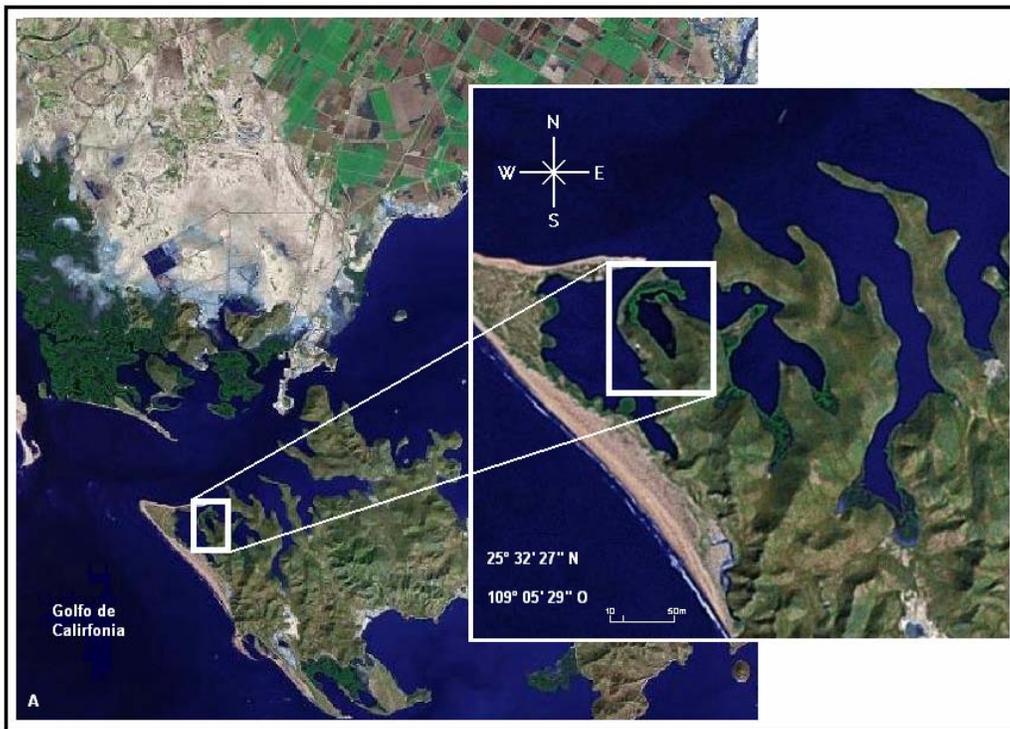


Figura 3. Área de estudio; A: Estero el Bichi (Bahía de Topolobampo), B: Isla Venados (Bahía Mazatlán).

7. MATERIAL Y MÉTODOS

7.1. Diseño experimental y estrategia de muestreo

En cada localidad (isla Venados y estero del Bichi) se seleccionaron tres zonas de muestreo ubicadas entre los 4 y 5 m de profundidad. Entre enero y marzo de 2006 se extrajeron 16 rocas de diferente tamaño (175.8 – 2176.3 cm²) de cada zona. Todas las rocas en ambas bahías fueron de origen sedimentario, y una vez obtenidas, se realizaron fotografías de la superficie superior e inferior de cada una de ellas. A partir de las mismas se procedió a obtener la densidad y la cobertura de las distintas especies (ver apartado 7.3.1.).

A partir de las fotografías también se calculó la superficie de cada roca en cm².

Una vez tomadas las fotos, se recolectaron ejemplares de organismos para posteriormente identificarlos en el Laboratorio de Ecología de Bentos. Las especies encontradas en el presente estudio se identificaron hasta el máximo nivel taxonómico posible (algunas se identificaron solo hasta género ya que no se contaba con la bibliografía especializada). Con la ayuda de la M.C Julia Ochoa Izaguirre (Facultad de Ciencias del Mar) se logró la clasificación y determinación de las especies de algas. Para la identificación de las esponjas se utilizó la literatura disponible en el laboratorio. Los briozoos fueron identificados por el Dr. C de La Cuadra (Universidad de Sevilla España).

7.2 Estimación de movimiento de las rocas y sedimentación-resuspensión

Debido a que el movimiento de las rocas constituye una forma de perturbación que afecta con diferente intensidad a las comunidades adheridas a las mismas, ya se trate de rocas pequeñas o grandes, o de la superficie superior o inferior de las mismas ([Death y Winterbourn 1994](#)), fue necesario recabar información sobre el movimiento de las rocas, así como de la tasa de sedimentación-resuspensión en el área de estudio. Esta información procede del Laboratorio de Ecología de Bentos del Instituto de Ciencias del Mar de Limnología

en Mazatlán, como parte de su rutina de adquisición de datos ambientales en la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

Para el estudio de la estabilidad del hábitat se recolectaron rocas de cada localidad, se dejaron secar al ambiente, y se limpiaron hasta la completa eliminación de la fauna y flora asociada. Posteriormente se midieron (largo, ancho y alto), se pesaron y se calculó su momento de inercia (inversamente relacionado con la capacidad de rodar de la roca) de la siguiente manera:

$$I^2 = W(L_1^2 + L_2^2)/12$$

Donde W es el peso de la roca, L_1 y L_2 son las dos medidas lineales más pequeñas (Lieberman et al., 1979).

Por último, se etiquetaron para su posterior reconocimiento. Al inicio del estudio, se depositaron 9 rocas de los diferentes tamaños en un punto de referencia cercano a cada estación de muestreo. Desde noviembre de 2004 a noviembre de 2005, se registró la distancia inicial y su ubicación exacta a partir del punto de referencia (Fig. 4) (Laboratorio de Ecología de Bentos).

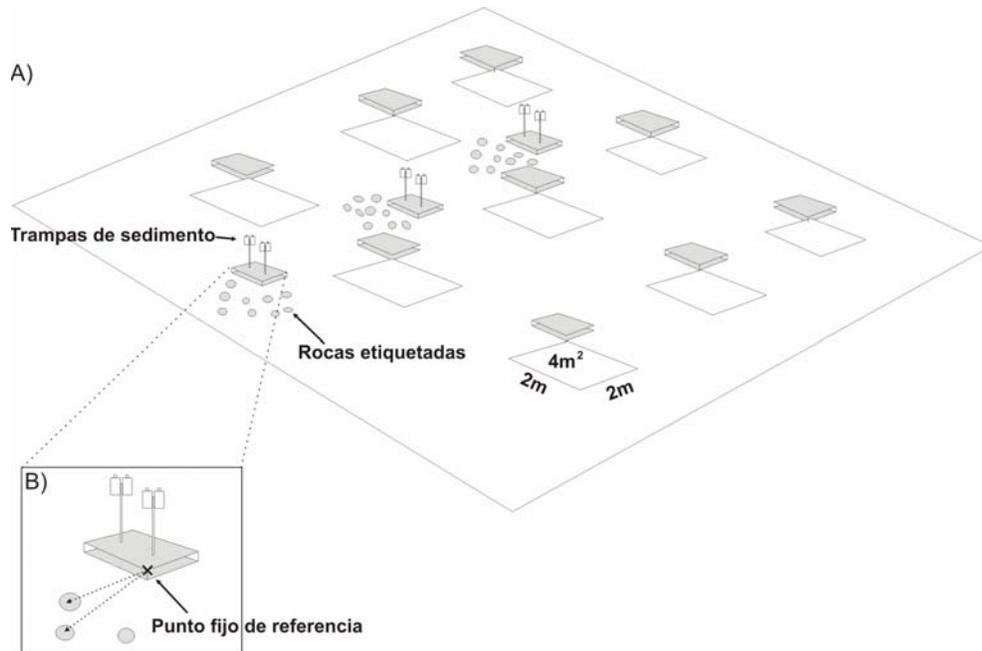


Figura 4. A: Ubicación de las rocas en cada estación de muestreo y en cada localidad para el estudio de la estabilidad del hábitat. B: La "X" indica el punto fijo a partir del cual se midió la distancia recorrida por las rocas.

Sedimentación-resuspensión

La deposición de sedimento, incluyendo el efecto de las partículas en suspensión es un factor que influye de gran manera en los ecosistemas costeros (McClanahan 1990; Muricy 1991; Santos 1993; Naranjo Carballo y García-Gómez 1996; Saiz-Salinas y Urkiaga-Alberdi 1999; Gibbs 2001; Carballo y Naranjo 2002), y es una de las causas más comunes de la degradación de los mismos (Moore 1977; Airoidi Fabiano y Cinelli 1996). Asimismo, la sedimentación es un factor ambiental determinante para la distribución de las comunidades de algas (Littler Martz y Littler 1983; Santos 1993) y comunidades bentónicas en general (Sainz Salinas y Isasi Urdangarin 1994; Newell Seiderer y Robinson 2001).

El cálculo de la sedimentación-resuspensión se realizó por medio de trampas de sedimento, las cuales consisten en una estructura con cuatro frascos de plástico con capacidad de 1 l, con una boca de 3 cm. de diámetro (Figura 9).

En cada estación se colocó una de estas estructuras en posición vertical y se calculó la cantidad (g) de sedimento que se deposita en el fondo por m^2 y día.

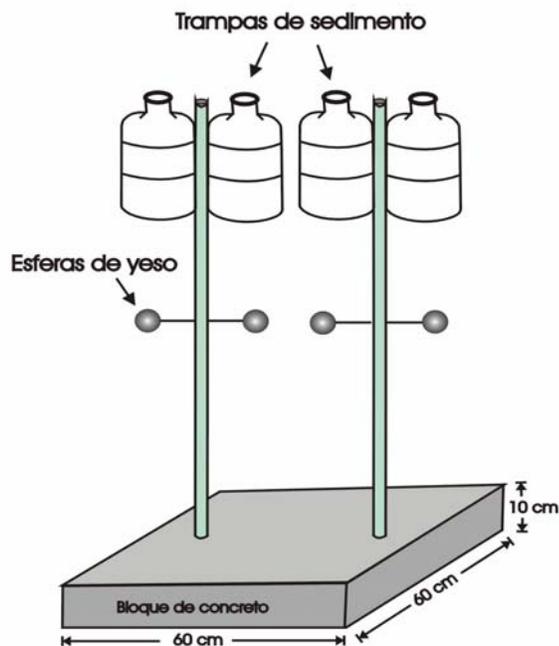


Figura 5. Estructura donde se colocan las esferas de yeso (movimiento del agua) y las trampas de sedimento (sedimentación-resuspensión).

7.3. ABUNDANCIA

7.3.1. Densidad y cobertura.

La densidad se obtuvo contabilizando todos los individuos presentes en los sustratos estudiados (solo en los casos en los cuales se pueden contar individuos claramente). Los resultados se expresaron como ind m⁻² por especie.

Para obtener la cobertura se tomaron fotografías de la parte superior e inferior de cada roca con una resolución de 7.2 megapíxeles, que posteriormente fueron procesadas con el programa Coralpoint (versión 3.0). Este programa permite obtener la cobertura de cada organismo delineando su contorno en la fotografía. Los resultados se expresan en cm⁻² por m² usando una escala que se pone en cada roca en el momento de hacer la foto.

7.4 ANALISIS DE LOS PATRONES DE ORGANIZACIÓN.

7.4.1. Diversidad

La medida más simple de la diversidad de una comunidad es el número de especies (Halffter 1992). Para medir la diversidad se utilizó el número de especies totales y el número de especies por metro cuadrado (Field et al., 1982, Warwick y Clarke 1991, Naranjo et al., 1996, Underwood y Chapman 1998).

7.4.2. Métodos multivariantes

7.4.2.1. Análisis de clasificación jerarquizada

La clasificación consiste en agrupar las muestras/estaciones/especies para visualizar las principales tendencias de agrupamiento entre las mismas. La matriz de similitud se calculó mediante el índice de Bray–Curtis (Bray y Curtis 1957), el cual no considera las dobles ausencias, y la matriz se generó a partir de los datos de abundancia media previa transformación por raíz cuarta (Warwick y Clarke 1991). Para la generación del dendrograma se empleó como algoritmo de agrupación la media ponderada de cada par de muestras (método UPGMA) (Sneath y Sokal 1973).

7.4.2.2. Análisis de ordenación NMDS (“non-metric multi-dimensional scaling”)

Una ordenación puede ser entendida como un mapa de las muestras/estaciones generalmente en dos o tres dimensiones, en donde la localización espacial de dichas muestras/estaciones refleja la similitud en la composición de su comunidad (Kruskal y Wish 1978). De esta forma, muestras/estaciones próximas en el diagrama tendrán comunidades semejantes, mientras que las más alejadas presentan pocas especies en común o con diferentes niveles de abundancia o biomasa (Clarke y Warwick 1994). El análisis se realizó a partir de la matriz de similitud previamente calculada para el análisis de clasificación. Para determinar el grado de significación de la representación de los datos se utilizó el valor de estrés de Kruskal (Clarke y Ainsworth 1993):

Estrés<0.05 da una representación excelente sin problemas de mala interpretación.

Estrés<0.1 corresponde a una buena ordenación sin riesgos de dibujar falsas inferencias.

Estrés<0.2 puede todavía mostrar una representación útil, aunque para los valores más altos de este rango hay un error potencial; no se debería mostrar mucha confianza en los detalles del gráfico.

Estrés>0.2 daría gráficas que serían muy peligrosas de interpretar. De hecho, con un estrés entre 0.35-0.40, las muestras se distribuyen al azar, mostrando poca relación con los rangos de similitud originales.

Este análisis permitió saber si hay algún patrón común en la estructura de la comunidad de la parte superior e inferior de las piedras, y entre las dos bahías.

7.5 AJUSTES A LOS MODELOS PROPUESTOS

La relación entre las variables abióticas y bióticas fue estudiada por medio de correlaciones de rango de Spearman. Se utilizaron técnicas de regresiones lineales (lineal) y no lineales (logarítmica, exponencial y potencial) y regresión polinomial cuadrática para probar la naturaleza de estas relaciones. Los modelos no lineales también incluyeron una función potencial y exponencial. Estos análisis se realizaron con el programa Statgraphics 2006.

8. RESULTADOS

8.1 Estimación de movimiento de las rocas

En la figura 6 se muestra la relación entre el momento de inercia y el movimiento de las rocas para ambas bahías. Se observa que en la bahía de Mazatlán, las rocas se desplazan en relación a su momento de inercia: las de menor momento de inercia se desplazan más que las de mayor momento. Sin embargo, en la bahía de Topolobampo no existe ninguna relación entre ambas variables, indicando que las piedras prácticamente no se han desplazado de su ubicación original.

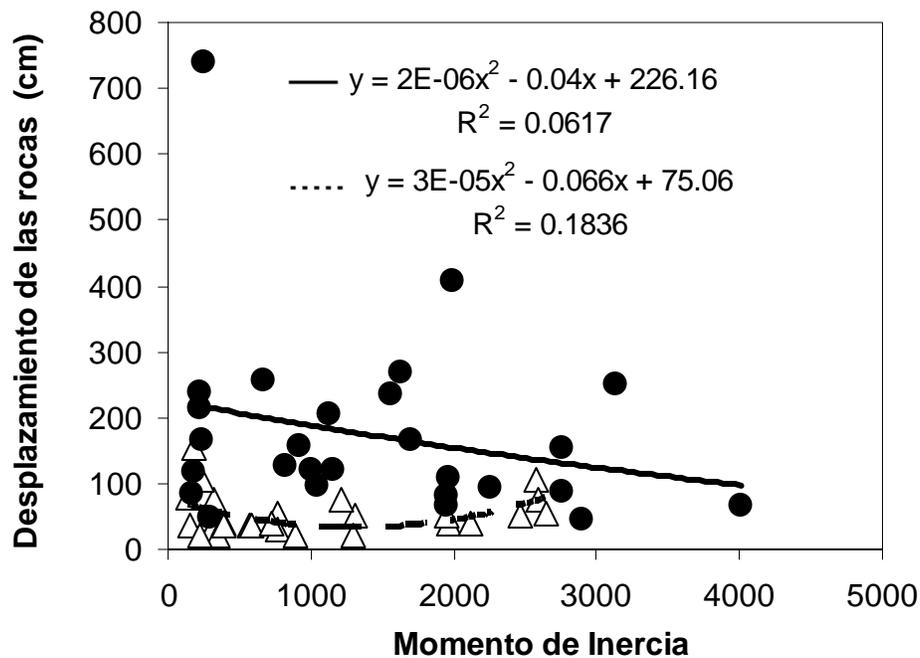


Figura 6. Relación entre el desplazamiento de las rocas y el momento de inercia en la bahía de Mazatlán y Topolobampo. Los círculos negros y la línea continua representan las piedras de la bahía de Mazatlán, mientras que los triángulos transparentes y la línea discontinua representan las rocas de la bahía de Topolobampo.

También se graficó la relación entre el movimiento de cada piedra, y la superficie de la misma, que es una medida relacionada directamente con su tamaño (Figura 7).

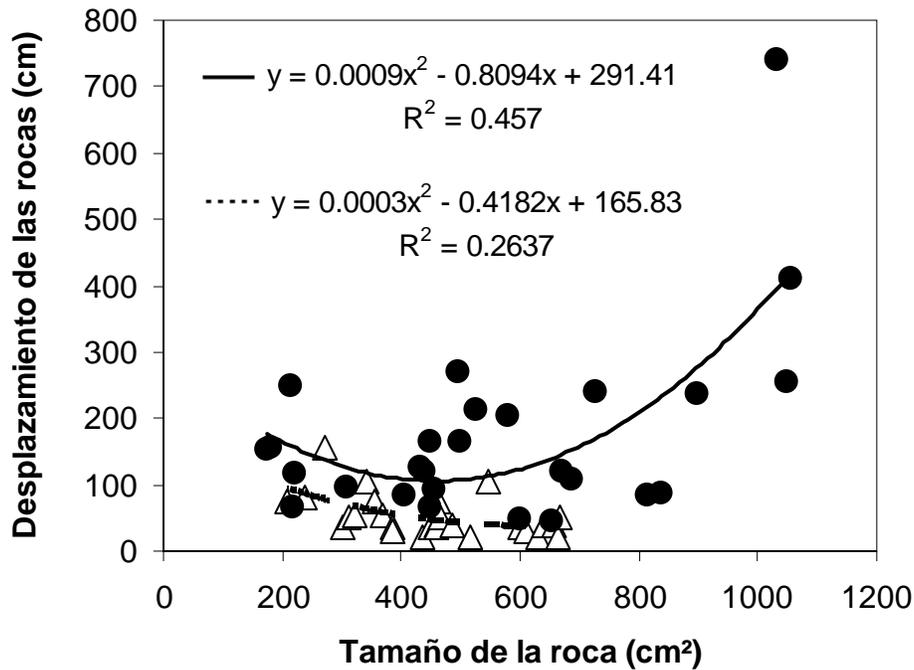


Figura 7. Relación entre el movimiento de las rocas y el tamaño de la roca en la bahía de Mazatlán y Topolobampo. Los círculos negros y la línea continua representan las piedras de la bahía de Mazatlán, mientras que los triángulos transparentes y la línea discontinua representan las rocas de la bahía de Topolobampo.

En la figura 8 se muestra el movimiento promedio de las rocas en cada uno de los 3 sitios y en las dos localidades de estudio, y en la figura 8 el promedio de los 3 sitios para las dos localidades. Debido a que la bahía de Mazatlán es una bahía abierta que está sometida periódicamente a momentos de fuerte oleaje, el movimiento de las rocas fue más intenso. En cambio, la bahía de Topolobampo es una bahía semicerrada protegida del viento y del oleaje, y las rocas no se desplazaron como en la bahía de Mazatlán.

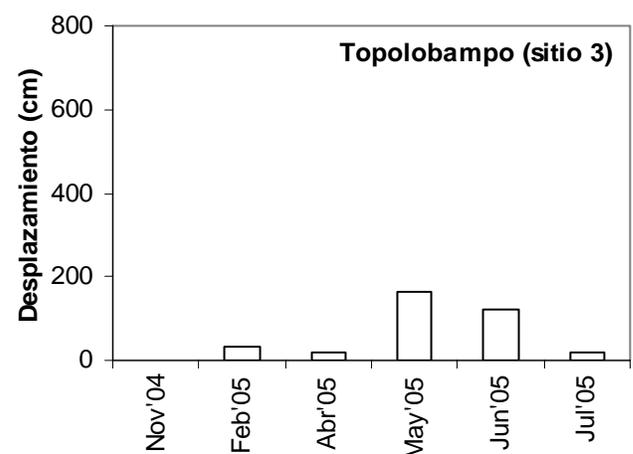
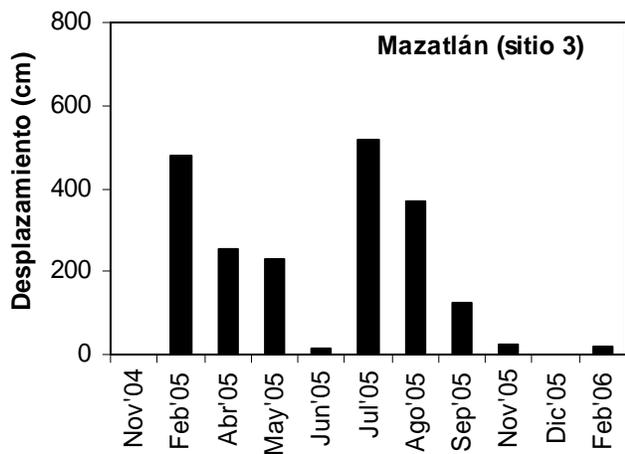
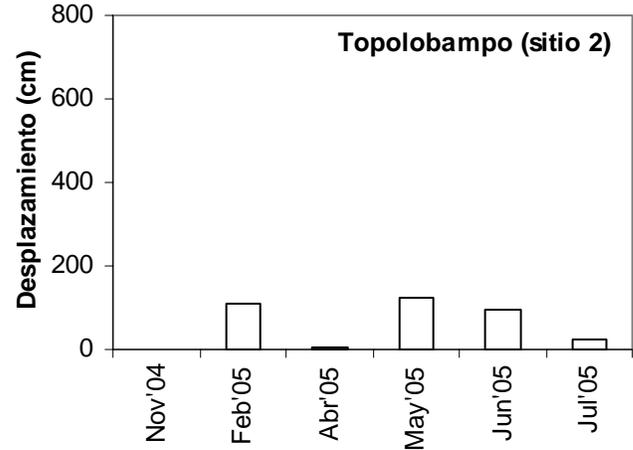
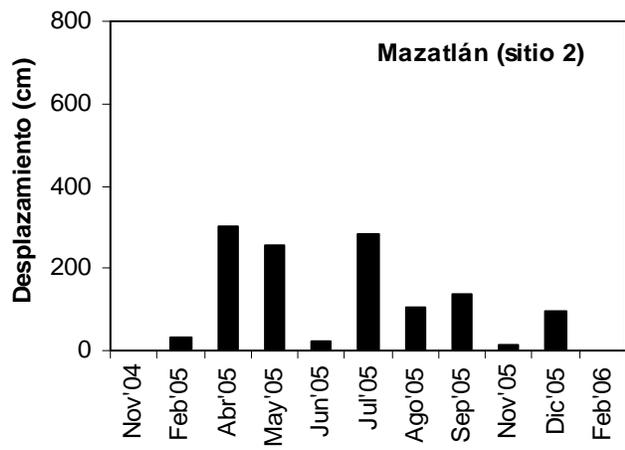
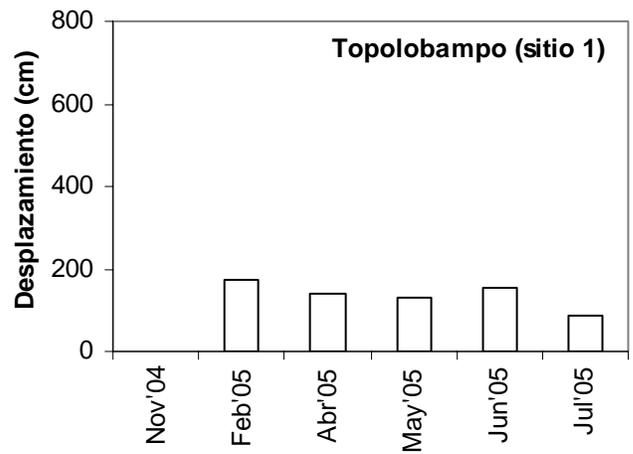
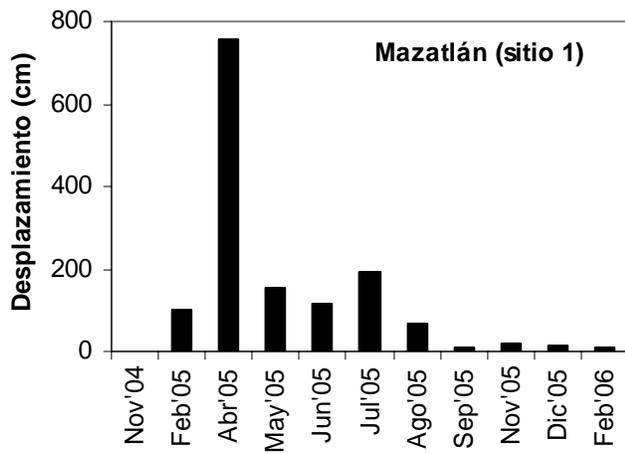


Figura 8. Desplazamiento de las rocas en cada uno de los sitios estudiados.

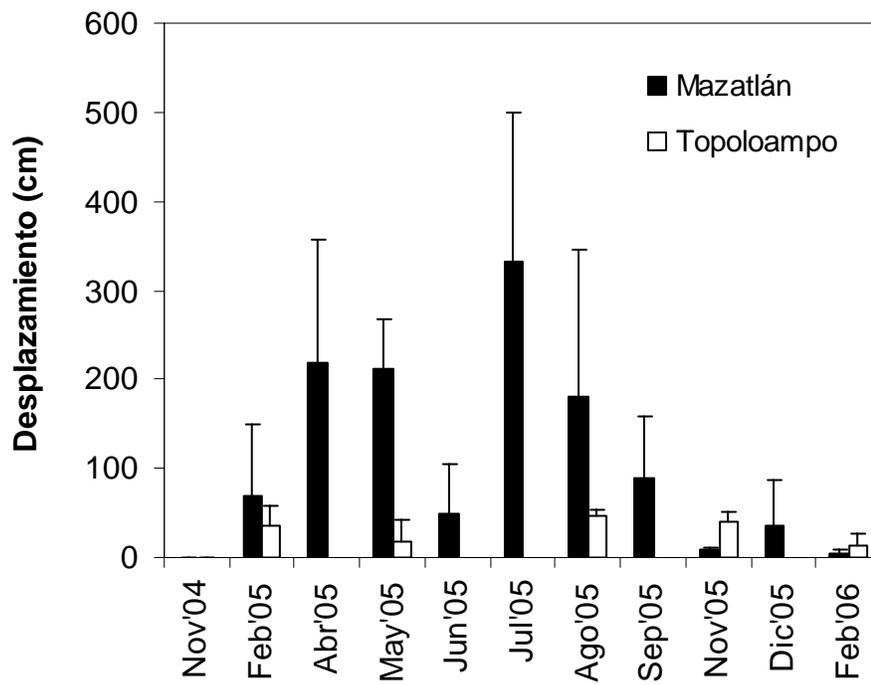


Figura 9. Comparación del desplazamiento promedio de las rocas de los sitios estudiados en la bahía de Mazatlán y Topoloampo. Las barras representan el error estándar.

8.2 Estimación de la sedimentación-resuspensión

Desde noviembre de 2004 a mayo de 2006 se registró la sedimentación-resuspensión para ambas bahías (Figura 10) (datos del Laboratorio de Ecología de Bentos). La sedimentación-resuspensión fue mayor en la bahía de Mazatlán, con un valor de 1.04 kg (m²/día), mientras que para la bahía de Topolobampo fue de 0.66 Kg (m²/día).

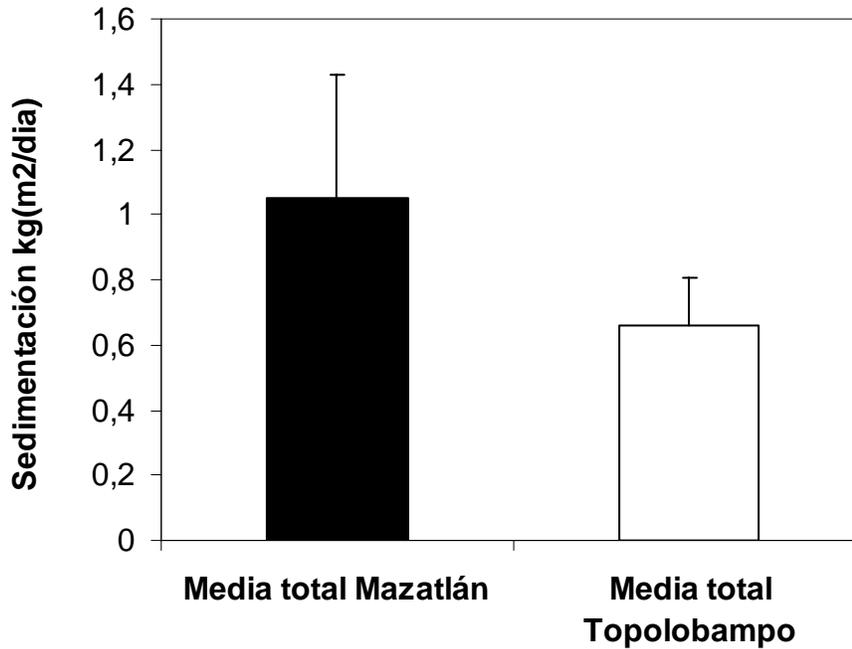


Figura 10. Promedio de la tasa de sedimentación-resuspensión en las 3 estaciones estudiadas para la bahía Mazatlán y en la bahía Topolobampo (datos del Laboratorio de Ecología de Bentos)

8.3. PARÁMETROS BIOLÓGICOS

8.3.1 Patrones de diversidad

Se registró un total de 93 especies, 29 fueron exclusivas de Mazatlán y 35 exclusivas en Topolobampo. De estas especies, 26 fueron algas, 29 esponjas, 7 briozoos, 12 moluscos, 10 tunicados de la familia Didemnidae, 4 hidrozooos, poliquetos y 2 corales (Figura 11; Anexo I).

Lo mas destacado fue que en la bahía de Topolobampo no hubo diferencias en el número total de especies entre la parte superior (45 especies) e inferior (47 especies) de las rocas, y por el contrario, en la bahía de Mazatlán si hubo (46 superior vs. 35 inferior).

Por otra parte, el número de especies por metro también varió en las rocas de bahía de Mazatlán (22 y 26 en la parte superior e inferior de las rocas, respectivamente), a diferencia de las de la bahía de Topolobampo, que presento el mismo número de especies tanto en la parte superior como inferior de las rocas (24 especies/m²).

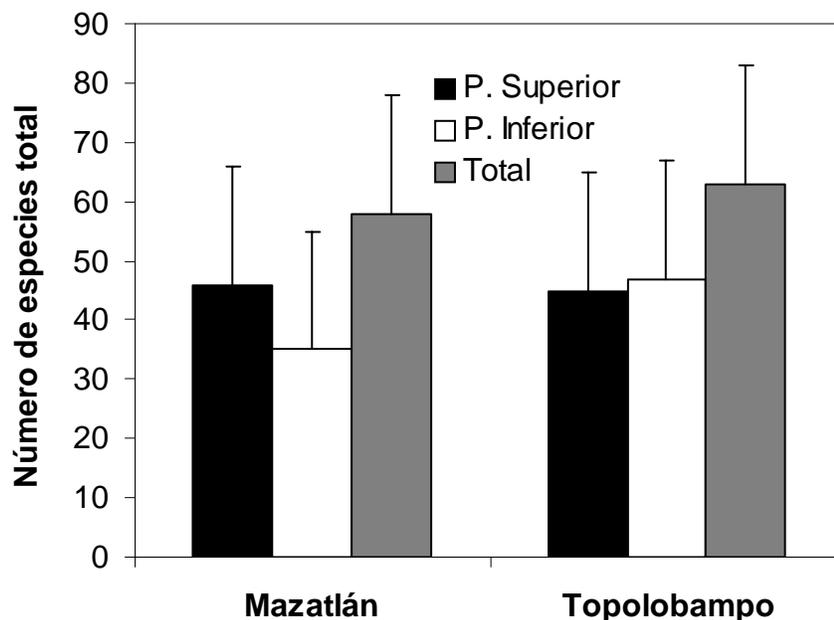


Figura 11. Número de especies totales en la parte superior e inferior de las rocas en Mazatlán y Topolobampo. Las barras de error indican el error estándar.

Tanto en la bahía de Mazatlán como en la de Topolobampo, las algas y las esponjas fueron los grupos más diversos en ambos lados de las rocas (Figura 12). El mayor número de especies de algas/m² se registró en la bahía de Mazatlán (6), mientras que para la bahía de Topolobampo fue de 5 especies/m² (Figura 12A). Con respecto al grupo de las esponjas, en la bahía de Mazatlán y Topolobampo el número de especies fue mayor en la parte inferior que en la parte superior de las rocas, con un valor de 4 y 3, 6 y 5 especies/m² respectivamente (Figura 12B).

Los briozoos fueron más diversos en la bahía de Mazatlán que en la de Topolobampo en ambas partes de las rocas (Figura 12C). En la bahía de Mazatlán los moluscos fueron un poco más diversos en la parte superior de las rocas (3 especies/m²) que en la parte inferior (2.5 especies/m²). En cuanto a la bahía de Topolobampo, el número de especies de moluscos/m² es mayor en la parte inferior que en la parte superior de las rocas, con un valor de 3 y 1.9 especies respectivamente (Figura 12D). Para el grupo de los tunicados, en la bahía de Mazatlán es mayor el número de especies/m² en la parte inferior que en la parte superior de las rocas, con un valor de 0.9 y 0.6 especies/m², respectivamente, mientras que en la bahía de Topolobampo el grupo de los tunicados, tanto en la parte superior e inferior de las rocas, presentan el mismo número de especies/m², con un valor de 0.6 especies/m² (Figura 12E).

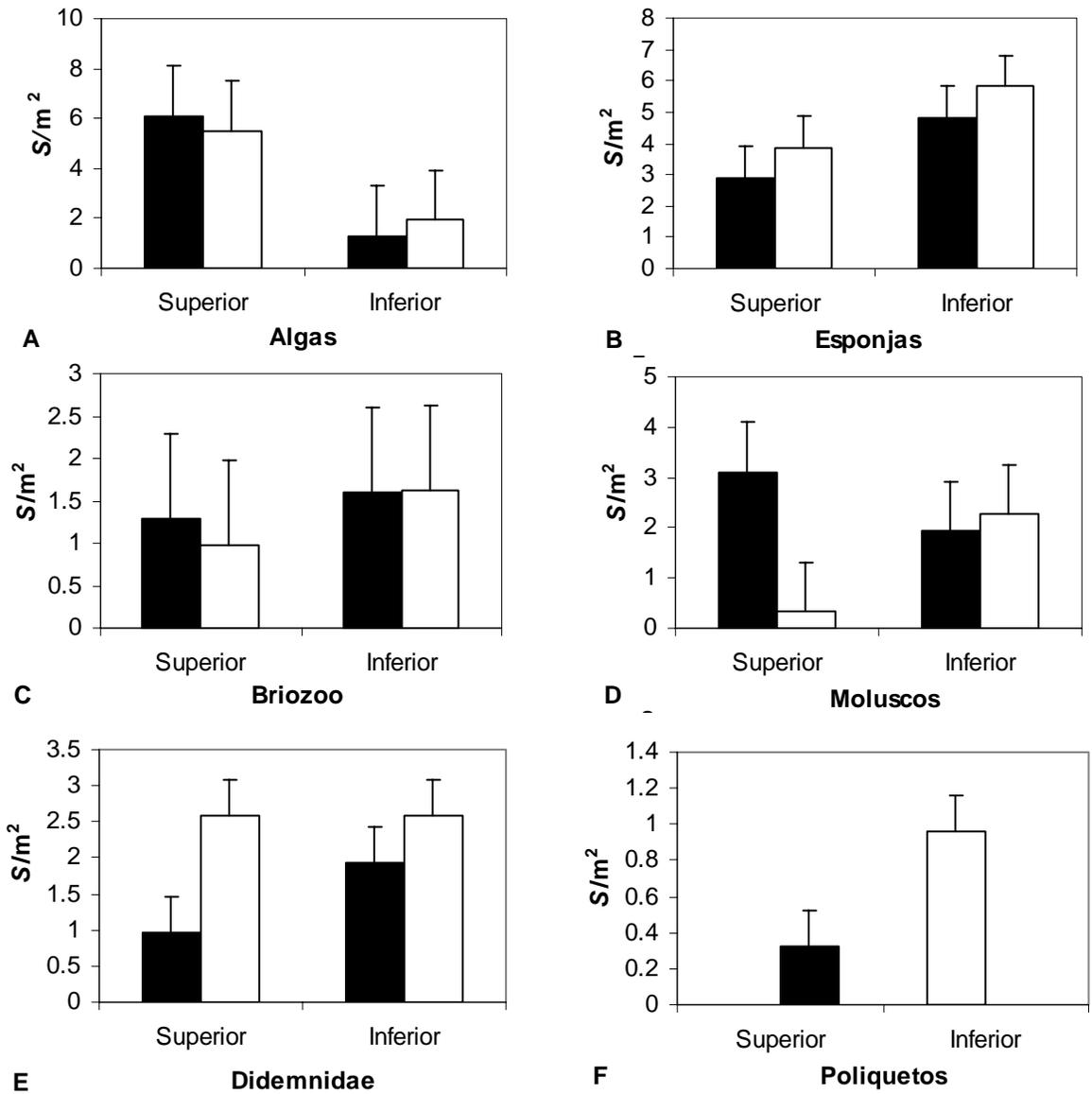


Figura 12. Variación del número de especies por metro cuadrado para los grupos taxonómicos principales, en la parte superior e inferior de las rocas en la bahía de Mazatlán (barras negras) y Topolobampo (barras blancas). S/m^2 = Número de especies/ m^2 . Las barras de error indican el error estándar.

En general la diversidad fue más alta en la bahía de Topolobampo. A partir del tamaño de piedra de 1000 cm² hay un mayor número de especies en las rocas de Topolobampo que en las de Mazatlán (Figura 13A, B). Sin embargo, la riqueza de especies en la parte inferior presentó una tendencia lineal, es decir, hubo un incremento en el número de especies conforme aumentó la superficie de la roca (Figura 13).

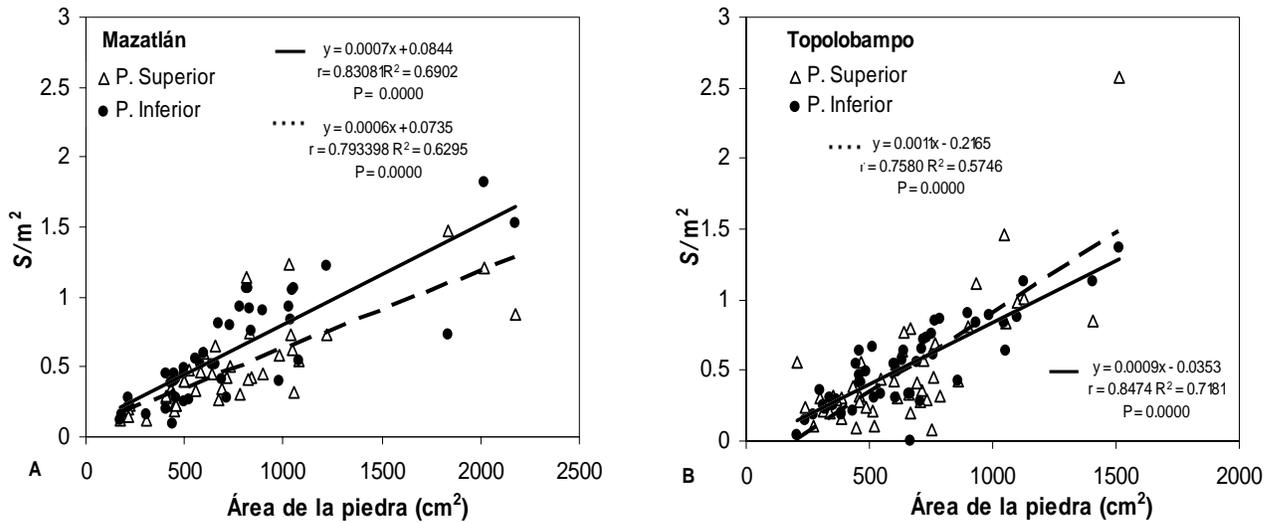


Figura 13A, B. Variación del número de especies/m² en relación con el incremento del área de las rocas (parte superior e inferior) en la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

8.4 Patrones de abundancia

Las algas, crustáceos, moluscos y las esponjas fueron los grupos más abundantes en ambos lados de las rocas en ambas bahías (Tabla 1). Las algas más abundantes en la bahía de Mazatlán fueron *Botryocladia uvaroides* (5410.1 cm²/m²), *Jania sp* (1592.7 cm²/m²), *Glacilaria sp* (1346.1 cm²/m²) y *Amphiroa sp.* (428.2 cm²/m²), mientras que en la bahía de Topolobampo fueron *Polysiphonia sp* (7598.2 cm²/m²), *Caulerpa sertulanoidea* (5427.8 cm²/m²), *Glacilaria textoria* (1734.8 cm²/m²), *Padina sp* (849.5 cm²/m²), *Hypnea valentiae* (709.3 cm²/m²) y *Codium amplivesiculatum* (423 cm²/m²) (Anexo 1).

La abundancia de los crustáceos, fue mayor en la parte inferior que en la parte superior de las rocas en ambas bahías, con un valor de 196.8 y 47.6 cm²/m² y 10,806.6 y 0 cm²/m² respectivamente para Mazatlán y Topolobampo.

Los moluscos presentaron una mayor abundancia en la bahía de Mazatlán que en la bahía de Topolobampo en ambas partes de las rocas. En la bahía de Mazatlán, fue mas abundante en la parte superior de las rocas con un valor de 5975.03 cm²/m², mientras que en la parte inferior de las rocas fue 1234.61 cm²/m². En Topolobampo, fue mayor en la parte inferior que en la parte superior de las rocas, con un valor de 95.65 y 4 cm²/m² respectivamente.

La abundancia de las esponjas fue mayor en la parte inferior que en la parte superior de las rocas en ambas bahías, con un valor de 807 y 402.9 cm²/m² y 1244.3 y 492.72 cm²/m² respectivamente para Mazatlán y Topolobampo. Las especies más abundantes en Mazatlán fueron *Callispongia californiana*, *Mycale magnirhaphidifera* y *Microciona sp*, mientras que en la bahía de Topolobampo fueron *Suberites aurantiaca*, *Haliclona sp1*, *Mycale contanerii* y *Mycale magnirhaphidifera*.

Tabla 1. Valores de cobertura promedio total (cm²/m²) de cada grupo de organismos en cada parte de la roca de cada localidad.

	Parte superior de las rocas		Parte inferior de las rocas	
	Mazatlán (cm ² /m ²)	Topolobampo (cm ² /m ²)	Mazatlán (cm ² /m ²)	Topolobampo (cm ² /m ²)
Algas	10716.20	17133	109.55	158.15
Hidrozoos	17.54	32.25	0	488.58
Briozoos	8800.58	85.75	331.20	1405.60
Moluscos	5975.03	4	1234.61	95.65
Crustáceo	47.67	0	196.89	10806.62
Polychaeta	0	49.9485	408.62	0
Didemnidos	26.39	367.3	2186.14	6953.38
Antozoos	0.65	157.16	9.94	463.07
Ascidacea	16.31	61.82	0	247.57
Porifera	402.72	492.72	807.68	1244.34

En cuanto a las esponjas, unos de los resultados más destacados es que *Microciona sp*, *Mycale cecilia*, *Mycale magnirhaphidifera*, *Myxilla incrustans*, *Suberites aurantica* y *Haliclona sp.5* presentaron una mayor cobertura en la parte superior de las rocas en la bahía de Topolobampo en comparación con las de la bahía de Mazatlán (Figura 14)

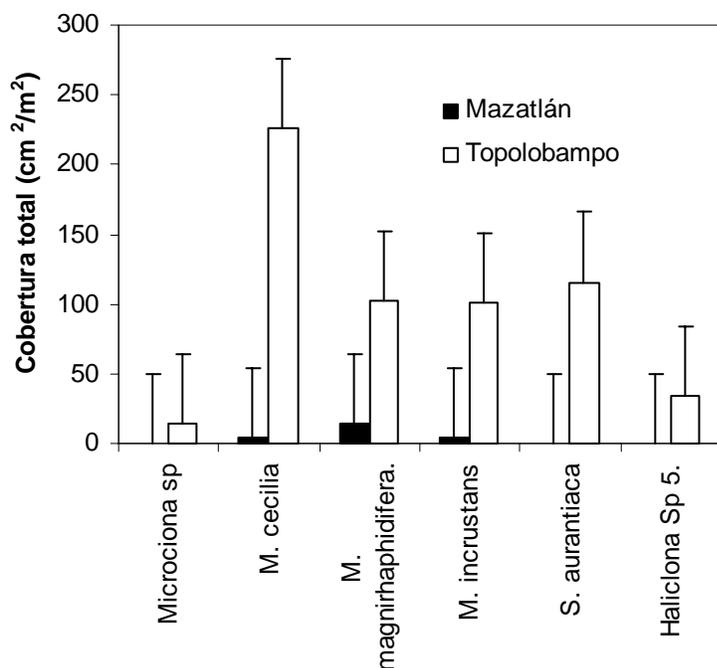


Figura 14. Cobertura total de las especies de esponjas en la parte superior de las rocas en la bahía de Mazatlán y Topolobampo. Las barras de error indican el error estándar.

En cambio, en la parte inferior de las rocas de la bahía de Mazatlán algunas especies de esponjas *Microciona* sp, *C. californiana*, *Mycale magnirhaphidifera* y *Halichondria* sp.2 presentaron una mayor cobertura en comparación con la parte inferior de las rocas de la bahía de Topolobampo. Sin embargo, *Mycale cecilia*, *Mycale contanerii*, *Suberites aurantiaca*, *Haliclona* sp.5 y *Mycale parishi* presentaron una mayor cobertura en la parte inferior de las rocas en la bahía de Topolobampo (Figura 15).

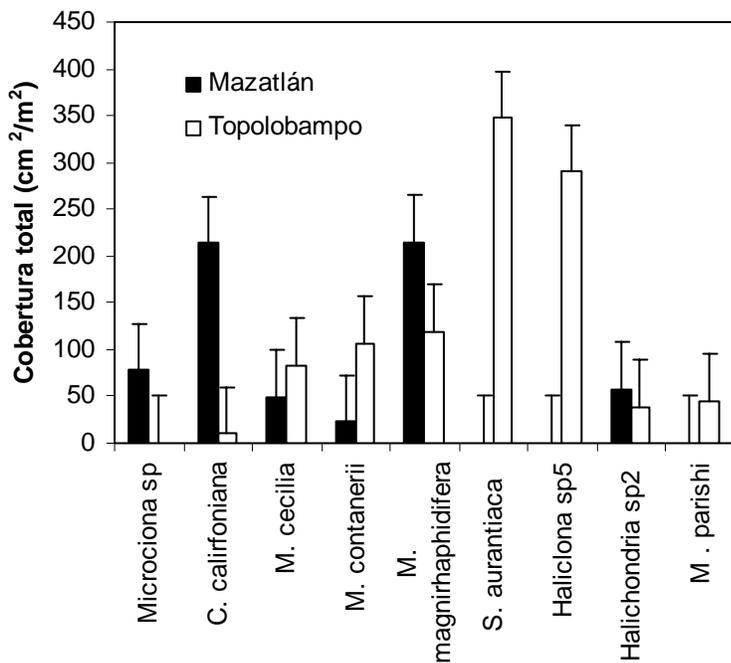


Figura 15. Cobertura total de las especies de esponjas en la parte inferior de las rocas en la bahía de Mazatlán y Topolobampo. Las barras de error indican el error estándar.

En cuanto a la variación de la cobertura con respecto al tamaño de roca en ambas bahías, la cobertura se incrementó de forma lineal conforme se incrementó la superficie de la roca (Figura 16). La mayor cobertura en la parte superior de las rocas en ambas bahías la presentaron las algas. En la parte inferior fueron los tunicados en Mazatlán y los moluscos en Topolobampo (Figura 17).

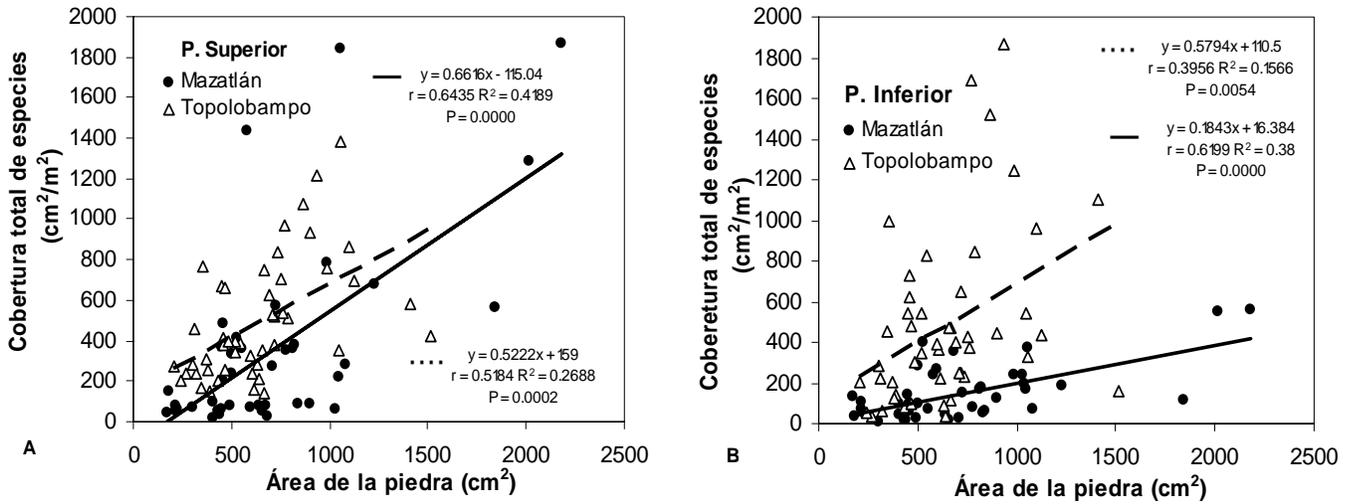


Figura 16. Variación de la cobertura cm^2/m^2 en relación con el incremento del área de las rocas (parte superior e inferior) en la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

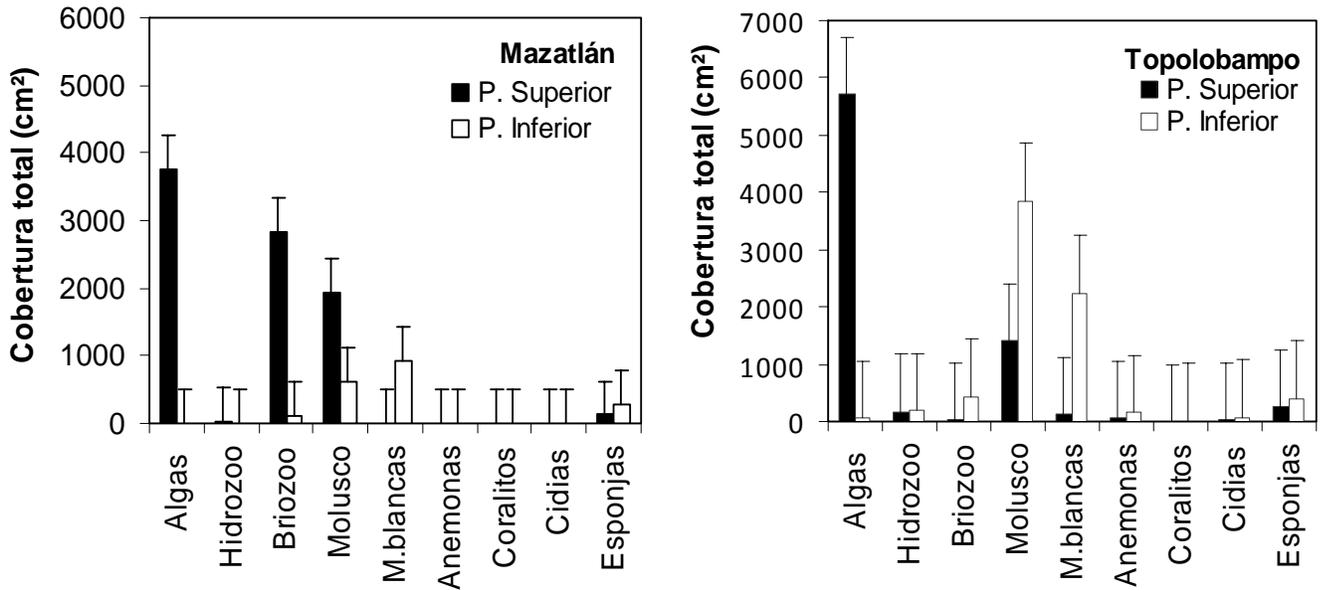


Figura 17. Variación de cobertura de algas e invertebrados (cm^2/m^2) en la parte superior e inferior de las rocas en Mazatlán y Topolobampo. Las barras de error indican el error estándar.

En cuanto a las esponjas, unos de los resultados más destacados es que *Microciona sp*, *Mycale cecilia*, *Mycale magnirhaphidifera*, *Myxilla incrustans*, *Suberites aurantica* y *Haliclona sp.5* presentaron una mayor cobertura en la parte superior de las rocas en la bahía de Topolobampo en comparación con las de la bahía de Mazatlán (Figura 18).

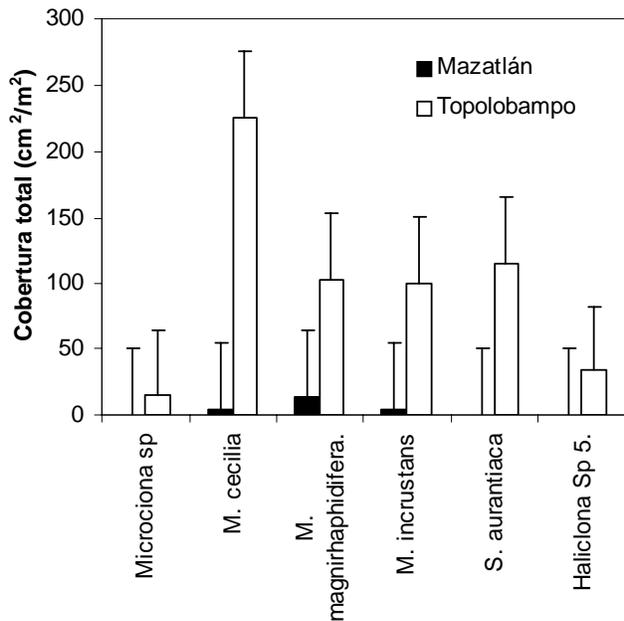


Figura 18. Cobertura total de las especies de esponjas en la parte superior de las rocas en la bahía de Mazatlán y Topolobampo. Las barras de error indican el error estándar.

En cambio, en la parte inferior de las rocas de la bahía de Mazatlán las esponjas *Microciona sp*, *C. californiana*, *Mycale magnirhaphidifera* y *Halichondria sp.2* presentaron mayor cobertura en comparación con la parte inferior de las rocas de la bahía de Topolobampo. Sin embargo, *Mycale cecilia*, *Mycale contanerii*, *Suberites aurantiaca*, *Haliclona sp.5* y *Mycale parishi* presentaron una mayor cobertura en la parte inferior de las rocas en la bahía de Topolobampo (Figura 19).

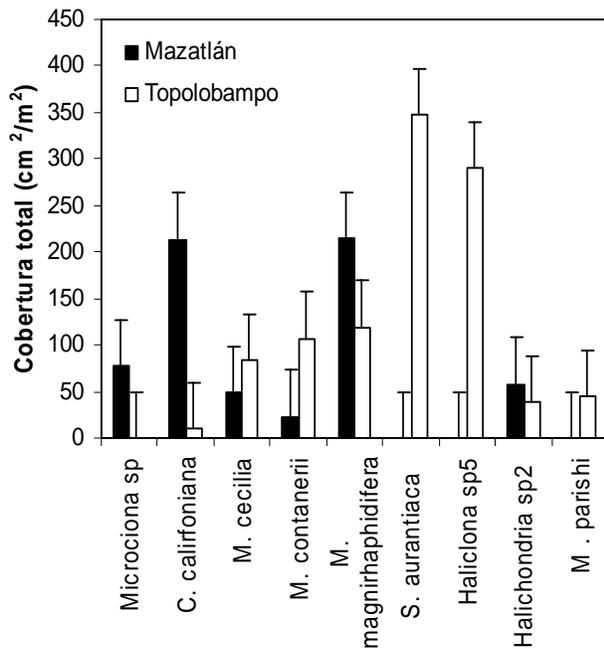


Figura 19. Cobertura total de especies de esponjas en la parte inferior de las rocas en la bahía de Mazatlán y Topolobampo. La barra de error indica el error estándar.

En la bahía de Mazatlán, al igual que la bahía de Topolobampo, la variación de la cobertura de algas por metro cuadrado en la parte superior e inferior de las rocas sigue el patrón de área especie. La línea de tendencia que representa la bahía de Topolobampo tiene un cruzamiento con la línea de tendencia de Mazatlán en un área de roca de 1224 cm². Este cruzamiento se debe a que la especie de *Polysiphonia* sp llega a dominar plenamente la parte superior de las rocas de la bahía de Topolobampo, mientras que en la bahía de Mazatlán, la cobertura de algas aumenta conforme incrementa el área de las rocas (Figura 20).

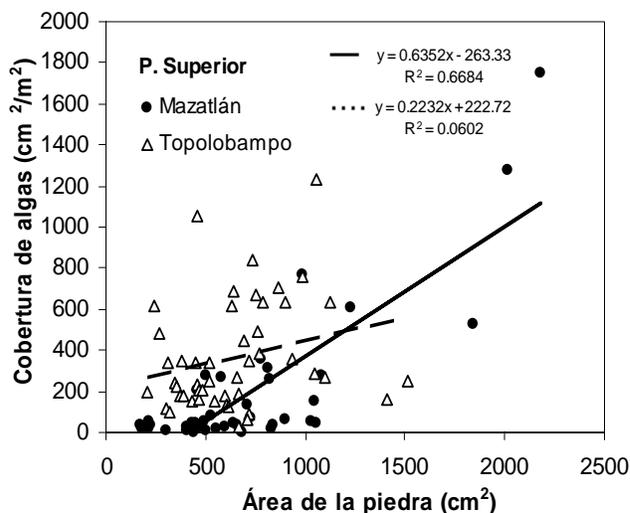


Figura 20. Variación de la cobertura de algas por metro cuadrado en relación con el incremento del área de las rocas (parte superior) en la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

Al igual que la cobertura de algas por metro cuadrado, la cobertura de esponjas y de los briozoos siguió el mismo patrón, extendiéndose de una forma lineal conforme incrementa la superficie de la roca (Figura 21y 22).

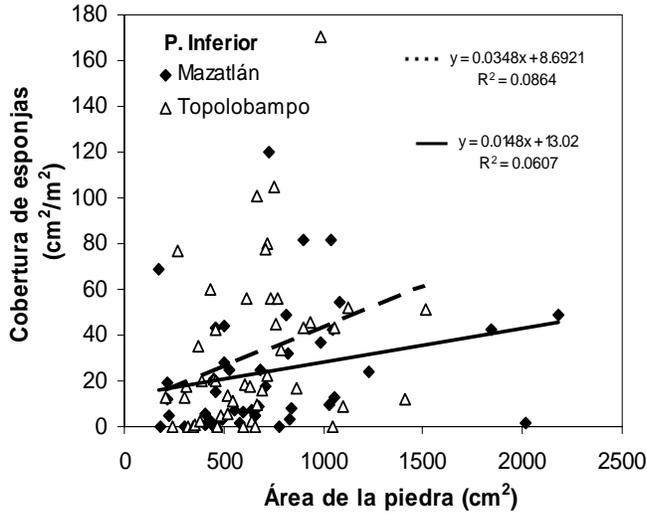


Figura 21. Variación de cobertura de esponjas por metro cuadrado en relación con el incremento del área de las rocas (parte superior) en la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

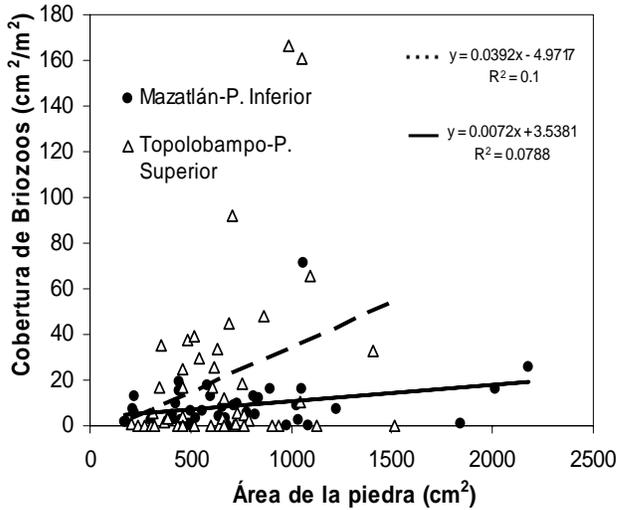


Figura 22. Variación de cobertura de briozoos por metro cuadrado en relación con el incremento del área de las rocas (parte inferior) en la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

8.5 Estructura de la comunidad a escala local

8.5.1. Bahía de Mazatlán

En la figura 23 se presenta el dendrograma generado con los datos de cobertura, el cual permitió visualizar dos agrupamientos principales: el grupo A, que asoció la comunidad asentada principalmente en la parte inferior de las rocas, y el grupo B, constituido por la comunidad asentada en la parte superior de las rocas. Esto indica claramente que existe una separación entre las comunidades asentadas en la parte superior e inferior de las rocas para la bahía de Mazatlán.

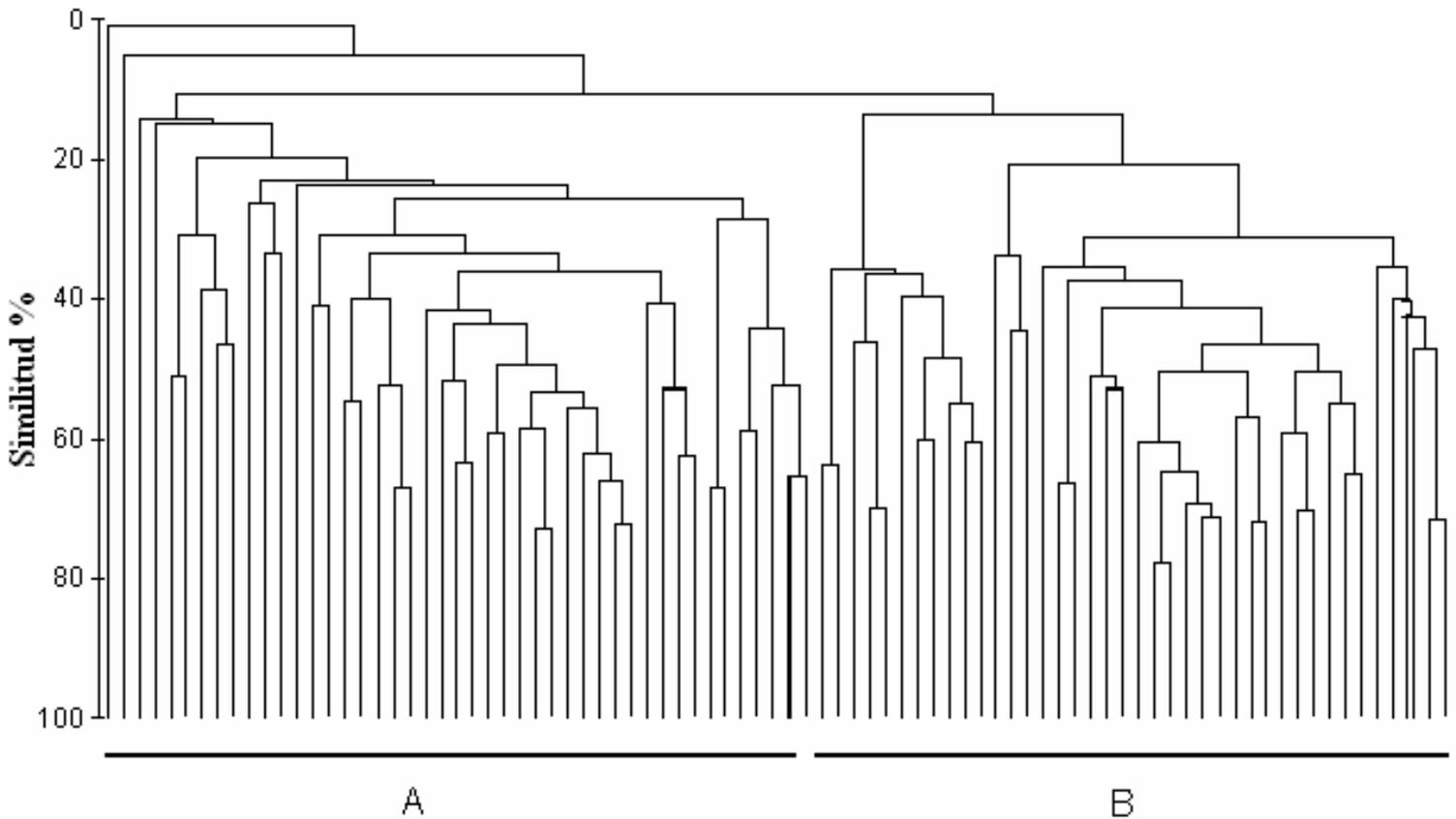


Figura 23. Análisis de clasificación de las comunidades asentadas en las rocas de la bahía de Mazatlán basado en la cobertura (cm^2/m^2) de las especies. El eje Y muestra el porcentaje de similitud (%).

Lo más destacable del análisis de ordenación fue que, a pesar de que el estrés obtenido fue alto (0.19), la representación gráfica permitió ver claramente cómo las comunidades de la parte superior e inferior de las rocas son completamente diferentes, y se encuentran separadas espacialmente en la imagen: a la derecha se observan las muestras procedentes de la parte inferior de las rocas (IM), y a la izquierda las procedentes de la parte superior de las mismas (SM).

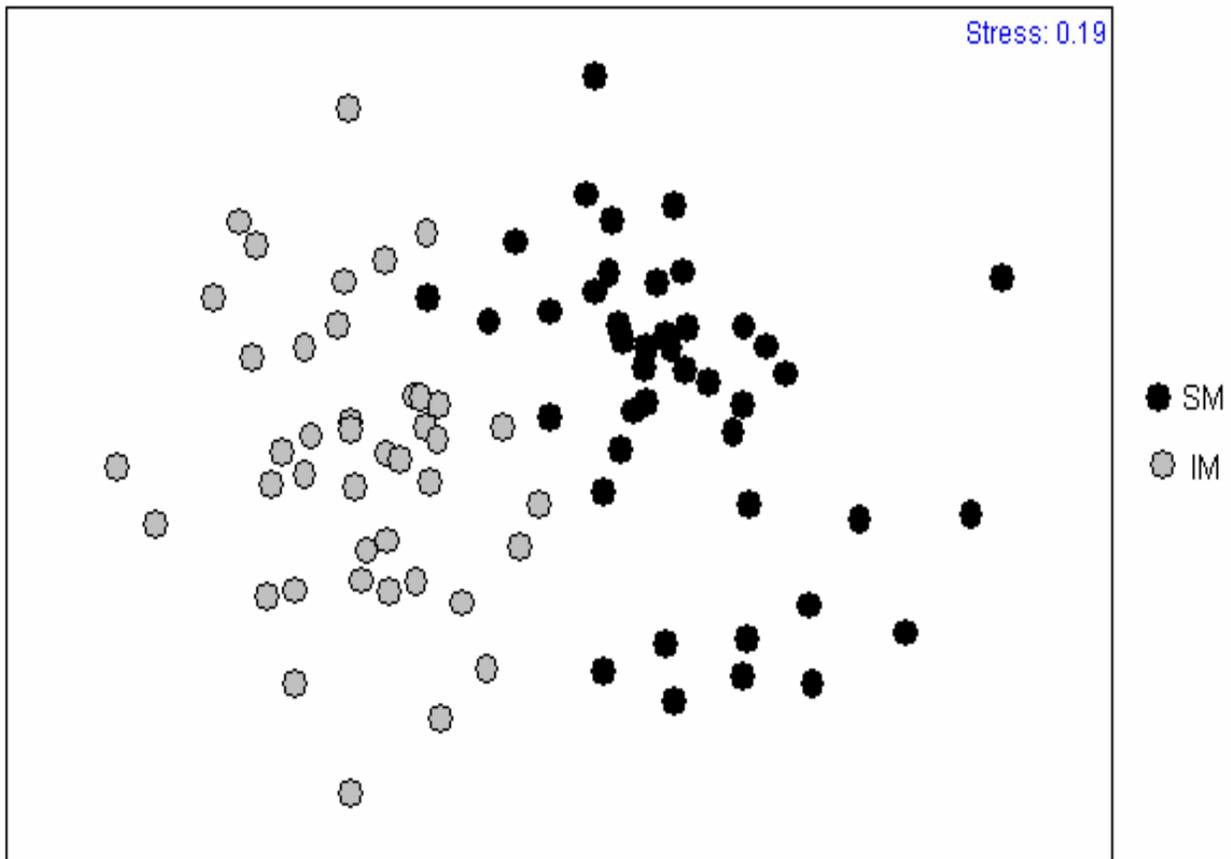


Figura 24. Análisis de ordenación MDS de las comunidades asentadas en las rocas de la bahía de Mazatlán. En la esquina superior derecha se muestra el valor de estrés.

8.5.2. Bahía de Topolobampo

Al igual que en la bahía de Mazatlán, el dendrograma permitió visualizar dos agrupamientos principales de las comunidades asociadas al sustrato rocoso de la bahía de Topolobampo. El grupo A, formado por la parte inferior de las rocas de la bahía de Topolobampo y el grupo B, formado por la parte superior de las rocas. Este resultado indicó que existe una separación entre las comunidades asentadas en la parte superior e inferior de las rocas para la bahía de Topolobampo (Figura 25).

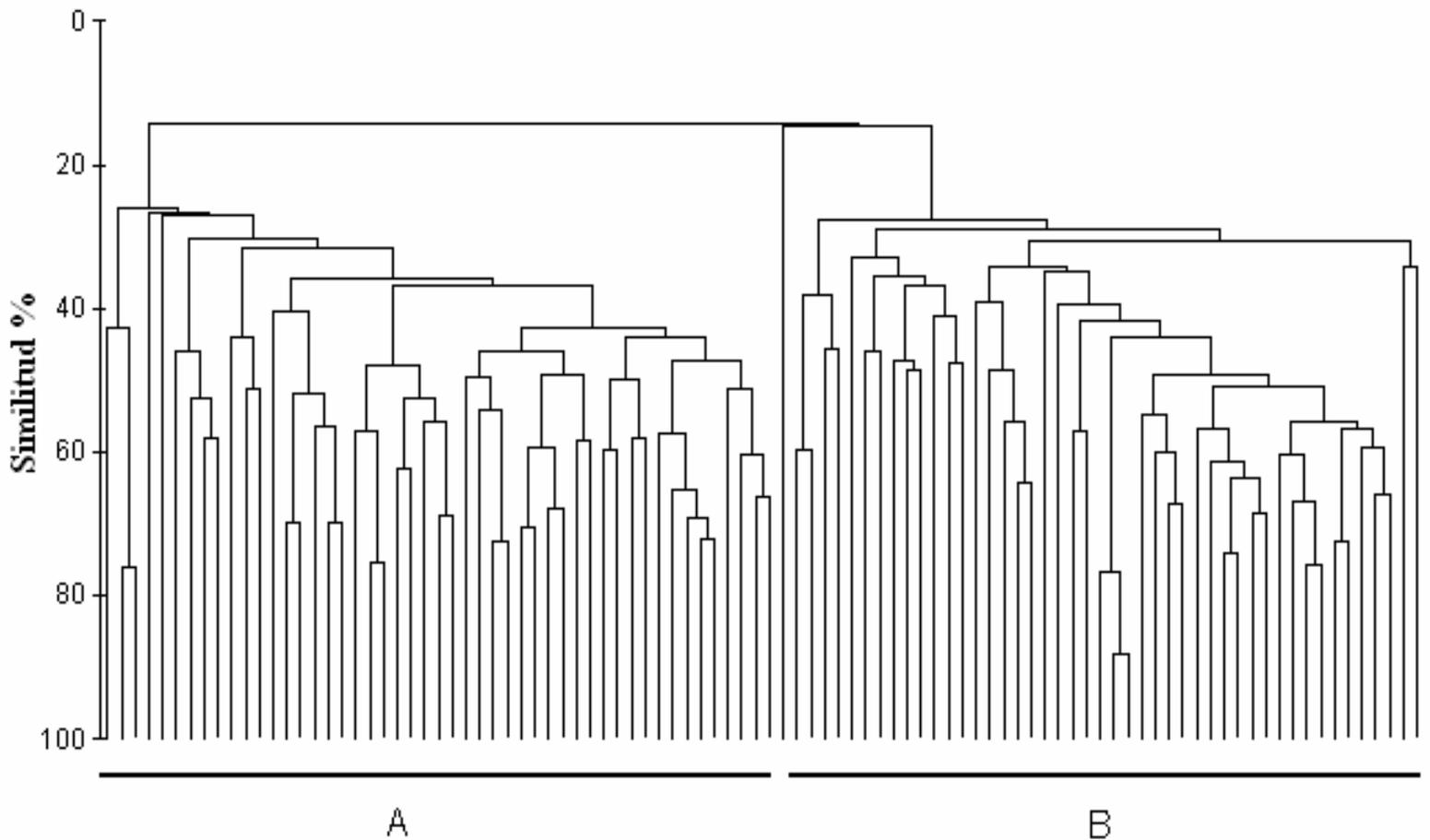


Figura 25. Análisis de clasificación de las comunidades asentadas en las rocas de la bahía de Topolobampo basado en la cobertura (cm^2/m^2) de las especies. El eje Y muestra el porcentaje en similitud (%).

En el análisis de ordenación se observó, claramente, la separación de las comunidades de las rocas (parte superior e inferior), al igual que en la bahía de Mazatlán (Figura 26).

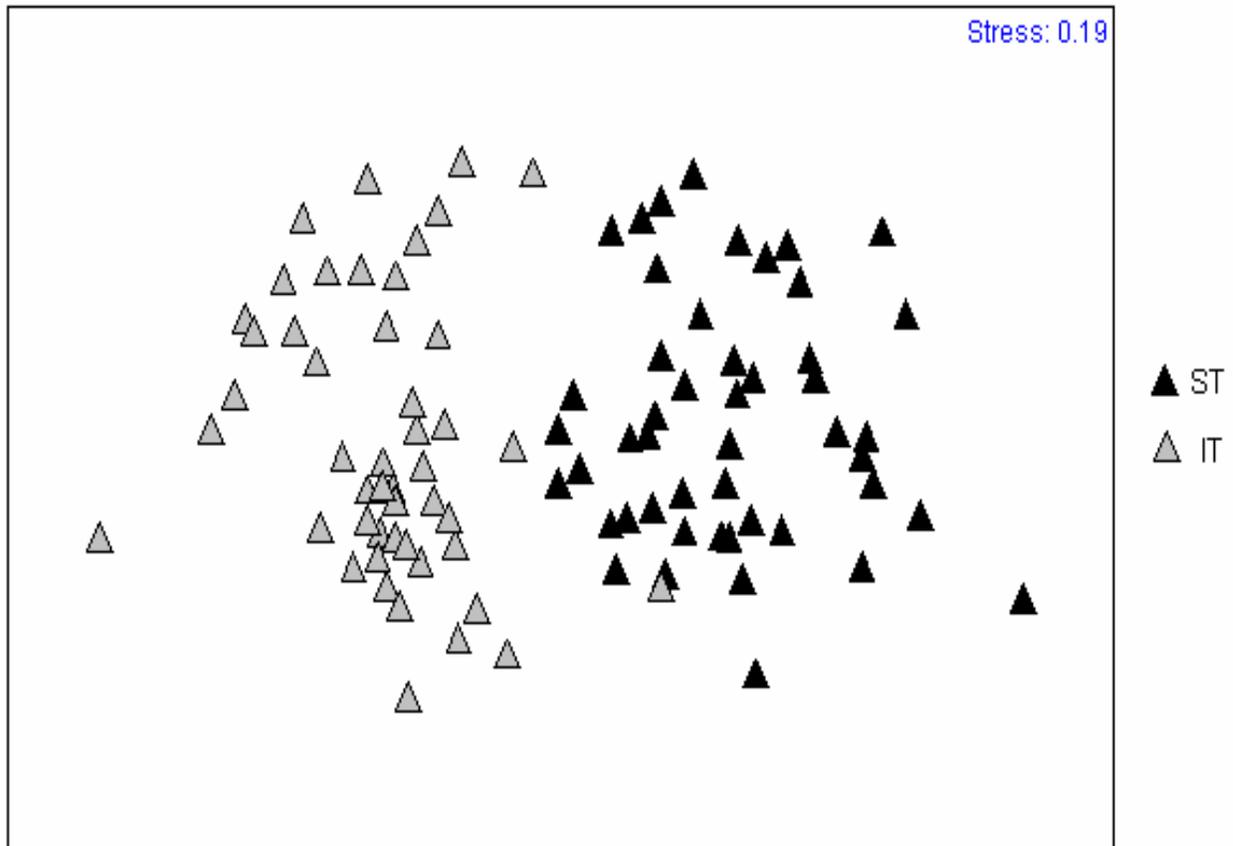


Figura 26. Análisis de ordenación MDS de las comunidades asentadas en las rocas de la bahía de Topolobampo. En la esquina superior derecha se muestra el valor de estrés. Las letras ST indican la parte superior de las rocas, e IT indican la parte inferior de las rocas para la bahía de Topolobampo.

8.6 Estructura de la comunidad a escala regional

Para determinar la estructura de la comunidad a escala regional se elaboró un dendrograma con los datos de forma conjunta (las dos bahías) (Figura 27). En este, se observaron cuatro agrupamientos principales; el grupo A, que se correspondió con las partes inferior de las rocas de la bahía de Mazatlán, y el grupo B (bahía de Topolobampo) formado principalmente por las partes inferiores de las rocas, indicando una gran similitud en las comunidades asentadas en este hábitat. El grupo D, está formado mayoritariamente por las muestras procedentes de la parte superior de las piedras de la bahía de Topolobampo, y el grupo C, por las de la bahía de Mazatlán (parte superior), indicando a diferencia del caso anterior, que las comunidades asentadas en la parte superior de este tipo de sustrato son muy diferentes en las dos bahías.

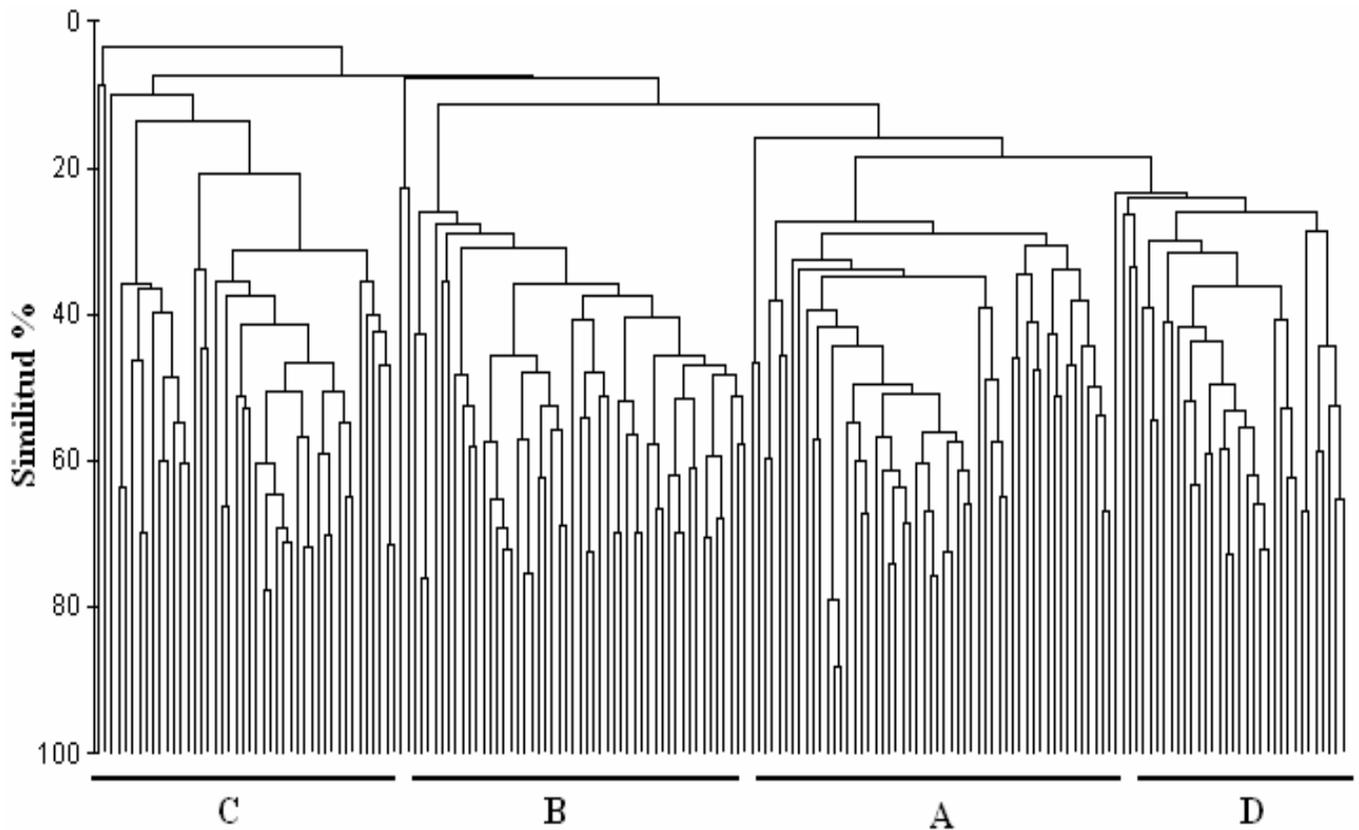


Figura 27. Análisis de clasificación de las comunidades asentadas en las rocas de las bahías de Mazatlán y Topolobampo basado en la cobertura (cm^2/m^2) de las especies. El eje Y muestra el porcentaje de similitud (%).

El análisis de ordenación permitió profundizar en el patrón de las comunidades para la bahía de Mazatlán y Topolobampo, confirmando claramente que las comunidades de la parte superior de las rocas en ambas bahías son totalmente diferentes. Sin embargo, las comunidades de la parte inferior de las rocas en ambas bahías son parecidas (Figura 28). El estrés obtenido (0.18) cercano al 0.2 indicando que todavía se puede mostrar una representación útil.

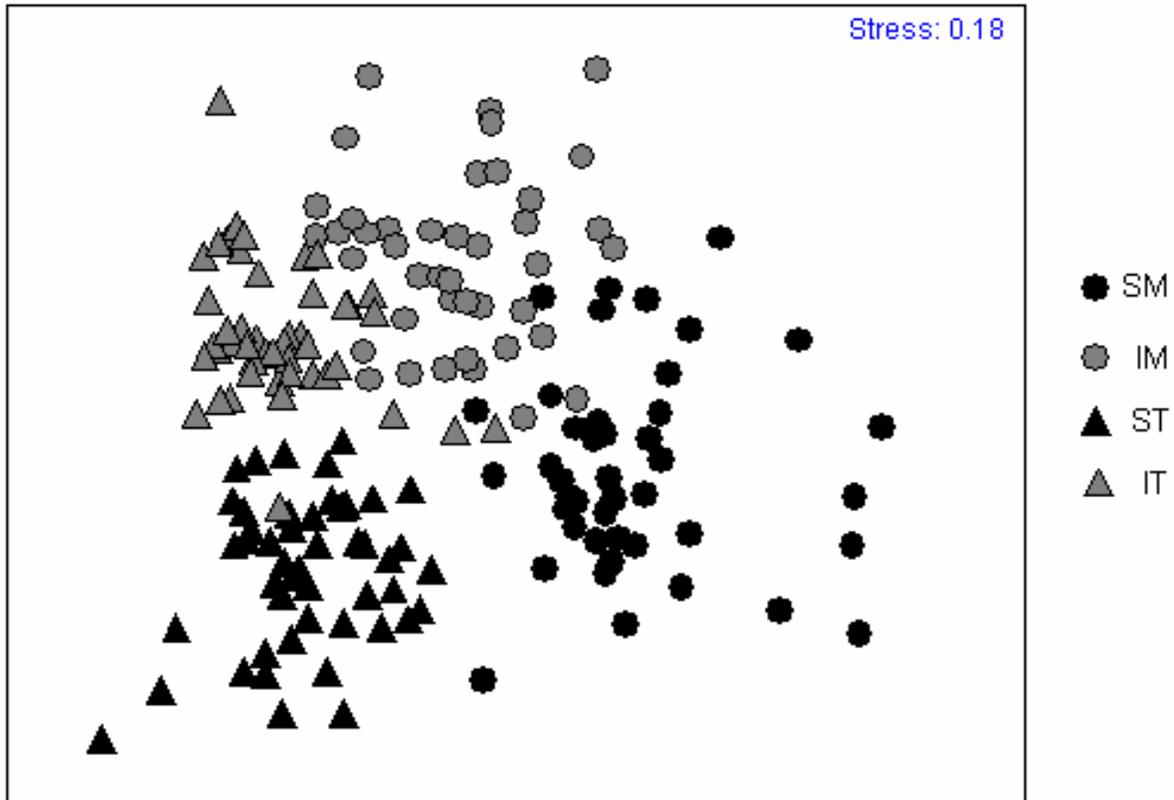


Figura 28. Análisis de ordenación MDS de las comunidades asentadas en las rocas de la bahía Mazatlán y Topolobampo. En la esquina superior derecha se muestra el estrés. La letra S indica la parte superior de las rocas. La letra I indica la parte inferior de las rocas. La letra M indica Mazatlán) y la letra T Topolobampo).

8.7 Ajuste a modelos

La comparación de pendientes no mostró diferencias significativas entre la parte superior e inferior en Mazatlán ($F= 2.35$, $p= 0.1289$); parte superior vs. inferior en Topolobampo ($F= 2.45$, $p= 0.1208$) y parte superior Mazatlán vs. inferior de Topolobampo ($F= 1.62$, $p= 0.2070$). Sin embargo, si se encontraron diferencias significativas en las pendientes entre la parte superior en Mazatlán vs. Topolobampo ($F= 13.92$, $p= 0.0003$) (Figura 29A, B, C y D).

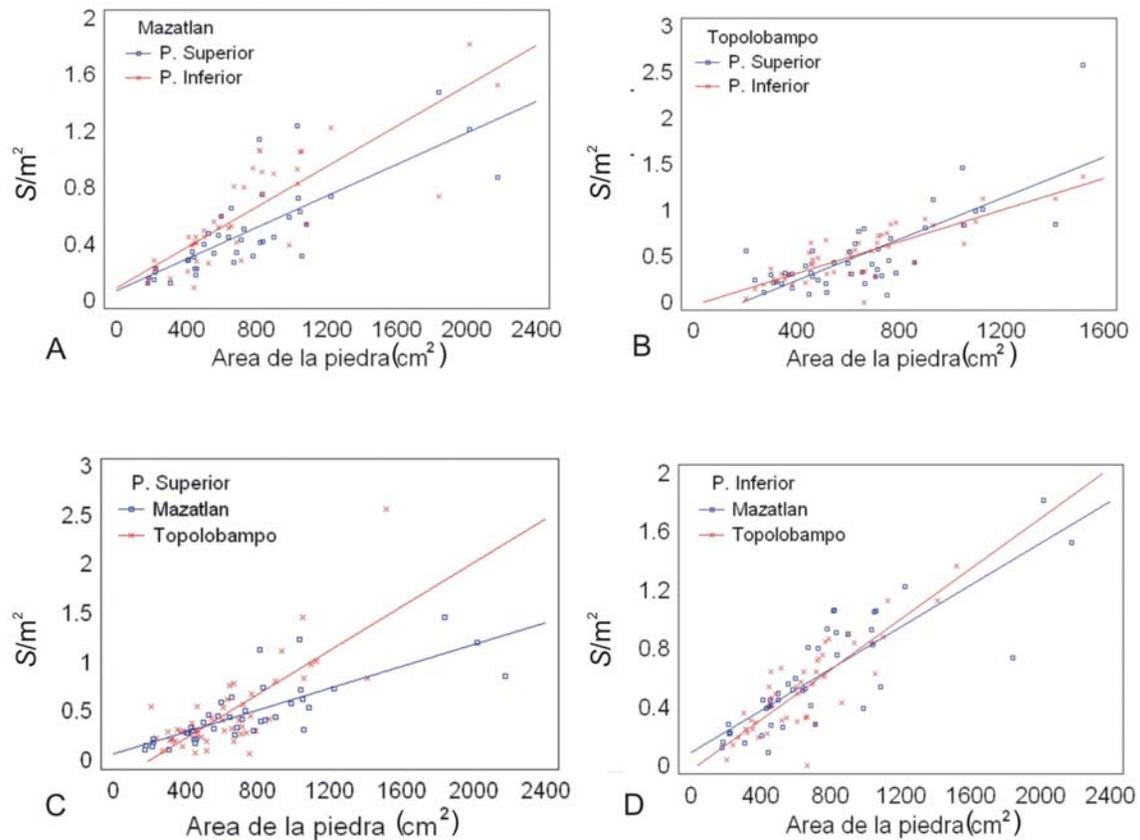


Figura 29A, B, C, D. Resultados de la comparación de pendientes entre el número de especies/ m^2 (y) y el área de la roca (x), en la parte superior e inferior de las rocas de la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

De acuerdo con los resultados obtenidos, los patrones de diversidad encontrados no se ajustan a la hipótesis de la perturbación intermedia. De los cuatro modelos matemáticos que sustentan la relación especie-área, el que más se ajustó a los datos obtenidos en el presente estudio fue el modelo lineal (Tabla 2).

Tabla 2. Resultado de los análisis de regresión entre el número de especies por m^{-2} (y) y el área de la roca (x), en la parte superior e inferior de las rocas de la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

Parte superior de las rocas						
Mazatlán				Topolobampo		
Modelo	r	r ²	p	r	r ²	p
Lineal	0.53233	28.3383	0.0002	0.758029	57.4608	0.0000
Exponencial	0.684874	46.9053	0.0000	0.678154	45.9893	0.0000
Logarítmica	0.529448	28.0315	0.0003	0.640096	40.9723	0.0000
Polimomial		29.0753	0.0010		68.2257	0.0000
Parte inferior de las rocas						
Mazatlán				Topolobampo		
Modelo	r	r ²	p	r	r ²	p
Lineal	0.83081	69.0246	0.0000	0.84742	71.812	0.0000
Exponencial	0.744981	55.4997	0.0000	0.505741	25.5774	0.0002
Logarítmica	0.815197	66.4547	0.0000	0.814573	66.3529	0.0000
Polimomial		71.1092	0.0000		71.8542	0.0000

9. DISCUSIÓN

Patrones de diversidad y abundancia

Con un total de 96 especies, podemos afirmar que los sustratos rocosos inestables albergan una alta diversidad. También es importante destacar que el número de especies fue ligeramente menor al reportado también en sustratos rocosos inestables de Australia, donde se registró un total de 102 especies (MacGuinness 1984, Maughan y Barnes 2000). Estos autores, utilizaron el mismo tamaño muestral que en este estudio, pero las diferencias en el número de especies podría deberse a que estos autores estudiaron, tanto rocas sedimentarias como tipo esquisto, en las cuales registró un gran número de especies. Sin embargo, aunque se sabe que la composición del hábitat es un factor determinante para el crecimiento, abundancia y supervivencia de las especies presentes en muchas comunidades biológicas (Williams 1943, MacArthur et al., 1962, Pianka 1966, Abele 1974, Connor y McCoy 1979, MacGuinness y Underwood 1986), MacGuinness y Underwood (1986), en un trabajo posterior reportaron que no existen diferencias significativas en cuanto al número de especies asentadas en rocas sedimentarias y esquisto. Las únicas diferencias observadas por estos autores fue en la abundancia de *Ulva lactuca* y de algunas especies móviles (gasterópodos).

En cambio Maughan y Barnes (2000) registraron un total de 114 especies al analizar rocas con un área basal comprendida entre los 10 y los 1000 cm² en un total de 378 rocas (Lough Hyne, Irlanda). En el presente estudio el área basal alcanzó los 2500 cm² con un tamaño muestral de 96 rocas, obteniendo como resultado un menor número de especies. El mayor número de especies registradas por Maughan y Barnes (2000) comparado con los resultados obtenidos en el presente estudio, puede deberse a dos factores; 1) que estos autores analizaron un mayor número de localidades (5 localidades), y 2) que las rocas examinadas fueron recolectadas de diferente profundidad (3, 6, 12 y 18 m). En contraste, en el presente estudio se recolectaron rocas solamente de dos localidades, y de un intervalo de profundidad menor (de 3 a 5 m).

Por otra parte, también es importante destacar que no hubo diferencias en el número de especies entre las bahías, pero si dentro de cada bahía ya que en Topolobampo no hubo diferencias entre la parte superior e inferior de las

rocas, y en la bahía de Mazatlán si (Figura 11). Según los antecedentes, se esperaría que la diversidad fuera más alta en la parte inferior que en la parte superior de las rocas (Sousa 1979, McGuines 1984, Littler y Littler 1984, McGuines y Underwood 1986, McClanahan 1990, Wesseling et al., 1999), ya que en general, las comunidades de la parte superior de las rocas están expuestas a perturbaciones más severas (exceso de sedimentación, luz, depredación) que imposibilitaría la presencia de algunas especies (Dean 1981, Sebens 1991, Jacobi y Langevin 1996 y Carballo 2006). Sin embargo, en la bahía de Mazatlán, la parte superior de las rocas presentó un mayor número de especies que la parte inferior, mientras que en la bahía de Topolobampo el número de especies fue similar en ambas partes de las rocas. Estos resultados, en parte, se podrían explicar por las diferencias ambientales que existen entre las dos bahías. En la bahía de Mazatlán, el agua es, en general, más clara que la de Topolobampo, lo que implica una mayor penetración de luz. Esto, a su vez, podría favorecer una mayor diversidad de algas en la parte superior de las rocas. En contraposición, en la bahía de Topolobampo, el agua es más turbia, reduciendo la penetración de la luz en la columna de agua (Figura 10), lo que podría impedir el desarrollo de algunas especies de algas y/o favorecer el asentamiento de organismos que no podrían vivir en sitios expuestos a altas intensidades de perturbación (McClanahan 1990, Santos 1993, Ruffin 1998, Sainz-Salinas y Urkiaga-Alberdi 1999, Carballo y Naranjo 2002, Irving y Connell 2002, Connell 2005). Esto se apoya por el hecho de que en la parte superior de las rocas en la bahía de Topolobampo es mayor la diversidad de los invertebrados que la de las algas, siendo las esponjas (*Mycale cecilia*, *Mycale magnirhapidifera*, *Myxilla incrustans*, *Suberites aurantiaca*), los balanos, los briozoos y los tunicados los más abundantes.

En cambio, en la bahía de Mazatlán sucede lo contrario, ya que la diversidad de algas fue mayor que la de los invertebrados, siendo las especies *Botryocladia uvarioides*, *Jania sp.*, *Gracilaria sp.* y *Gracilaria crispata* las algas más abundantes. La predominancia de algas en la parte superior de las rocas en la bahía de Mazatlán, se debe, evidentemente, a que reciben mayor iluminación que las de Topolobampo, y apoya el argumento de que la disminución de la luz posibilita la aparición de especies que en Mazatlán están relegadas a vivir exclusivamente debajo de las piedras. Aunque la luz tiene efectos negativos sobre las comunidades de los invertebrados bentónicos,

también existe una gran variedad de invertebrados en sitios iluminados. Esto se debe a que algunas de estas especies están asociadas a organismos simbiotes fotosintetizadores como cianobacterias (Pang 1973, Kott 1980, Olson 1983, Avila y Carballo 2004, Connell 2005, Thacker 2005), o poseen pigmentos fotoprotectores. De hecho, las esponjas son un grupo dominante en ambientes oscuros, pero también se encuentran en lugares iluminados en asociación con otras especies. Tal es el caso de la esponja *Sigmadocia caerulea* que tiene una estrecha asociación con algas rojas de los géneros *Amphiroa*, *Jania* y *Gelidiopsis* en lo que parece una unión muy estable a lo largo del tiempo y del espacio (Ávila y Carballo 2004).

Para el caso de los briozoos, existen trabajos que han reportado que es mayor la abundancia en lugares oscuros (Todd y Turner 1986, Duggins et al., 1990, Fitzpatrick y Kirkman 1995). Este argumento apoya los resultados obtenidos para la bahía de Topolobampo, donde la mayor abundancia de briozoos se registró en la parte inferior de las rocas, aunque en un estudio reciente se ha reportado una mayor abundancia de briozoos en sitios iluminados, pero para paredes rocosas verticales (Padilla 2007). Los resultados encontrados en la parte superior de las rocas en la bahía de Mazatlán concuerdan con los reportados por Padilla, ya que la abundancia de briozoos fue mucho mayor en la parte superior de las rocas (8800 cm²/m² en total) que la parte inferior (331 cm²/m² en total).

En cierta forma, estos resultados son lógicos porque el ambiente en la parte superior es más heterogéneo al depender de la columna de agua; por ejemplo, el agua es, en promedio, menos turbia en Mazatlán que en Topolobampo. Debido a esto, en la parte superior de la roca de Mazatlán, al haber más disponibilidad de luz, se posibilita la aparición de un mayor número de algas, mientras que en la parte superior de las rocas de Topolobampo, la mayor diversidad se debe a invertebrados que en general aparecen en la parte inferior de las rocas. Sin embargo, a pesar de que el número de especies asentado en la parte superior e inferior de las rocas fue muy parecido en ambas bahías, los métodos multivariantes revelaron que las comunidades de la parte superior de las rocas en ambas bahías son totalmente diferentes, a diferencia de las asentadas en la parte inferior que muestran una estructura más parecida (Figura. 28). En cambio, en la parte inferior de las rocas el ambiente es más particular y homogéneo debido a que están protegidas de

perturbaciones físicas (luz, movimiento del oleaje, sedimentación) y biológicas (depredación).

¿Hipótesis de Perturbación Intermedia o Modelo Especie-Área?

Uno de los patrones de diversidad más característico, y que ha tenido mayor influencia en los estudios de ecología marina es el basado en la hipótesis de la perturbación intermedia (HPI) ([Connell 1961, 1970](#), [Paine 1966, 1974](#), [Dayton 1971](#), [Connell 1978](#), [Sousa 1979a b, 1980](#), [Littler y Littler 1984](#), [Death y Wiinterbouyn 1995](#), [Townsend y Scarsbrook 1997](#), [Bell y Barnes 2003](#)). Esta hipótesis generaliza tres situaciones que experimentan las comunidades:

- 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 una baja diversidad.
- 2) En ambientes donde el efecto y/o la frecuencia de perturbación es intermedio, pueden coexistir especies con distinta especialización competitiva, y en consecuencia aumenta la diversidad.
- 3) En ambientes donde el efecto de la perturbación es intenso y/o frecuente, la eliminación de muchas especies condiciona una comunidad con baja diversidad, dominada por las especies que pueden sobrevivir a estos tipos de ambientes estresantes.

El resultado grafico es una curva unimodal, como se observa en la figura 1. Sin embargo, para que actúe la HPI se requiere por una parte que haya perturbación y, por otra, limitación de espacio ([Shea et al., 2004](#)).

Sousa (1985), encontró que la comunidad de algas asociada a sustratos rocosos inestables seguía el modelo de la HPI. Sin embargo, en su caso el desplazamiento de las piedras seguía un gradiente en relación a su tamaño, y más del 75 % del área de la piedra en promedio estaba ocupado por organismos, de tal manera que las piedras de menor tamaño se desplazaban más que las de mayor tamaño, interrumpiendo la sucesión y determinando que

podieran coexistir especies con distintas especialización competitiva, y en consecuencia aumentando la diversidad. Sin embargo, el porcentaje de espacio libre de organismos en los sustratos rocosos en la bahía de Mazatlán y Topolobampo varió entre el 20 y el 40% del sustrato, por lo que difícilmente podríamos pensar que la competencia por el espacio es intensa en estos hábitats como predice la HPI. Por otra parte, las piedras no se desplazaron en relación a su tamaño como esperábamos. Estos dos hechos, descartarían a la HPI como un posible patrón de la diversidad, ya que para ello es necesario la presencia de una gradiente de perturbación, y que exista competencia por el sustrato.

El hecho más contundente para rechazar a la HPI como modelo ecológico para explicar los resultados obtenidos, es que la diversidad siguió una relación lineal con el incremento de área, tanto en la bahía de Mazatlán como en la de Topolobampo. Esto sugiere que alguna de las hipótesis que sustentan la relación área-especies podría ser aplicada a los datos del presente estudio: teoría del equilibrio dinámico, hipótesis de la diversidad de hábitats, e hipótesis del asentamiento al azar. La teoría del equilibrio parece que es la menos conveniente para explicar los resultados obtenidos, debido a que está fundamentada principalmente para explicar patrones de diversidad que siguen modelos exponenciales (Connor y McCoy 1979, McGuinness 1984).

La hipótesis de diversidad de hábitats sugiere que el efecto del área sobre el número de especies se debe únicamente a un aumento en la diversidad de hábitats, ya que las áreas de mayor tamaño tendrán una mayor heterogeneidad ambiental, lo cual posibilitaría la coexistencia de un mayor número de especies (Williams 1943, Connor y McCoy 1979). La hipótesis del asentamiento al azar (*Random Placement*) asume que la relación observada entre el número de especies y el área es simplemente el resultado de un proceso de asentamiento al azar, donde las áreas más pequeñas reciben pocos asentamientos y, por lo tanto, pocas especies, y las áreas más grandes reciben mayores asentamientos y por consiguiente más especies (Arrhenius 1921, Coleman 1981, Connor y McCoy 1979). Ambos modelos, por si solos, podrían explicar el patrón de la diversidad en sustratos rocosos inestables en ambas bahías (Rutzler 1965, McGuinness 1984). Sin embargo, es difícil saber

si una de estas dos hipótesis, o las dos simultáneamente podrían aplicarse a los datos del presente estudio.

Los resultados de este trabajo concuerdan con McGuinness (1984) quien encontró la misma relación entre el número de especie y el tamaño del área; es decir, conforme aumentó el área basal, se incrementó el número de especies. McGuinness (1984) trató de resolver cual es la hipótesis que sustentaba esta relación y concluyó que la hipótesis de asentamiento al azar es la más indicada para explicar el patrón de diversidad en sustratos rocosos inestables.

10. CONCLUSIONES

1. El número de especies asociadas a este tipo de hábitat (96), indica que los ecosistemas rocosos inestables son de gran valor y muy diversos.

2. La diversidad no siguió el mismo patrón en ambas bahías. Fue mayor en la parte superior que en la parte inferior de las rocas en la bahía de Mazatlán, mientras que en la bahía de Topolobampo el número de especie fue similar en ambas partes de las rocas. Estos resultados se debieron, en gran medida a las diferencias ambientales que existen entre las dos bahías ya que en la bahía de Mazatlán, el agua es en general más clara que la de Topolobampo, lo que implica una mayor penetración de luz. Esto, a su vez podría, favorecer una mayor diversidad de algas en la parte superior de las rocas. En contraposición, en la bahía de Topolobampo el agua es mas turbia, reduciendo la penetración de la luz en la columna de agua, lo que podría impedir el desarrollo de algunas especies de algas y/o favorecer el asentamiento de organismos que no podrían vivir en sitios expuestos a altas intensidades.

3. A pesar de que las comunidades de Mazatlán y Topolobampo están geográficamente separadas, existió una gran similitud entre las comunidades que habitan la parte inferior de las rocas, indicando que en este tipo de hábitat concurren procesos estructuradores muy similares.

4. El patrón de diversidad de la comunidad asociada a sustratos rocosos inestables en las bahías de Mazatlán y Topolobampo no siguió el patrón predicho por la hipótesis de la perturbación intermedia. En cambio, la diversidad se relacionó linealmente con el incremento de área en ambas bahías, sugiriéndose que la hipótesis de la "Diversidad de hábitats", y del "Asentamiento al azar" podrían explicar este patrón.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Abele LG. 1974.** Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology*, **55**:156-161.
- Abele LG y Patton WK. 1976.** The size of coral heads and the community biology of associated decapod crustaceans. *Journal of Biogeography*, **3**: 35-47.
- Airoldi L. 2003.** The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanography and Marine Biology*, **41**: 161-236.
- Airoldi K, Fabiano M y Cinelli F. 1996.** Sediment deposition and movement over a turf assemblage in a shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **133**: 241-251.
- Arrhenius O. 1921.** Species and area. *Journal of Ecology*, **9**: 95-99.
- Avila TE y Carballo JL. 2004.** Growth and standing stock biomass of a mutualistic association between the sponge *Haliclona caerulea* and the red alga *Jania adherens*. *Symbiosis*, **36**: 225-243.
- Begon M, Harper JL y Towsend CR. 1990.** *Ecology: individuals, populations and communities*. Second edition. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Bell JJ y Barnes DKA. 2003.** Effect of disturbance on assemblages: an example using Porifera. *The Biological Bulletin*, **205**: 144-159.
- Bertness MK, Leonardo GH, Levine JM y Bruno JF. 1999.** Climate-driven interactions among rocky intertidal organisms caught between a rock and a hot place. *Oecologia*, **120**: 446-450.
- Bojórquez EI. 1999.** Concentración y distribución de metales pesados en los tejidos de los crustáceos decápodos *Panulirus graclis*, *Litopenaeus vannamei* y *Litopenaeus stylirostris* de la región sureste del Golfo de California. Tesis de Maestría. UNAM. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. 69 pp.
- Boulton AJ, Spangaro GM y Lake PS. 1988.** Macroinvertebrate distribution and recolonization on stones subjected to varying degrees of disturbance: an experimental approach. *Archiv fur Hydrobiologie*, **113**: 551-576.
- Bray RJ, Curtis JL. 1957.** An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, **27**: 325-349.
- Brooks TM, Pimm SL y Collar NJ. 1997.** Deforestation predicts the number of threatened birds in insular southeast Asia. *Conservation Biology*, **11**: 382-94.
- Brooks TM, Pimm SL y Oyugi JO. 1999b.** Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology*, **13**: 1-11.
- Brown JH. 1971.** Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *The American Naturalist*, **105**: 467-478.

- Buys MH, Maritz JS, Boucher C y Van Der Walt JJA. 1994.** A model for species-area relationships in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, **5**: 63-66.
- Callaway R., Reinhart K, Moore G, Moore D y Pennings S. 2002.** Epiphytes host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*. Published online: 29 may 2002.
- Carballo JL. 2006.** Effect of natural sedimentation on the structure of tropical rocky sponge assemblages. *Ecoscience*, **13**: 119-130.
- Carballo JL y Naranjo S. 2002.** Environmental health assessment of a large marine industrial complex based on a community of benthic filter-feeders. *Marine Pollution Bulletin*, **44**: 605-610.
- Carballo JL y Nava H. 2007.** Comparison of sponge assemblage patterns between two adjacent tropical rocky habitats (tropical pacific ocean, México). *Ecoscience* **14** (1): 92-102.
- Carballo JL, Olabarría C y Garza Osuna T. 2002.** Analysis of four macroalgal assemblages along the Pacific Mexican coast during and after 1997-1998 El Niño. *Ecosystem*, **5**: 749-760.
- Clarke KR y Ainsworth M. 1993.** A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, **92**: 205-219.
- Clarke KR y Warwick RM. 1994.** Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Marine Biology*, **118**:167-176.
- Clements FE. 1916.** Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication, **242**: 1-512.
- Comisión Nacional del Agua. 2002.** Servicio Metereológico Nacional. 2002. Datos estadísticos climáticos del observatorio meteorológico de Mazatlán, Sinaloa, México.
- Comisión Nacional del Agua. 2005.** Servicio Metereológico Nacional. 2005. Datos estadísticos climáticos del observatorio meteorológico de Mochis, Sinaloa, México.
- Connell JH. 1961b.** The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, **42**: 710-723.
- Connell JK. 1970.** A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecological Monographs*, **40**: 49-78.
- Connell JK. 1973.** Population ecology of reef-building corals. A. Jones and R. Endean, editors. *Biology and geology of coral reefs*. Biology 1, volume 2. Academic Press, New York, 205-245 pp.
- Connell JK. 1976.** Competitive interactions and the species diversity of corals. Pages 51-58 in G. P. Mackie, editor. *Coelenterate ecology and behavior*. Plenum Press, New York, USA.
- Connell JH. 1978.** Diversity tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**: 1302-1309.

- Connell JH y Keough MJ 1984.** Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata. In: Pickett STA and White PS (eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, 125-147 pp.
- Connell SD. 2005.** Assembly and maintenance of subtidal habitat heterogeneity: synergistic effects of light penetration and sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*, **289**: 53-61.
- Connell SD. 2003a.** The monopolization of understored habitat by subtidal encrusting coralline algae: a test of the combined effects of canopy-mediated light and sedimentation. *Marine Biology*, **142**: 1065–1071.
- Connell SD. 2003b.** Negative effects overpower the positive of kelp to exclude invertebrates from the understored community. *Oecologia*, **137**: 97–103.
- Connor EF y McCoy ED. 1979.** The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, **113**: 791-833.
- Contardo JV, Miyamoto SJ, Bernardo AP, Markus M, Wahl M y Pereira C. 2006.** Limited evidence of interactive disturbance and nutrient effects on the diversity of macrobenthic assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, **308**: 37-48.
- Coleman BD, Mares MA, Willing MR y Hsieh Y. 1981.** Randomness, area and species-richness. *Ecology*, **63**: 1121-1133.
- Colwell RK y Coddington JA. 1994.** Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Biological Sciences*, **345**: 101-118.
- Davis AN y Wilce RT. 1987.** Algal diversity in relation to physical disturbance: a mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat. *Marine Ecology Progress Series*, **37**: 229-237.
- Day Jr, Hall CAS, Kemp WM y Yañez-Arancibia R. 1989.** *Estuarine Ecology*. John Wiley Sons, Nueva York, 558 pp.
- Dayton PK. 1971.** Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, **41**: 351-389.
- Dayton PK. 1975.** Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*, **45**: 137-159.
- Dayton PK. 1984.** Processes structuring some marine communities: are they general? In: Simberloff DS, Strong Jr DR, Livingston RJ, and Thistle, A (eds) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Death RC y Winterbourn MJ. 1994.** Environmental stability and community persistence: a multivariate perspective. *North American Benthological Society*, **13**:125-139.
- Death RC y Winterbourn MJ. 1995.** Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology*, **76**:1446-1460.
- Dean TA. 1981.** Structural aspects of sessile invertebrates and organizing forces in an estuarine fouling community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **53**: 163-180.

- Diamond JM y Mayr E. 1976.** The species-area relation for birds of the Solomon Archipelago. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, **73**: 262-266.
- Doeg TJ, Lake PS y Marchant R. 1989.** Colonization of experimentally disturbed patches by stream macroinvertebrates in the Acheron River. Australian Journal of Ecology, **14**: 207-220.
- Duggins DO, Eckman JE y Sewell AT. 1990.** Ecology of understory kelp environments. II. Effects of kelps on recruitment of benthic invertebrates. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **143**: 27-45.
- Espinoza C y Lopez C. 2003.** Los ecosistemas estuarinos del estado de Sinaloa. En: Cinfuentes JL y Gaxiola J. (Eds), 2003. Atlas de los ecosistemas costeros de Sinaloa. El colegio de Sinaloa, 481 pp.
- Field JG, Clarke KR y Warwick M. 1982.** A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Marine Ecology Progress Series, **8**: 37-52.
- Fitzpatrick J y Kirkman H. 1995.** Effects of prolonged shading stress on growth and survival of seagrass *Posidonia australis* in Jervis Bay, New South Wales, Australia. Marine Ecology Progress Series, **127**: 279-289.
- Gibbs MM. 2001.** Sedimentation, suspension, and resuspension in Tasman Bay and Beatrix Bay, New Zealand, two contrasting coastal environments which thermally stratify in summer. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, **35**: 951-970.
- Gleason AH. 1922.** On the relation between species and area. Ecology, **3**: 158-245.
- Green RC. 2000.** Geoquímica de metales pesados y mineralogía de la fracción arcillosa de los sedimentos de cuatro puertos del Golfo de California. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 329 pp.
- Greig SP. 1969.** Quantitative Plant Ecology. London: Butterworths.
- Guido S. 1985.** Aspectos ecológicos de la comunidad de esponjas de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Guadalajara, 71-89 pp.
- Gunnill FC. 1982.** Effects of plant size and distribution on the number of invertebrate species and individuals inhabiting the brown alga *Pelvetia fastigiata*. Marine Science, **10**: 201-214.
- Halffter G. 1992.** La diversidad biológica de Iberoamerica. Primera edición, pp. 5-24.
- Harris LD. 1984.** Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Hastings JR y Turner RM. 1965.** The changing mile of an arid and semiarid region: University of Arizona Press. Tucson.
- Higgs AJ y Usher MB. 1980.** Should nature reserves be large or small? Nature, **285**: 568.

- Holt RD. 1993.** Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. Pages 77-88 in R. E. Ricklefs and D. Schluter, editors. Species diversity in ecological communities. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Hopkins B. 1955.** The species-area relations of plant communities. *Journal of Ecology*, **43**: 409-426.
- Horn HS. 1975.** Ecology and evolution of communities. Markovian properties of forest succession (ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), Belknap Press, Cambridge. 196-211 pp.
- Hutchinson GE. 1953.** The concept of patterns in ecology. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences Philadelphia*, **105**:1-12.
- Irving AD, Conell AD y Gillanders BM. 2004a.** Local complexity in patterns of canopy-benthos associations produce regional patterns across temperate Australia. *Marine Biology*, **144**: 361-368.
- Irving AD y Conell SD. 2002.** Sedimentation and light penetration interact to maintain heterogeneity of subtidal habitats: algal versus invertebrate dominated assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, **245**: 83-91.
- Jacobi CM y Langevin R. 1996.** Habitat geometry of benthic substrata: Effects on arrival and settlement of mobile epifauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **206**: 39-54.
- Kelly BJ, Bastow J y Mark F. 1989.** Causes of the species-area relations: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand. *Journal of Ecology*, **77**: 1021-1028.
- Kott, P. 1980.** Algal-bearing didemnid ascidians in the Indo-West-Pacific. *Memoirs of the Queensland Museum*, **20**: 1-47.
- Krebs CJ. 1985.** Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Third edition. Harper y Row, New York, USA.
- Kruskal JB y Wish C. 1978.** Multidimensional scaling. Sabe Publications Beverly Hills, California, 132 pp.
- Lawrey JD. 1991.** The species-area curves as an index of disturbance in saxicolous lichen communities. *Bryologist*, **94**: 377-382.
- Lenz MM, Molis y Wahl M. 2004.** Testing the intermediate disturbance hipótesis: response of fouling communities to various levels of emersion intensity. *Marine Ecology Progress Series*, **278**: 53-65.
- Liberman M, John DM y Lieberman D. 1979.** Ecology of subtidal algae on seasonally devastated cobble substrates off Ghana. *Ecology*, **60**: 1161-1161.
- Littler MM y Littler DS. 1981.** Intertidal macrophyte communities from Pacific Baja California and the upper Gulf of California: relatively constant vs. environmentally fluctuating systems. *Marine Ecology Progress Series*, **4**:145-158.
- Littler MM, Martz DR y Littler DS. 1983.** Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. *Marine Ecology Progress Series*, **11**: 129-139.

- Lomolino MV. 2001.** Elevational gradients of species density: historical and prospective notes. *Global Ecology and Biogeography* 10, in press.
- MacArthur R, MacArthur JW y Preer J. 1962.** On bird species diversity. II. Prediction of bird censuses from habitat measurements. *The American Naturalist*, **96**: 167-174.
- MacArthur R y Wilson EO. 1963.** An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, **17**: 373-387.
- MacArthur R y Wilson EO. 1967.** The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Malmqvist B y Otto C. 1987.** The influence of substrate stability on the composition of stream benthos: an experimental study. *Oikos*, **48**: 33-38.
- Maughan BC y Barnes DKA. 2000.** Epilithic boulder communities of Lough Hyne, Ireland: the influences of water movement and sediment. *Journal Marine Biological Association of the United Kingdom*, **80**: 767-776.
- May RM. 1986.** The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology*, **67**: 1115-1126.
- McClanahan TR. 1990.** Kenyan coral reef-associated gastropod assemblages: distribution and diversity patterns. *Coral Reefs*, 63-74 pp.
- McGuinness KA. 1987.** Disturbance and organisms on boulders. I. Patterns in the environment and in the community. *Oecologia*, **71**: 409-419.
- McGuinness KA y Underwood AJ. 1986.** Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 97-123 pp.
- McGuinness KA. 1984.** Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. *Journal of Biogeography*, **11**: 439-456.
- McGuinness KA. 1984.** Equations and explanations in estudy of species-area curves. *Biological Reviews*, **59**:423-440.
- Montaño Y. 1985.** Estudio del transporte litoral de arenas en la Isla de la Piedra. Mazatlán, Sinaloa, usando trazadores fluorescentes. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, **12**: 15-32.
- Molino JF, Sabatier D. 2001.** Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, **294**: 1702-1704.
- Moore PG. 1977.** Inorganic particulate suspensions in the sea and their effects on marine animals. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **15**: 225-363
- Muricy G. 1991.** Structure des peuplements de spongiares autour de 1égout de Cortiou (Marseille, France). *Vie Milieu*, **41**: 205-221.
- Naranjo SA., Carballo JL y García-Gómez JC. 1996.** The effects of environmental stress on ascidian populations in Algeciras Bay (Southern Spain). Possible Marine Bioindicators. *Marine Ecology Progress Series*, **144**: 119-131.

- Ney-Nifle M y Mangel M. 2000.** Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conservation Biology*, **14**: 893-898.
- Newell RC, Seiderer LJ y Robinson. 2001.** Animal sediment relationship in coastal deposits of the eastern English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**: 1-9.
- Olabarria C y Chapman MG. 2001.** Comparison of patterns of spatial variation of microgastropods between two contrasting intertidal habitats. *Marine Ecology Progress series*, **220**: 201-211.
- Olson RR. 1983.** *Ascidian-Prochloron* symbiosis: the role of larval photoadaptation in midday larval release and settlement. *The Biological Bulletin*, **165**: 221-240.
- Osman RW. 1977.** The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecological Monographs*, **47**: 37-63.
- Padilla CY. 2007.** Estructura de las comunidades bentónicas asociadas a paredes rocosas verticales con distinto grado de exposición a la luz. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México 68 pp.
- Paine RT. 1966.** Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, **100**: 65-75.
- Paine RT. 1974.** Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, **15**: 93-120.
- Paine RT y Levin SA 1981.** Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, **51**:145-178.
- Pang RK. 1973.** The ecology of some Jamaican excavating sponges. *Bulletin of Marine Science*, **23**: 227-243.
- Petraitis PS, Latham RE y Niessenbaum RA. 1989.** The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology*, **64**: 393-418.
- Pianka ER. 1966.** Convexity, desert lizard and spatial heterogeneity. *Ecology*, **47**: 1055-1059.
- Pickett STA y White PS. 1985.** The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Pimm S y Raven P. 2000.** Extinction by numbers. *Nature*, **403**: 843-845.
- Riedl R. 1964.** Die Erscheinungen der Wasserbewegung und ihre Wirkung auf Sedentarien im mediterranean Feldslitoral. *Helgolander Wiss. Meeresunters*, **10**: 155-186.
- Robinson CT y Minshall GW. 1986.** Effects of disturbance frequency on stream benthic community structure in relation to canopy cover and season. *Journal of the North American Benthological Society*, **5**: 237-248.
- Roden. 1967.** Estudios de patrones de Corrientes en el Golfo de California. Universidad de Nayarit. 43 pp.

- Rosenzweig M. 1995.** Species diversity in space and time. New York: Cambridge University Press.
- Ruffin KK. 1998.** The persistence of anthropogenic turbidity plumes in a shallow water estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **47**: 579-592.
- Rützler K. 1965.** Substratstabilität im marinen Benthos aus ökologischer Faktor, dargestellt am Beispiel adriatischer Porifer. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, **50**: 818-827.
- Saiz-Salinas JI y Isasi U. 1994.** Response of sublittoral hard substrate invertebrates to estuarine sedimentation in the outer harbour of Bilbao (N. Spain). *Marine Ecology*, **15**: 105-131.
- Saiz-Salinas JI y Urkiaga-Alberdi J. 1999.** Faunal responses to turbidity in a man-modified bay (Bilbao, Spain). *Marine Environmental Research*, **47**: 331-347.
- Santos R. 1993.** A multivariate study of biotic and abiotic relationships in a subtidal algal stand. *Marine Ecology Progress Series*, **94**: 181-190.
- Sebens KP. 1991.** Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. In *Habitat Structure. The physical arrangement of objects in space*. S. Bell, E. McCoy & H. Mushinsky. eds. 211- 234 p. Chapman & Hall. London.
- Secretaría de Marina. 1974.** Estudio Geográfico de la Región de Mazatlán, Sinaloa. Dirección de Oceanografía y Señalamiento Marítimo. México, DF.
- Shafer CL. 1990.** Nature reserves: island theory and conservation practice. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Shea K, Roxburgh SH y Rauschert ESJ. 2004.** Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters*, **7**: 491-508.
- Sneath PHA y Sokal RR. 1973.** Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco 284 p.
- Soulé ME y Simberloff D. 1986.** What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves?. *Biological Conservation*, **35**: 19-40.
- Sousa WP. 1979a.** Disturbance in marine intertidal boulder fields; the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, **60**: 1225-1239.
- Sousa WP. 1979b.** Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, **60**: 1225-1239.
- Sousa WP. 1980.** The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species life histories. *Oecologia (Berl.)*, **45**: 72-81.
- Sousa WP 1984.** The roles of disturbance in natural communities *Annual Review of Ecology and Systematic*, **15**:353-392.

- Sousa WP 2001.** Natural disturbance and the dynamics of marine benthic community ecology. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 85-130 pp.
- Stanford JA y Ward JV. 1983.** Insect species diversity as a function of environmental variability and disturbance in stream ecosystems. Pages 265-278 in J. R. Barnes and G. W. Minshall, editors. Stream ecology: application and testing of general ecological theory. Plenum, New York, New York, USA.
- Strong DR. 1974b.** The insects of british trees: Community equilibrium in ecological time. Annals of the Missouri Botanical Garden, **61**, 692–701.
- Thoreau HD. 1860.** The succession of forest trees. In Excursions (1863). Houghton and Mifflin, Boston, Massachusetts, USA.
- Todd CD y Turner SJ. 1986.** Ecology of intertidal and sublittoral cryptic epifaunal assemblages. I. Experimental rationale and the analysis of larval settlement. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **99**: 199-231.
- Townsend CR y Scarsbrook MR. 1997.** The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. Limnology and Oceanography, **42**: 938-949.
- Thacker RW. 2005.** Impacts of shading on sponge-cyanobacteris symbioses : a comparision between host-specific and generalistic associations. Integrative and Comparative Biology, **45**: 369-376.
- Underwood AJ. 2000.** Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **250**: 51-76.
- Underwood AJ y Chapman MG. 1998.** Variation in algal assemblages on wave exposed rocky shores. Mar Fresw. Res, **49**: 241-254.
- Underwood AJ, Chapman MG y Connell SD. 2000.** Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **250**: 97-115.
- Underwood AJ. 1980.** The Effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. Oecologia, **46**: 201-213.
- Verdi LA. 1981.** Descripción de la unidad de pesquería de la sierra del Pacifico *Scomberomusus sierra*, Jordan and Sarks, 1986, En los puertos de Mazatlán y Topolobampo, Sinaloa. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 113 pp.
- Walker D. 1989.** Diversity and Stability. in J.M. Cherret. Editor. Ecological concepts. Blackwell Scientific, Oxford, England, 115-145 pp.
- Warwick RM y Clarke KR. 1991.** A comparison of some methods for analysis changes in benthic community structure. Journal of the Marine Biology Assoc. U. k, **71**: 225-244.

- White PS y Pickett STA. 1985.** Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. in S. T. A. Pickett and P. S. White, editors. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando. Florida, USA, 3-13 pp.
- Williams CB. 1943.** Area and number of species. *Nature*, **152**: 267-267.
- Williamson MH. 1981.** Island populations. Oxford: Oxford University Press.
- Williamson MH. 1988.** Relationship of species number to area, distance and other variables. In: Analytical Biogeography (eds. Myers AA y Giller PS). Chapman y Hall, London, 91-115 pp.
- Wilson MM. 2002.** Estacionalidad y dinámica poblacional de esponjas asociadas a ecosistemas rocosos litorales de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 106 pp.
- Wilson JB. 1994.** The intermediate disturbance hipótesis of species coexistence is based on match dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, **18**: 176-181.

12. ANEXOS

Anexo 1. Tabla de valores de cobertura (cm^2/m^2) de las especies encontradas en la parte superior e inferior de las rocas en la bahía de Mazatlán y Topolobampo.

Algas	MAZATLÁN		TOPOLOBAMPO	
	ARRIBA	ABAJO	ARRIBA	ABAJO
<i>Polysiphonia sp.</i>	47.6848		7598.2942	120.6314
Alga calcárea 14	46.987			
Alga calcárea sp2	50.2217	4.912	2.1707	
Alga calcárea sp3	1016.9417	75.651	108.0034	
<i>Amphiroa sp</i>	428.2149		11.4921	
<i>Botryocladia. uvaroides</i>	5410.1511			
<i>Caulerpa sertulanoidea</i>	2.5802		5427.8152	0.8702
<i>Ceramium sp</i>	42.1647			
<i>Cladsphora sp</i>			1.3106	5.6373
<i>Chondria sp</i>				
<i>Codium isobelae</i>	39.8885			
<i>Codium amplivesiculatum</i>			423.0558	
<i>Dasya sp</i>			3.7981	
<i>Dyctyota sp</i>	54.9162			
<i>Gelediopsis tenui</i>	11.387		16.2854	
<i>Gelidium sclerophyllum</i>	54.9069	17.8	13.2732	
<i>Gracilaria sp</i>	1346.1081			
<i>Glacilaria crespata</i>	152.2894		134.3273	7.7259
<i>Glacilaria pinnata</i>			48.0943	
<i>Glacilaria textoria</i>			1734.8432	
<i>Glacilaria vermiculophylla</i>			19.5799	
<i>Herposiphonea sp</i>	26.9348			
<i>Hypnea valentiae</i>			709.3244	5.6378
<i>Jania mexicana</i>	375.1802	11.1939	31.8089	
<i>Jania sp</i>	1592.7674			
<i>Padina sp</i>	10.7307		849.5271	17.6489

<i>Ulva sp</i>	6.1515			
Hidrozoos				
Hidrozoos sp. 1				245.4267
Hidrozoos sp. 2	17.5473			174.9352
Hidrozoos sp. 3			4.8415	68.2186
Hidrozoos sp. 4			27.4141	
Briozoos				
Clavelina sp				77.218
Reptadeonella violacea	8761	59.217	21.3449	21.9916
Antropora tinctoria	30.9108	146.8653	1.646	529.9683
Ciclostomado liquenóporido	1.5165			
Celleporaria brunnea	0.4967	11.5237		
Schizomavella sp.	6.6622	113.6012	15.2101	
Cycloperiella rosacea			47.5525	776.4293
Moluscos				
<i>P. anomoides</i>	8.7564			
Almeja 2	0.675	10.2096		
Balanos	47.6743	196.8957		10806.6283
<i>Crepidula striolata</i>	5675.0052	1100.2242		67.2627
Molusco sp7	277.5144	124.1791		
<i>Crucibulum scutellatum</i>	1.9932			
<i>Crucibulum spinosum</i>			3.5672	
<i>Hipponix pilosus</i>				23.2787
Lapa con orificio	11.0861			1.4894
Poliplacophoro sp. 1				1.5415
Poliplacophoro sp. 2				0.9043
Poliplacophoro sp. 3				1.182
Poliqueto 1		20.3969		
Poliqueto 2		290.2969	49.9485	
Poliqueto 3		97.936		
Didemnidae				
Anémona sp.1	0.6513	4.9588	143.4622	424.1992
Anémona sp. 2		4.9879	13.7038	38.8718

Ascidia sp. 1	16.313			
Ascidia sp. 2			3.4983	6.4117
Ascidia sp. 3			2.625	2.625
Ascidia sp. 4			14.0927	26.192
Ascidia sp. 5			41.6049	212.3434
Cystodites Sp.	13.0484	710.0052		
Didemnidae sp. 1	26.3906	1949.6145	299.3924	6848.7922
Didemnidae sp. 2		236.5281	67.9076	104.59
Corales				
Coral verde	3.8735			
Coral rosa				27.1142
Esponjas				
<i>Callyspongia Californica</i>	20.8408			9.9742
<i>Cliona californiana</i>		213.5232		11.6028
Esponja Amarilla		16.727		
Haliclona sp. 1				290.4001
Esponja Roja			48.7772	33.0412
Esponja mostaza				14.5577
Haliclona sp 2		57.9892		
Haliclona sp 3	1.59	4.6398		
Haliclona sp 4	0.24	4.502		
Halichondria sp 2			1.0621	38.4369
<i>Haliclona cerulia</i>	329.9867	2.297	50.4778	
Haliclona sp 5			3.524	
<i>Haliclona parisia</i>			3.1741	0.8016
<i>Haliclona turkeisa</i>	19.5638	48.8602	2.6923	4.5069
Haliclona 542			18.7991	29.5956
Haliclona 712			11.8113	12.3472
<i>Geodia sp</i>	9.4429	45.3614		
<i>Mycale adhaerens</i>			4.1173	4.786
<i>Mycale Cecilia</i>	3.7441	49.058	225.4651	83.4442
<i>Mycale contanerii</i>		22.6944		106.7103
<i>Mixilla incrustans</i>				68.056

<i>Mycale magnirhaphidifera</i>	13.5454	214.5074		118.91
<i>Mycale parishii</i>				45.1051
<i>Mycale psila</i>	3.948	38.0361		
<i>Microciona sp</i>		77.6448		
<i>Lissodendrorix isodictyalis</i>			6.9569	24.8483
<i>Plaspangia carinata</i>		2.1346		
<i>Suberites aurantiaca</i>			115.8668	347.2249
<i>Suberites coerulia</i>		9.713		