

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

"VARIACIÓN NICTEMERAL EN DIFERENTES FASES LUNARES DE LOS ENSAMBLAJES DE MACROCRUSTÁCEOS DE UNA PLAYA ARENOSA DEL CENTRO-NORTE DE VERACRUZ".

TESIS

Para obtener el título de

BIOLOGA

PRESENTA:

INGRID ANTILLÓN ZARAGOZA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ARTURO ROCHA RAMÍREZ



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, 2014.





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.

ÍNDICE

	Página
Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	5
Objetivos	9
Objetivo General	9
Objetivos Particulares	9
Hipótesis	10
Área de estudio	11
Material y métodos.	13
Trabajo de campo	13
Trabajo de laboratorio	15
Tratamiento de datos	15
Resultados	17
Parámetros ambientales	17
Variables ecológicas	21
Discusión	31
Parámetros ambientales	31
Variables ecológicas	32
Conclusiones	37
Literatura citada	38

RESUMEN

fluctuaciones ambientales en ciclos nictemerales determinan las características de las playas arenosas; por ende, la distribución y densidad de la macrofauna. En este sentido, las actividades de los organismos son afectadas por los ciclos de luz/oscuridad, lunares y mareales. En la ZLA (Zona Litoral Activa) meso de las playas arenosas los macroinvertebrados conforman ensamblajes complejos y los macrocrustáceos generalmente es uno de los grupos dominantes. El presente estudio tuvo como objetivo analizar la variación espaciotemporal de los ensamblajes de macrocrustáceos de la ZLA meso en ciclos nictemerales en diferentes fases lunares de la playa arenosa Villa Rica, Veracruz. De mayo de 2013 a marzo de 2014 se realizaron recolectas en ciclos nictemerales cada 2 meses. En la ZLA meso se ubicaron 2 transectos perpendiculares a la línea de costa, cada uno con cinco núcleos con separación de 1 m. Las muestras se tomaron cada 3 horas con nucleadores de PVC de 15.5 cm Ø a una profundidad de 20 cm. La primera recolecta representó las condiciones iniciales; a partir de la segunda y hasta el fin del ciclo, los núcleos se movieron perpendicularmente sobre los transectos de acuerdo al momento de marea; de tal manera, que algunos se ubicaron en el mismo punto de la recolecta anterior. Las muestras se tamizaron y se fijaron in situ. Se tomó una muestra de arena para analizar la textura y el contenido de materia orgánica. Simultáneamente, se registraron las principales variables ambientales. Adicionalmente, se tomaron 3 núcleos extras en la zona no saturada. Se reconocieron 9 especies; las dominantes fueron: Emerita benedicti, Excirolana braziliensis, Excirolana sp. y Haustorius arenarius. En los momentos de pleamar, fundamentalmente en horas luz, se registraron las mayores densidades totales, riqueza de especies y diversidad. Los cirolánidos y *Emerita benedicti* se distribuyeron en toda la ZLA meso, preferentemente en la parte inferior de zona no saturada; Haustorius arenarius en la zona media. Los momentos de marea generan movimientos de la ZLA meso, determinando a su vez movimientos verticales de la fauna y cambios en la estructura de los ensamblajes de macrocrustáceos. Las especies no exhiben un patrón definido de distribución a lo largo del ciclo de marea, aunque pueden retener un dominio en zonas características dentro de la ZLA meso.

INTRODUCCIÓN

Las playas arenosas son ambientes dinámicos, que se caracterizan por la energía del oleaje, amplitud de la marea, acción del viento, textura del sedimento y el clima de la zona de lavado (Jaramillo et al., 1993). Se constituyen principalmente por un ecosistema marino y uno terrestre (McGwyne y McLachlan, 1992). El primero está controlado por la acción del viento, el oleaje, y la marea. El segundo está controlado por la acción del viento y la lluvia. Ambos componentes interactúan en una única unidad geomorfológica, denominada Zona Litoral Activa (ZLA). Esta zona es una interface entre el océano y la masa continental, en estado de equilibrio dinámico, donde los sedimentos se mueven constantemente. La ZLA puede subdividirse en 3 subzonas: infra, meso y supra. La ZLA infra se extiende desde la zona de lavado hacia zonas más profundas donde la energía del oleaje predomina; la ZLA meso está ubicada entre la zona de lavado y las dunas frontales, presentando interacción entre la energía del oleaje y del viento; se subdivide en zona saturada y no saturada, y la ZLA supra se localiza desde las dunas frontales hacia el continente, hasta donde finaliza el transporte de arena por el viento, predominando entonces la energía dinámica de cauces pluviales y del viento (Tinley, 1985; McGwyne y McLachlan, 1992).

La ZLA meso de las playas arenosas constituye el hábitat de gran diversidad de organismos, dentro de los cuales, los macroinvertebrados conforman ensamblajes complejos (Borzone et al., 1996); en donde los crustáceos, moluscos y gusanos poliquetos generalmente son los grupos dominantes (Defeo et al., 2009). Los macrocrustáceos más representativos incluyen especies de Peracarida (Isopoda y Amphipoda) y Decapoda (Caridea y Anomura). Se reconoce que juegan un papel importante en la regeneración de nutrientes en la zona de rompiente cuando las olas retroceden (San Vicente y Sorbe, 1999);

conforman el grupo de predadores secundarios en las cadenas tróficas marinas, vinculando a los productores con los consumidores terciarios (González et al., 2006). Debido a su tamaño, representan un grupo de producción, densidad y vulnerabilidad alta (presentan pocas defensas); por lo que otros grupos encuentran en ellos una fuente alimentaria (González y Thiel, 2004).

Entre los factores explicativos de la distribución y densidad, se encuentran: la morfodinámica, composición y tamaño de los sedimentos, contenido de materia orgánica, composición bioquímica, subsidios de detritos, tamaño de la arena, mezcla de sedimentos y ancho de la ZLA meso (Brazeiro et al., 1998; Torres, 2010), teniendo como consecuencia un número de especies bajo, altamente especializadas, con gran movilidad a lo largo de la línea de costa (Ocaña et al., 2012). Por otro lado, las oscilaciones periódicas de la abundancia y distribución vertical de la fauna en la ZLA meso se deben principalmente a los ciclos de luz/oscuridad o nictemerales, a las condiciones de marea y a sus ciclos de vida; que involucran generalmente una fase larval planctónica, cuyas densidades dependen de los procesos de transporte, dispersión y reclutamiento (Defeo, 1996).

Algunas especies de invertebrados se reproducen en distintas épocas del año (Holland y Polgar, 1976; Dexter, 1985) y como consecuencia, la estructura de la comunidad intermareal cambia espacial y temporalmente dependiendo del reclutamiento y de la mortalidad de las especies dominantes (Dexter, 1979; Leber, 1982). Los parámetros ambientales también presentan gradientes de variación a lo largo de la playa; así que las interacciones entre estos factores y las características de cada población delimitan las zonas de distribución biológica en las playas arenosas. Esta zonación refleja la restricción de las especies a una o varias secciones de un gradiente ambiental (Rafaelli et al., 1991).

Varios regímenes generales han sido propuestos para representar la distribución vertical de la fauna en las playas arenosas. Los patrones más utilizados son: el patrón de Dahl (1952) basado en parámetros biológicos, quien señaló 3 franjas intermareales definidas por el tipo de organismos que viven en cada franja: a) franja subterrestre con anfipodos, talítridos y decápodos Ocypodidae; b) franja medio-litoral con isópodos cirolánidos; y c) franjas sublitoral que está compuesta por mezcla de distintos grupos, donde abundan anfipodos; y el de Salvat (1964) basado en factores físicos, dividió la ZLA meso en 4 partes, basado en la humectación del sedimento generada por los ciclos de marea, más que por la composición de sus organismos: a) zona de arena seca o húmeda por el rocío del oleaje durante el nivel más alto de mareas vivas; b) zona de retención alcanzada por todas las mareas donde algo de humedad está siempre presente; c) zona de resurgencia sujeta al movimiento del agua durante pleamar y bajamar; d) zona de saturación permanente de agua con poco flujo de agua intersticial. Este último fue modificado por McLachlan (1980) para ambientes intersticiales de playas arenosas.

ANTECEDENTES

Existen numerosas investigaciones en las que se ha estudiado la dinámica y la estructura de las comunidades de invertebrados en diferentes playas del mundo. Por ejemplo, Tarazona et al. (1986), estudiaron la estructura de macroinvertebrados en zonas mesolitoral e infralitoral.

Jaramillo et al. (1993), trabajaron en 10 playas arenosas disipativas y reflectivas, ubicadas en la zona Centro-Sur de Chile, donde evaluaron los cambios espaciales de la riqueza de especies, abundancia y biomasa de la macroinfauna intermareal, en respuesta a los cambios en el tamaño medio del grano, la inclinación y tipo de la playa; así como los cambios espaciales de las especies más abundantes en respuesta a los factores físicos.

Cupul-Magaña y Tellez-Duarte (1997), describieron las variaciones espaciotemporales de la fauna macrobentónica de una playa arenosa y su relación con los cambios
del perfil de playa y el tamaño de grano de los sedimentos en playa "El Pelícano", Baja
California, México. En general, el número de especies fue consistentemente bajo y estás
variaron en función del cambio en las características texturales del sedimento y de la
morfología del perfil de playa.

Brazeiro et al. (1998), estudiaron las variaciones espaciales en la morfodinámica intermareal sobre la zonación y densidad de la macrofauna de una playa de Chile Central, compararon sitios de morfología contrastante: valles y cúspides, encontraron mayor densidad de organismos en los valles, donde dominaron los crustáceos, sin embargo la riqueza y composición fue igual en valles y cúspides. Las variaciones espaciales si tuvieron efectos de zonación en algunas especies.

Hernández et al. (1998), estudiaron la estructura comunitaria de la macroinfauna en Playa Lenga de Chile Central. Los resultados indicaron, que la playa está constituida por arena de grano medio en 2 de los sitios de muestreo y grueso en el sitio restante. La distribución de estas especies no fue homogénea a lo largo de la playa, sólo los hippidos estuvieron presentes en todos los transectos. Existió menor riqueza y abundancia en el sitio cercano a las industrias químicas.

Barros et al. (2001), estudiaron la macroinfauna de 6 playas arenosas durante el verano y el invierno, cerca de la Bahía de Guaratuba en el Sur de Brasil. En playas de arena fina y muy fina en el perfil submareal. Los crustáceos resultaron ser el grupo más diverso en todos los tipos de playa.

A pesar de que México posee una longitud de línea de costa de 11,122 km, de los cuales aproximadamente 3,000 km corresponden al Golfo de México (INEGI, 2003), sólo cuatro investigaciones se han reportado para localidades mexicanas, 2 para las playas del estado de Veracruz y una para la Bahía de la Paz, Baja California Sur.

Méndez et al. (1985), analizaron algunos parámetros texturales del sedimento y su relación con la macrofauna béntica litoral en 29 localidades de playa en el Estado de Veracruz. La mayor riqueza de especies la encontraron en la zona Infralitoral, la mayor abundancia de organismos en la mesolitoral y la zona supralitoral resultó ser la menos poblada. Concluyeron que el tamaño del sedimento, es importante en la distribución de ciertas especies, ya que de él depende en gran medida, la cantidad de agua retenida en los espacios intersticiales.

Pacheco (2010), estudió los ensambles de especies y los patrones de distribución espacial de la macroinfauna en playas de la región Centro- Sur en el Estado de Veracruz; encontró que la macroinfauna se distribuyó en 3 zonas principales a lo largo del intermareal: Superior, Intermedia e Inferior. Consideró que la zona intermedia, presentó las densidades más altas y el mayor número de organismos por tener las mejores condiciones de humedad, penetrabilidad y temperatura.

Angeloni (2003), estudio la comunidad macrobentónica de las playas arenosas del sureste de la Bahía de La Paz y comparó los principales atributos de la estructura de esta comunidad con respecto al nivel de uso recreativo. Observó una gran diversidad de organismos en el área y una clara evidencia de la influencia del nivel de uso, así como del tamaño de grano del sedimento (relacionado a la exposición al oleaje) y la estacionalidad, en la estructura de la comunidad. Concluyó que factores físicos como el tamaño de grano del sedimento parecen influir primariamente en la composición y abundancia de los organismos; sin embargo, las playas más visitadas por la población presentan menor diversidad.

Entre los pocos trabajos referentes a ciclos nictemerales se encuentran los de Dexter (1985), quien estudió la estructura y variación de la comunidad intermareal de playas panameñas. Jaramillo et al. (2000), estudiaron la abundancia, el movimiento mareal y la estructura poblacional de *Emerita analoga* en playas con diferente estado morfodinámico de Chile. Hasta el momento no se han encontrado publicaciones referentes a estudios nictemerales en México. Esto se debe al reciente desarrollo de un cuerpo teórico para dichos ecosistemas (McLachlan y Brown, 2006). Asimismo, no se han conformado grupos de investigación en el país dirigidos a analizar patrones, procesos físicos característicos de

estos sistemas y mecanismos de estructuración de las comunidades macrofaunísticas en playas arenosas.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Analizar la variación temporal de los ensamblajes de macrocrustáceos de la ZLA meso en ciclos nictemerales en diferentes fases lunares de la playa arenosa Villa Rica, Veracruz.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Conocer las especies de macrocrustáceos presentes en la ZLA meso durante un ciclo nictemeral en diferentes fases lunares.
- Describir el comportamiento de las variables ambientales durante los ciclos.
- Describir la variación de los atributos comunitarios de los ensamblajes de macrocrustáceos.
- Determinar la relación de las fases lunares con las variables ambientales, la densidad, riqueza de especies y diversidad de ensamblajes de macrocrustáceos de la playa.
- Analizar la relación de las variables ambientales con la densidad de las especies.
- Determinar la zonación de las especies registradas.

HIPÓTESIS

Debido a la dinámica de la ZLA meso y a las condiciones ambientales presentes durante un ciclo nictemeral en las diferentes fases lunares, existirá una variación en la densidad, riqueza de especies y diversidad de los ensamblajes de macrocrustáceos. Los organismos presentarán una distribución vertical de acuerdo a los momentos de marea y a sus capacidades de adaptación dentro de la ZLA meso.

ÁREA DE ESTUDIO

La Playa Villa Rica se encuentra localizada en el municipio de Actopan, Veracruz, en las coordenadas 19°40′18" latitud Norte y 96°23′42" longitud Oeste (Fig. 1). Pertenece a la unidad geomorfológica general de Planicie Baja Acumulativa, formada en el Cuaternario y marginal a sistemas montañosos (Geissert, 1999). Es una porción de la costa en la zona norte costera del estado, de las llanuras de Sotavento. Presenta forma cóncava y disimétrica hasta la boca de la laguna El Llano, y luego recta hasta llegar a la playa El Farallón. Está caracterizada por un trazo recto de 4 km y una orientación noroeste-sureste. Es una playa arenosa disipativa, tiene una extensión aproximada de 1,300 m de longitud, con pendiente débilmente inclinada (3 - 8%), tamaño de grano fino a mediano (Vidal et al., 1995). El ancho de la playa es mayor de 54 m durante la marea baja. La berma es extensa (sitio donde cambia la pendiente situada en lo alto de la playa que señala la línea de pleamar normal, donde se acumulan los materiales transportados por el agua) y la zona de rompiente se presenta a mayor distancia de la costa, en época de nortes se observa una ligera erosión; el resto de esta zona siempre es estable. La ZLA meso está ocupada por asentamientos humanos y en la porción inferior se encuentran parches pequeños del bejuco de playa (*Ipomoea* sp.).

Generalmente las corrientes litorales son de sur a norte de marzo a septiembre y en dirección contraria de octubre a febrero. El tipo de marea es mixta semidiurna, su amplitud fluctúa entre 0.5 y 0.7 m. El período de la marea diurna principal es de 12 h 24 min. El promedio del intervalo de mareas para el centro-sur del Golfo de México es de 0.48 m y la variación del nivel del mar anual promedio es de (-0.0504 a +0.0892 m). El intervalo de mareas es pequeño a lo largo de la costa (-0.5 m), presenta una variación estacional notable

con un nivel máximo al final del verano y principios de otoño. El clima es Aw2, con temperatura media anual de 24.8°C; lluvias abundantes en el verano y a principios del otoño, con intensidad menor en el resto del año. La precipitación media anual es de 860.1 mm (Loza, 1990). Se reconocen 3 temporadas climáticas (Rocha-Ramírez et al., 2007): época de secas (abril-junio); época de lluvias (julio-septiembre) y época de nortes (octubre-marzo).

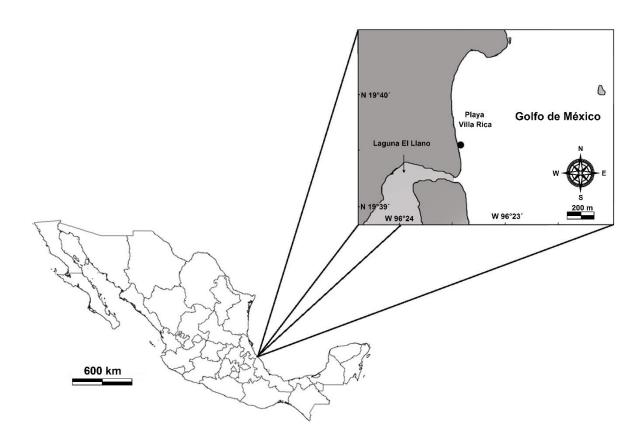


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio

MATERIAL Y MÉTODOS

- Trabajo de campo

De mayo de 2013 a marzo de 2014 se realizaron recolectas cada dos meses con las siguientes fases lunares; mayo luna nueva (MayN), julio luna llena (JulLL), octubre cuarto menguante (OctM), diciembre luna nueva (DicN), febrero cuarto menguante (FebM) y, marzo cuarto creciente (MarC). Por razones de seguridad en la localidad, en octubre la recolecta en horas oscuridad no se realizó. Se tomaron muestras cada 3 horas durante un ciclo nictemeral. En la ZLA meso se ubicaron dos transectos perpendiculares a la línea de costa, separados 10 m entre sí, se tomó una muestra de arena para analizar la textura y el contenido de materia orgánica. Simultáneamente se registraron los datos para el cálculo de la pendiente de la playa mediante el método de Emery (1961) y los siguientes parámetros ambientales: temperatura del agua y arena (termómetro de suelo OAKTON °C), compactación de la arena (dinamómetro ALFA T-304 kg cm⁻²), velocidad del viento (medidor de flujo Flowatch JDC m s⁻¹), salinidad (refractómetro UPS VISTA A366ATC), fuerza de la ola (dinamómetro kg cm⁻²) y distancia de lavado (m). Los datos de la marea fueron tomados de las tablas numéricas de predicción de mareas (Secretaría de Marina, 2013, 2014). A todos los valores de marea se les sumó 0.3 m para evitar valores negativos en el tratamiento numérico de los datos.

En los mismos puntos de los transectos se tomaron las muestras con un nucleador de PVC, con diámetro de 15.5 cm, cada núcleo con separación de 1 m e introducidos a una profundidad de 20 cm. Se cernió la muestra obtenida en una malla de 0.5 mm de abertura, la arena restante se depositó en bolsas de plástico, se etiquetó y fijó con alcohol al 96%.

En cada recolecta, los transectos se movieron de acuerdo al momento de marea. A los núcleos que se extrajeron al inicio de cada recolecta, se les denominó núcleos iniciales (NI), a los núcleos que se extrajeron en el mismo sitio en relación a la hora anterior se les llamó núcleos duplicados (ND) en pleamar (NDp) y en bajamar (NDb), los núcleos que se extrajeron en un nuevo sitio se les llamo núcleos nuevos en pleamar (NNp) y núcleos nuevos en bajamar (NNb). Adicionalmente, se tomaron 3 núcleos extras en la zona anterior a los transectos, generalmente se ubicaron en la zona no saturada (Fig. 2).

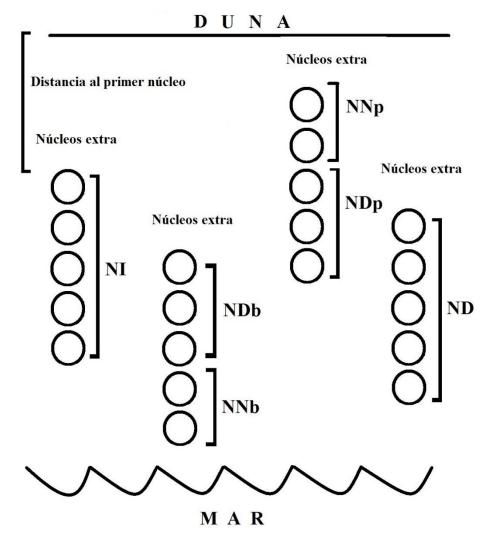


Figura 2. Ubicación de los núcleos extraídos de acuerdo al momento de marea. NI = núcleos iniciales, ND = núcleos duplicados, NDp = núcleos duplicados en pleamar, NDb = núcleos duplicados en bajamar, NNp = núcleos nuevos en pleamar y NNb = núcleos nuevos en bajamar.

- Trabajo de laboratorio

En el laboratorio, las muestras de arena fueron secadas a temperatura ambiente y tamizadas en una serie de -2.5, -2.0, -1.0, 0.0, 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0 y 4.0 phi (phi = log₂ mm; Folk y Ward, 1957) para realizar el análisis granulométrico y de materia orgánica, por el método de Walkley y Black (en Muñoz et al., 2001).

Los organismos fueron separados de la totalidad de la muestra y se identificaron mediante claves especializadas hasta el nivel taxonómico más bajo posible, utilizando los criterios de Smith (1964), Smith (1977), Heard (1982), Williams (1984), Kensley y Schotte (1989) y Brusca et al. (1995). Posteriormente, se contaron y se midieron con un vernier (0.01 mm).

- Tratamiento de datos

A los datos de parámetros ambientales y biológicos se les probó la normalidad con la prueba W de Shapiro-Wilk ($\alpha=0.05$). Después se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov ($\alpha=0.05$) para examinar las diferencias de los registros entre horas de muestreo y las fases lunares. Con los parámetros ambientales se realizó un análisis box plot, no se eliminaron los datos atípicos. Los análisis se realizaron con el software Sigma Plot 11.0 (Systat Software Inc., San José, CA).

Se estimaron los valores de similitud de Bray-Curtis con los datos estandarizados por el total de la muestra, con las matrices resultantes se realizaron 2 plots de ordenación indirecta (EMNM), uno para los datos de parámetros ambientales y otro para biológicos. Estos análisis se realizaron utilizando el software Primer 6.1.6 (Clarke y Gorley, 2006).

En el programa Excel se elaboró la base de datos biológicos de cada recolecta y las densidades fueron estandarizadas a org m⁻². Para las condiciones iniciales se cuantificó la riqueza de especies (S) y se calculó la densidad total, promedio, máxima y mínima (org m⁻²), la dominancia por el complemento de Simpson, la diversidad con el índice Shannon-Wiener (H'= bits org⁻¹); todos los cálculos se realizaron con el software Primer 6.1.6 (Clarke y Gorley, 2006). Con la prueba de t de Hutchenson (1970) se probaron las diferencias entre los valores de diversidad (α = 0.05), utilizando el software PAST (Hammer et al., 2001).

Finalmente, para conocer la influencia de los parámetros ambientales sobre los ensamblajes de macrocrustáceos, se realizaron análisis de correlación entre parámetros ambientales vs. densidad total y densidad de las especies dominantes (p = 0.05), utilizando el software NCSS (Number Cruncher Statistical System, 2007).

RESULTADOS

Parámetros ambientales

Las características físicas de la playa Villa Rica durante el tiempo de la investigación fueron las siguientes: el tamaño predominante de grano fue < 0.5 mm que corresponde a arenas medianas; con $0.34 \pm 0.15\%$ de materia orgánica. La pendiente osciló de 0.03 a 0.1 grados que define la playa como casi plana.

Las variaciones de los parámetros ambientales se presentan en la Figura 3, en ella se indican las diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $\alpha = 0.05$) entre cada fase lunar. La fuerza de la ola osciló de 0.02 a 0.23 kg cm⁻² (Fig. 3A). El valor máximo y mínimo se presentó en MayN. MayN y JulLL registraron mayor variación. Éste parámetro fue muy dinámico a lo largo del estudio; sin embargo, las diferencias no fueron significativas entre las fases lunares (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p > 0.05).

La salinidad osciló de 29 a 39 UPS (Fig. 3B). MayN y JulLL presentaron la mayor variación y con tendencia a valores altos (35 a 39 UPS). El resto de las fases mostraron tendencia hacia los valores más bajos (29 a 34 UPS). Las diferencias no fueron significativas entre las fases lunares (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p > 0.05).

La temperatura del agua osciló de 23.5 a 31.2°C (Fig.3C); siendo MarC en donde registró el valor mínimo (23.5°C) y JulLL el máximo (31.2°C). Se observó una disminución gradual de la temperatura a partir de JulLL; al mismo tiempo, esta fase lunar presentó diferencias significativas con las restantes (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p = 0.0004 a 0.00005).

La altura de la marea (Fig. 3D) fluctuó de -0.2 a 0.6 m (recuérdese que a todos los valores se les sumó 0.3 m para evitar valores negativos en el tratamiento numérico de los datos). En DicM se registró el valor máximo (0.6 m) y en MayN el mínimo (-0.2); con estos valores se definió un régimen micromareal. En todas las fases se presentaron dos pleamares y una bajamar (marea mixta semidiurna). Se mostró una tendencia hacia valores positivos (por arriba del nivel del mar). Sólo JulLL y OctM presentaron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p > 0.000054).

La velocidad del viento osciló de 0 a 9.8 m s⁻¹ (Fig. 3E). En JulLL, DicN y FebM se presentaron los valores mínimos (0 m s⁻¹) y en FebM el máximo (9.8 m s⁻¹), esté ultimo tuvo mayor variación. Se presentó tendencia hacia valores bajos (> 4 m s⁻¹), con excepción de MarC (< 4 m s⁻¹). Las diferencias no fueron significativas entre las fases lunares (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p > 0.05).

La distancia de la duna al primer núcleo osciló de 17.4 a 61 m (Fig. 3F). El valor máximo se presentó en JulLL (61 m) y el mínimo en FebM y MarC (17.4 m). A partir de JulLL los valores disminuyeron debido al incremento en el nivel del mar. MayN presentó menor movimiento. MayN y JulLL tuvieron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p = 0.000054).

La compactación fluctuó de 0.028 a 0.052 kg cm⁻² (Fig. 3G). En DicN se registró el valor máximo (0.052 kg cm⁻²) y mínimo (0.028 kg cm⁻²). OctM presentó mayor variación. Se presentó un disminución gradual a partir de JulLL y tendencia a valores altos (< 0.03 kg cm⁻²). Las diferencias no fueron significativas entre las fases lunares (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p > 0.05).

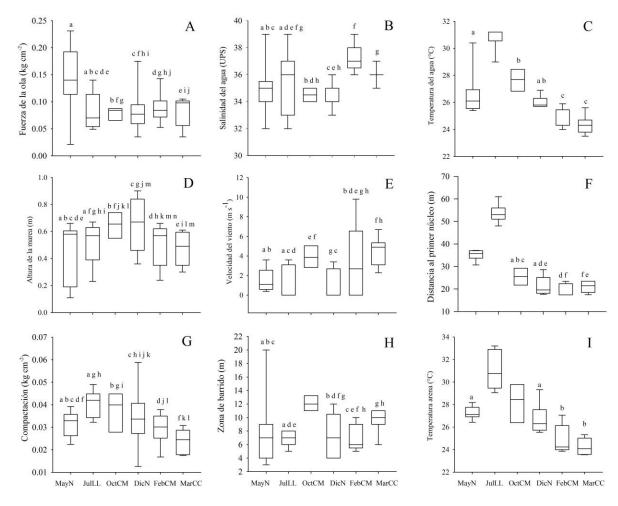


Figura 3. Box plots de los parámetros ambientales durante las diferentes fases lunares. Las cajas con la misma letra no presentaron diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Kolmogorov-Smirnov (p = 0.05) (valores de altura de marea -0.3 m). MayN = mayo luna nueva, JulLL = julio luna llena, OctM = octubre cuarto menguante, DicN = diciembre luna nueva, FebM = febrero cuarto menguante y MarC = marzo cuarto creciente.

La zona de lavado osciló de 4 a 20 m (Fig. 3H). En MayN se presentaron el valor máximo y mínimo (4 y 20 m). DicN presentó mayor variación. FebM tuvo una tendencia a valores bajos (5 a 7 m). OctM presentó diferencias significativas con el resto de las fases lunares (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p = 0.005048 a 0.02237).

La temperatura de la arena fluctuó de 23.5 a 33.2°C (Fig.3I). En JulLL se registró el valor máximo (33.2°C) y en MarC el mínimo (23.5°C). MayN presentó menor variación.

Se observó una disminución gradual a partir de JulLL y tendencia hacia valores bajos (> 27.5° C). JulLL y OctM tuvieron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p = 0.04348).

El análisis de ordenación indirecta EMNM, arrojó un valor de estrés de 0.03, que corresponde a una ordenación buena, sin perspectiva real de una interpretación errónea. En el plot se diferenciaron 2 grupos con valores de similitud de 80 a 90% (Fig. 4): Grupo A, lo conformaron MayND, MayNN, JulLLD y JulLLN; en estos, se registraron los valores mayores de distancia de la duna al primer núcleo (de 34.5 a 55.7 m), de temperatura del agua (de 25.93 a 31.6°C) y de la arena (de 26.98 a 31.99°C), y valores altos de compactación (de 0.026 a 0.044 kg cm⁻²). El Grupo B lo conformaron OctMD, OctMN, DicND, DicNN, FebMD, FebMN, MarCD y MarCN, en este grupo se registraron los valores mayores de altura de la marea (de 0.6 a 0.8 m), velocidad del viento (de 3.9 a 5.6 m s⁻¹), valores bajos de compactación (0.02 y 0.03 kg cm⁻²) y los valores menores de distancia de la duna al primer núcleo (de 17.8 a 27 m), fuerza de la ola (de 0.06 a 0.09 kg cm⁻²) y temperatura del agua (de 24.3 a 25.8°C) y de la arena (23.8 a 25.7°C).

La comparación de los datos ambientales en los periodos de horas luz y oscuridad no mostraron diferencias significativas entre ninguna de las fases lunares (prueba de Kolmogorov-Smirnov; p = 0.05).

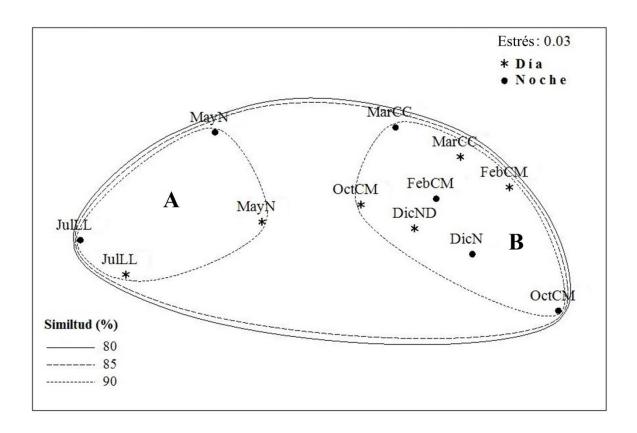


Figura 4. Plot del EMNM de parámetros ambientales en horas luz (D) y oscuridad (N) de la playa Villa Rica. MayN = mayo luna nueva, JulLL = julio luna llena, OctM = octubre cuarto menguante, DicN = diciembre luna nueva, FebM = febrero cuarto menguante y MarC = marzo cuarto creciente.

Variables ecológicas

El ensamblaje de crustáceos estuvo representado por 9 especies (Tabla 1): Albunea paretii (Guérin- Méneville, 1853), Ancinus jarocho Rocha-Ramírez, Chávez-López y Peláez-Rodríguez, 2010, Emerita benedicti Schmitt, 1935, Excirolana braziliensis Richardson, 1912, Excirolana sp., Haustorius arenarius (Slabber, 1767), Lucifer sp., Caprellidae y Palaemonidae. La mayoría de los especímenes de Emerita benedicti, Haustorius arenarius y Albunea paretii fueron juveniles; mientras que los de Excirolana braziliensis y Excirolana sp. fueron juveniles y adultos.

Cuadro 1. Sistemática de macrocrustáceos registrados en la playa arenosa Villa Rica, Veracruz. *La clasificación que se adoptó hasta el nivel de familia es la propuesta por Martin y Davies (2001) para los subórdenes Gammaridea, Caprellidea, Dendrobranchiata y Pleocyemata, Para los subórdenes Cymothoida y Sphaeromatidea se utilizó la de Brandt y Poore (2003).

Phylum Arthropoda

Subphylum Crustacea

Clase Malacostraca

Subclase Eumalacostraca

Superorden Peracarida

Orden Amphipoda

Suborden Gammaridea

Familia Haustoriidae

Haustorius arenarius Slabber, 1767

Suborden Caprellidea

Infraorden Caprellida

Superfamilia Caprelloidea

Familia Caprellidae

Orden Isopoda

Suborden Cymothoida

Superfamilia Cirolanoidea

Familia Cirolanidae

Excirolana braziliensis Richardson, 1912

Excirolana sp.

Suborden Sphaeromatidea

Superfamilia Sphaeromatoidea

Familia Ancinidae

Ancinus jarocho Rocha-Ramírez, Chávez-López y Peláez-

Rodríguez, 2010

Superorden Eucarida

Orden Decapoda

Suborden Dendrobranchiata

Superfamilia Sergestoidea

Familia Luciferidae

Lucifer sp.

Suborden Pleocyemata

Infraorden Caridea
Superfamilia Palaemonoidea
Familia Palaemonidae
Infraorden Anomura
Superfamilia Hippoidea
Familia Albuneidae
Albunea paretii Guérin-Méneville, 1853
Familia Hippidae
Emerita benedicti Schmitt, 1935

La mayor riqueza de especies y los valores mayores de diversidad generalmente fueron registrados durante el periodo de horas luz, en JulLL y MarC se registró un valor de 1.9 bits org⁻¹, mientras que en DicN y FebM se registraron los valores menores (0.4 y 0.5 bits org⁻¹, respectivamente). La densidad total estimada fue de 29,756 org m⁻², *Excirolana braziliensis* contribuyó con 34%, *Exirolana* sp. con 33% y *Emerita benedicti* con 24%. La densidad total por fase lunar osciló de 1,775 org m⁻² en MayN a 8,029 org m⁻² en FebM. En los momentos de pleamar, fundamentalmente en horas luz se registraron las mayores densidades totales; siendo *Excirolana braziliensis* (2,014 org m⁻²) y *Excirolana* sp. (1,298 org m⁻²) las especies dominantes durante la pleamar en OctM y FebM respectivamente, y *Emerita benedicti* durante bajamar de DicN (424 org m⁻²).

Por otra parte, *Excirolana. braziliensis*, *Excirolana* sp. y *Emerita benedicti* se presentaron durante todas las fases y en todos los núcleos extra, esta última sólo se registró preferentemente en la parte inferior de zona no saturada. Los ensamblajes de crustáceos en las diferentes fases lunares se conformaron de la siguiente manera (Fig. 5): en MayN se registraron *Excirolana braziliensis*, *Excirolana* sp., *Emerita benedicti* y *Haustorius arenarius*; *Excirolana braziliensis* fue la especie dominante en horas luz, mientras que

Haustorius arenarius en horas oscuridad. En JulLL se presentaron Albunea paretii, Excirolana braziliensis, Excirolana sp., Emerita benedicti y Haustorius arenarius, Emerita benedicti fue la especie dominante en horas luz y de oscuridad. En OctM se registraron Excirolana braziliensis, Excirolana sp., Emerita benedicti y Haustorius arenarius; Albunea paretii solo se registró en horas luz, Lucifer sp. y Palaemonidae en las horas de oscuridad; Excirolana braziliensis fue la especie dominante en horas luz y de oscuridad. En DicN se presentaron Excirolana braziliensis, Excirolana sp. y Emerita benedicti; Albunea paretii solo se registró en horas luz y Ancinus Jarocho en horas de oscuridad; Emerita benedicti fue la especie dominante en horas luz y Excirolana braziliensis en horas de oscuridad. En FebM se registraron Excirolana braziliensis, Excirolana sp. y Emerita benedicti; Haustorius arenarius, Albunea paretii y Caprellidae solo se registraron en horas luz; Excirolana sp. fue la especie dominante en horas luz y de oscuridad. En MarC se presentaron Excirolana braziliensis, Excirolana sp., Emerita benedicti y Haustorius arenarius; Albunea paretii solo se registró en horas de oscuridad; Excirolana sp. fue la especie dominante en horas luz y *Emerita benedicti* en horas de oscuridad.

Respecto a las condiciones de los NI (Cuadro 2), JulLL presentó el valor más alto de riqueza de especies y de diversidad, FebM presentó el valor más bajo de diversidad y el más alto de densidad máxima. Los valores más bajos de densidad mínima se presentaron en MayN, JulLL y OctM. Los valores más altos de densidad promedio y total se registraron en OctM y en los más bajos en MayN. JulLL y OctM comparten 4 especies, *Albunea paretii* sólo aparece en estas fases; JulLL tiene la mitad de la densidad de octubre. FebM y MarC comparten 3 especies: *Emerita benedicti*, *Excirolana* sp. y *Excirolana braziliensis*. No se presentó

correlación entre los parámetros ambientales vs. densidad total y de las especies dominantes (p = 0.05).

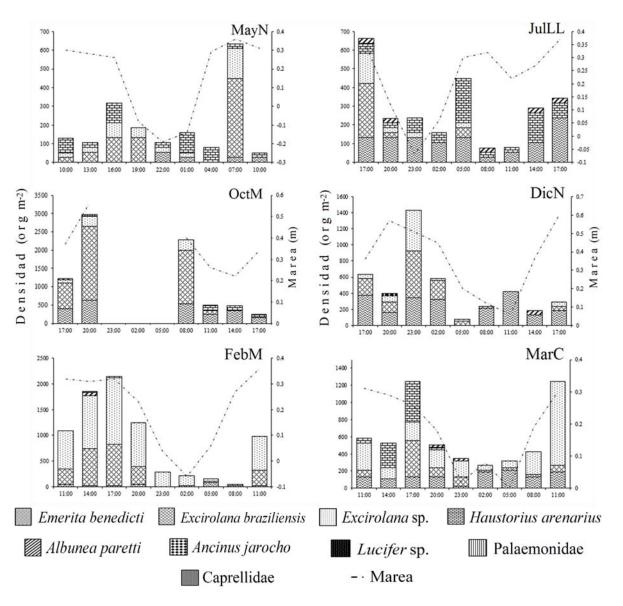


Figura 5. Densidad total de macrocrustáceos durante momentos de marea de un ciclo nictemeral en la playa Villa Rica. MayN = mayo luna nueva, JulLL = julio luna llena, OctM = octubre cuarto menguante, DicN = diciembre luna nueva, FebM = febrero cuarto menguante y MarC = marzo cuarto creciente.

No hubo diferencias significativas entre las condiciones iniciales de la diversidad de MayN-OctM y MayN-DicN ya que la estructura de los ensamblajes fue similar (prueba de t de Hutchenson, p = 0.05).

Cuadro 2. Condiciones en los NI (núcleos iniciales) de la playa Villa Rica. MayN = mayo luna nueva, JulLL = julio luna llena, OctM = octubre cuarto menguante, DicN = diciembre luna nueva, FebM = febrero cuarto menguante y MarC = marzo cuarto creciente.

	MayN	JulLL	OctM	DicN	FebM	MarC
Riqueza de especies	3	5	4	3	3	4
H'(bits org ⁻¹)	1.37	1.96	1.35	1.28	1.10	1.67
Dominancia	0.44	0.3	0.46	0.46	0.54	0.38
*Densidad promedio	14.72	73.44	135.43	70.66	20.71	64.77
*Densidad total	131	661	1,217	636	1,086	582
*Densidad máxima	79	291	715	371	742	318
*Densidad mínima	26	26	26	53	53	53

^{*}Densidad (org m⁻²)

El plot (EMNM) de datos biológicos arrojó un valor de estrés de 0.12, que corresponde a una ordenación buena. Se diferenciaron 4 grupos (Fig. 6). El Grupo 1, lo conformaron, con un valor de similitud de 70 a 80%, FebMD y FebMN; en el que se registraron los valores más bajos de diversidad (1.07 y 1.09 bits org-1) y dominancia (0.47 y 0.43), comparten 2 especies (*Excirolana* sp. y *Excirolana braziliensis*). El Grupo 2, lo conformaron OctMD, OctMN y DicNN; con un valor de similitud de 70%, en este grupo se registraron los valores más altos de riqueza de especies (5), valores de densidad altos (4,715, 2,967 y 2,543 org m-2) y valores intermedios de diversidad (1.65, 1.28 y 1.74 bits org-1) y dominancia (0.62, 0.48 y 0.67), comparten 3 especies (*Emerita benedicti, Excirolana* sp. y *Excirolana braziliensis*). El Grupo 3, lo conformaron MarCD y MarCN; con un valor de similitud de 70%, en este grupo se registraron valores de riqueza de especies (4 y 5), diversidad (1.82 y 1.79 bits org-1) y dominancia altos (0.68 y 0. 76), comparten 4 especies (*Emerita benedicti, Excirolana* sp., *Excirolana braziliensis* y *Haustorius arenarius*). El Grupo 4, lo conformaron JulLLD y

JulLLN; con valores de similitud de 70 a 75%, en el que se registraron los valores más altos de riqueza de especies (5), diversidad (2.11 y 1.72 bits org⁻¹) y dominancia (0.74 y 0.63), valores bajos de densidad (1,456 y 1,084 org m⁻²), además de compartir 5 especies (*Emerita benedicti*, *Excirolana* sp., *Excirolana braziliensis*, *Haustorius arenarius* y *Albunea paretii*). En MayNN se registraron los valores más bajos de riqueza de especies (3) y densidad (344 org m⁻²). En MayND se registró un valor alto de diversidad (1.6 bits org⁻¹), intermedio de riqueza de especies (4) y bajo de densidad (1,429 org m⁻²).

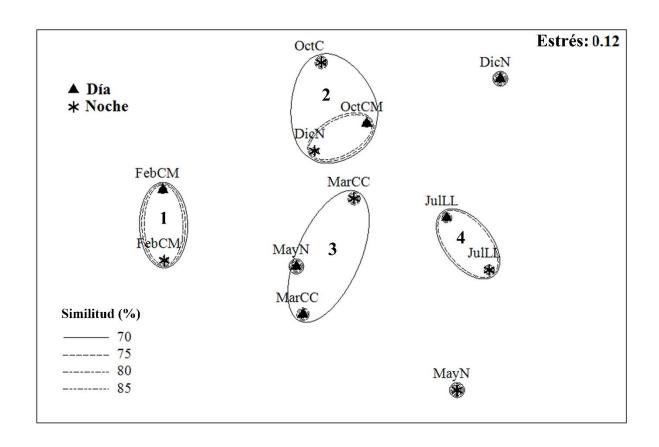


Figura 6. Plot EMNM de las densidades en horas luz (D) y oscuridad (N) de macrocrustáceos de la playa Villa Rica. MayN = mayo luna nueva, JulLL = julio luna llena, OctM = octubre cuarto menguante, DicN = diciembre luna nueva, FebM = febrero cuarto menguante y MarC = marzo cuarto creciente.

En DicND se registraron valores intermedios de riqueza de especies (4) y densidad (1,775 org m⁻²), valor de diversidad bajo (1.13 bits org⁻¹) y el más bajo de dominancia (0.41).

En JulLL, DicN, FebM y MarC se las muestras se recolectaron en NI, ND, NDb y NNb; durante OctM y JulLL en NI, ND NNp, NNb y NDb (Cuadro 2). En OctM el porcentaje máximo de contribución de núcleos fue por NNb, en esta fase el ancho de la zona no saturada en la ZLA meso fue mayor (de 18 a 33m); sin embargo, el porcentaje máximo de contribución a la densidad total lo aportaron los NNp. Durante MayN, JulLL, DicN, FebM y MarC el máximo porcentaje de contribución de los núcleos y a la densidad total fue por ND, debido a que durante estas fases el ancho de zona no saturada en la ZLA meso fue menor.

Cuadro 2. Porcentaje de contribución por tipo de núcleo y densidad por fase lunar de la playa Villa Rica, Veracruz.

<u> </u>	Ma	ıyN	Jul	LL	Oc	tM	Die	cN	Fel	οM	Ma	ırC
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
	C.N.	C.D.										
NI	11.11	7.46	11.11	26.04	16.67	15.86	11.11	14.91	11.11	13.53	11.11	10.68
NDb	8.89	5.97	17.78	10.42	16.67	3.10	15.56	11.18	15.56	4.95	17.78	21.84
NNb	8.89	7.46	28.89	22.92	33.33	12.76	20	8.07	17.78	7.59	20.00	11.17
NDp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NNp	4.44	29.85	0	0	16.67	38.62	0	0	0	0	0	0
ND	62.22	49.25	42.22	40.63	16.67	29.66	53.33	65.83	55.56	73.93	51.11	56.31

^{*} MayN=mayo luna nueva, JulLL=julio luna llena, OctM=octubre cuarto menguante, DicN=diciembre luna nueva, FebM=febrero cuarto menguante y MarC=marzo cuarto creciente. % C.N. = porcentaje de contribución de núcleos, % C.D. = porcentaje de contribución a la densidad, NI = núcleos iniciales, ND = núcleos duplicados, NDp = núcleos duplicados en pleamar, NDb = núcleos duplicados en bajamar, NNp = núcleos nuevos en pleamar, NNb = núcleos nuevos en bajamar.

En general todas las especies no exhibieron un patrón de distribución por talla a lo largo del transecto. Los registros de densidades (Fig. 7) indicaron que *Excirolana* sp. se distribuyó preferentemente en la zona no saturada durante MayN (106 org m⁻²); en JulLL, OctM, DicN, FebM y MarC se distribuyó a lo largo del transecto; las densidades mayores se registraron en la zona no saturada (79, 159, 424, 1,113 y 556 org m⁻² respectivamente). *Excirolana braziliensis* se presentó a lo largo del transecto durante OctM, DicN y MarC,

presentó mayor densidad en la zona no saturada (901, 265 y 238 org m⁻²), mientras que en MayN, JulLL y FebM en la zona no saturada (291, 106 y 530 org m⁻²). *Haustorius arenarius* se presentó preferentemente en la franja de transición de la zona saturada y no saturada durante MayN y OctM (53 y 26 org m⁻²), en la zona saturada durante MarC (256 org m⁻²), en la zona no saturada durante FebM (26 org m⁻²) y a lo largo de todo el transecto en JulLL, presentando mayores densidades en la zona saturada (132 org m⁻²). *Emerita benedicti* se distribuyó a lo largo del transecto, presentó la mayor densidad en la zona no saturada durante JulLL, DicN y MarC (106, 344 y 106 org m⁻²) la mayor densidad en la franja de transición durante OctM y MayN (238 y 26 org m⁻²) y en FebM en la zona saturada (26 org m⁻²).

.

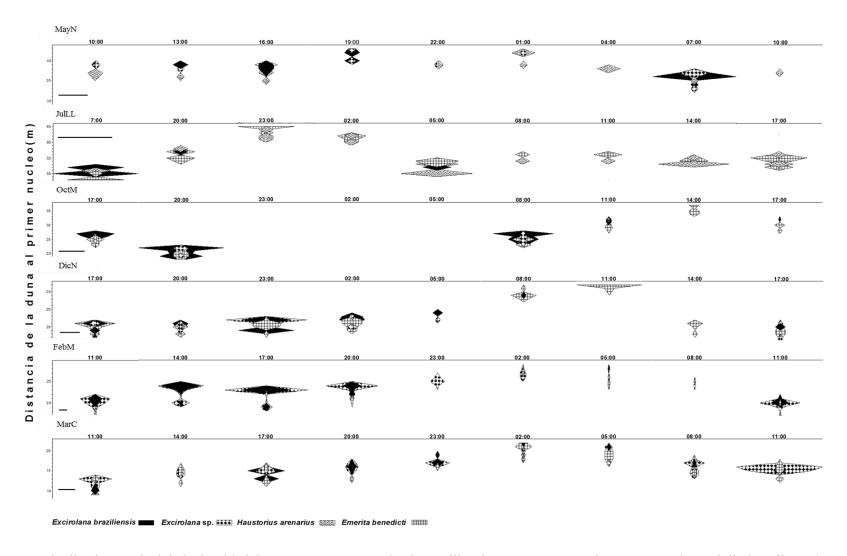


Figura 7. Distribución vertical de la densidad de macrocrustáceos en la playa Villa Rica. MayN = mayo luna nueva, JulLL = julio luna llena, OctM = octubre cuarto menguante, DicN = diciembre luna nueva, FebM = febrero cuarto menguante y MarC = marzo cuarto creciente.

DISCUSIÓN

Parámetros ambientales

La variación en el perfil de la playa puede ser atribuida a cambios estacionales y pueden ocurrir alteraciones drásticas en las condiciones ambientales de la playa en pocas horas (Barros et al., 2001). Al respecto, la Playa Villa Rica puede ser considerada como una playa disipativa, en función del tamaño de grano medio de la arena y por la pendiente casi plana. La concentración de materia orgánica resultó ser bajo, comparado con los valores reportados 6 en playas de México (Torres, 2012) y de Cuba (Hernández et al., 1998). Sin embargo, McLachlan (1977), reportó que la mayoría de las playas arenosas tienen concentraciones bajas de materia orgánica en el sedimento (entre 0.02 y 0.04% en playas de India). La ZLA meso presentó un gradiente de temperatura y de compactación a partir de JulLL debido al cambio de temporada estacional. El régimen micromareal definió el tamaño de la zona intermareal estrecha, al mismo tiempo sobre el ancho de la zona de lavado, que se hace más pequeña en la época de nortes, al igual que la pendiente, debido al incremento del nivel del mar, de acuerdo con Ortiz-Lozano et al. (2009), puede elevarse hasta 15 cm.

En el presente estudio, las diferencias entre los parámetros ambientales no mostraron diferencias significativas. Por otro lado, los valores de similitud entre las fases lunares y entre las horas luz – oscuridad, a pesar de ser elevados, se incluyeron en las temporadas climáticas de la zona. Al mismo tiempo, se puede considerar que la zona presentó una tendencia a la estabilidad ambiental. Al menos para los parámetros registrados

Variables ecológicas

El sergéstido *Lucifer* sp., *Ancinus jarocho*, el palemónido y el caprélido se consideraron como fauna incidental, no son habitantes de las playas arenosas. Es así, que sólo 5 especies de crustáceos son habitantes de la playa Villa Rica; de manera general, son reconocidas como propias de playas arenosas (Brown y McLachlan, 1990). Esta riqueza de especies es igual a la reportada por Pacheco (2010) quién reportó 6 especies en playas del sur de Veracruz y menor a las reportadas en distintas playas del mismo estado por Méndez et al. (1985) 11 especies, Miranda (2012) y Martínez (2013) 10 especies. Con respecto a playas con distintos estados morfodinámicos de otros países, la riqueza de especies es menor a la reportada por Ocaña et al. (2012) y mayor a la de Soares et al. (2006). Defeo y McLachlan (2005) mencionaron que la riqueza de especies es controlada principalmente por el entorno físico a gran escala. Sin embargo, en una escala más fina y en condiciones más disipativas, los factores biológicos pueden ser más importantes (Defeo et al., 2003; McLachlan y Dorylo, 2005).

Generalmente, el porcentaje máximo de contribución de núcleos y a la densidad se registró en los ND, Esto pudo deberse a que el ancho de la de zona no saturada en la ZLA meso no fue muy amplia. A pesar de que se extrajeron las muestras de arena con anterioridad, se recolectaron organismos que pudieron llegar con las olas, lo que representaría el reclutamiento de la fauna en la playa: Por otro lado, los organismos pudieron haber estado en las paredes del núcleo vacío y por la acción mecánica del oleaje, la arena fue removida y depositada junto con ellos; esto confirma que son retenidos en esta zona.

La mayor densidad de organismos se presentó generalmente en los niveles superiores de la playa. Lo que coincide con Dahl (1952), quien mencionó que existe un patrón definido de distribución horizontal de la macrofauna asociada a playas arenosas donde la abundancia de los individuos disminuyó desde la ZLA supra hacia los niveles inferiores de la ZLA meso mientras que el número de especies aumentó en esa misma dirección. Es posible que los crustáceos presentes en playa Villa Rica, representen las secciones alta y media de este esquema, la sección superior es habitada por los isópodos Excirolana braziliensis y Excirolana sp., la sección media dominada por el anfipodo Haustorius arenarius y la parte inferior por los anomuros Albunea paretii y Emerita benedicti. Estos resultados también concuerdan con los de Haynes y Quinn (1995), quienes reportaron en playas de Victoria, Australia, en donde los isópodos se limitaron a las zonas altas y los anfipodos a zonas bajas de la playa, con varios anomuros que abarcan toda la ZLA meso. Por otra parte, una serie de estudios comunitarios han demostrado que los crustáceos generalmente son dominantes en los niveles superiores de las playas; esto puede ser consistente con el esquema de zonación de Brown (1983). Esto explica por qué los isópodos y anfípodos habitan predominantemente la orilla superior de la ZLA meso, por la capacidad que tienen de respirar aire esencialmente, mientras que otros crustáceos están obligados a habitar la orilla inferior y dependen del agua.

Lepka (2008) señaló que algunas especies de cirolánidos suelen ser frecuentes en playas disipativas. Lo que concuerda con este estudio, ya que los cirolánidos *Excirolana braziliensis* y *Excirolana* sp. se registraron en todas las fases lunares y fueron las especies dominantes. Estas especies fueron encontradas preferentemente en los niveles más altos de la playa, durante la pleamar la franja de distribución se extendió en todo el transecto.

Resultados similares fueron observados para *Excirolana braziliensis* y *Excirolana armata* en playas arenosas micromareales de Uruguay (Yannicelli et al., 2001). Estas observaciones demuestran que los isópodos exhiben patrones característicos de distribución en la playa durante el ciclo mareal, que están determinados por ritmos endógenos; regulando la capacidad natatoria de los isópodos (Naylor y Rejeki, 1996). En la parte superior de la playa, durante la pleamar, el movimiento del agua desencadena la natación, durante la bajamar el nado cesa y excavan en la arena, consecuentemente son retenidos en la playa.

Williams (1984), reportó que *Emerita talpoida* se mueve junto con la pleamar y la bajamar, ocupó posiciones que coincidan con la profundidad de la zona de lavado y con los cambios mareales a lo largo del día, para poder alimentarse (Jaramillo et al., 2000). En general, los hippidos adultos se distribuyen en el límite de la costa, mientras que los juveniles en la parte superior de la zona de lavado durante la bajamar. En playa Villa Rica, *Emerita benedicti* fue una de las especies más abundantes y se distribuyó a lo largo de todo el segmento de la playa estudiado, presentó las mayores densidades en la zona no saturada durante bajamar. Al presentarse en su mayoría organismos juveniles, se retiene en la zona no saturada durante bajamar.

Los anfipodos son poco influenciados por el clima de la zona de lavado y generalmente tienen un movimiento autónomo activo en los niveles superiores de la playa (Giménez y Yannicelli, 1997). Ciertos anfipodos son muy sensibles a la desecación (Méndez et al., 1985), por lo que la arena fina a mediana les permite mantenerse húmedos, moverse con mayor facilidad y excavar rápidamente. Lo anterior puede explicar la distribución en toda la ZLA meso y las mayores densidades en la zona saturada de

Haustorius arenarius en la playa Villa Rica. Al parecer las densidades y los movimientos sobre la playa no están relacionados con el momento de marea.

Es interesante notar que los límites aparentes de los ensamblajes de crustáceos en este estudio parecen moverse hacia la orilla de la playa durante la marea alta. Esto indica que los macrocrustáceos de la playa Villa Rica no se restringen a una franja estrecha durante la pleamar, como lo postuló Brown y McLachlan (1990). Más bien, apunta a que los ensamblajes mantienen su organización básica cuando se mueven verticalmente con los movimientos de la marea. Al respecto, estos movimientos son debidos a una combinación de respuestas: pendiente de la playa, velocidad de barrido, turbulencia, contenido la arena en el agua y los ritmos migratorios intrínsecos propios de los animales (McLachlan, 1988). De acuerdo con Chapman y Underwood (1995), la zonación de la macrofauna de las playas arenosas puede ser engañosa y es mejor referirse a que está organizada en una seriación de especies a través del dominio intermareal.

Brown y McLachlan (1990) mencionaron que la distribución y diversidad de los invertebrados en las playas arenosas es determinada principalmente por los factores físicos, sobresaliendo el oleaje. Las alteraciones drásticas debidas a las condiciones físicas (más que por interacciones biológicas), son atribuidas a cambios estacionales que restringen la diversidad de especies, por lo que se reduce la presencia de formas sedentarias y también a la colonización y/o establecimiento de otros organismos (Barros et al., 2001; Junoy et al., 2005). Lo antes mencionado, no coincide con este trabajo, ya que no se encontró relación significativa entre los parámetros ambientales y la densidad de las especies. Sin embargo, Defeo y McLachlan (2005) postularon que bajo condiciones más disipativas, los factores biológicos poseen más importancia en la estructuración de la fauna debido al mayor

número de especies presentes (Defeo et al., 2003, Defeo y McLachlan, 2005, McLachlan y Dorvlo, 2005), por lo que la estructura de los ensamblajes de macrocrustáceos en la playa Villa Rica pueden estar modulados principalmente por factores biológicos.

CONCLUSIONES

- En general, los parámetros ambientales no mostraron diferencias significativas, que determinaron valores altos de similitud entre las fases lunares, lo que marca cierta tendencia a la estabilidad ambiental. Sin embargo, las características ambientales de las fases lunares se ubicaron en las temporadas climáticas correspondientes. Particularmente, la temperatura y compactación mostraron un gradiente en la ZLA meso.
- Los macrocrustáceos de la playa Villa Rica estuvieron representados por 9 especies, de las cuales 4 fueron incidentales. La estructura de los ensamblajes es simple; es decir, que se caracterizan por presentar una riqueza de especies baja, en donde *Excirolana braziliensis*, *Excirolana* sp. y *Emerita benedicti* son las especies comunes. Tomando en cuenta que los valores de similitud fueron elevados, la poca variación temporal de la estructura de los ensamblajes puede ser explicada por la presencia de *Haustorius arenarius* y *Albunea paretii*.
- La mayor densidad, riqueza de especies y diversidad se presentaron durante la pleamar en horas luz en la franja de transición entre la zona no saturada y saturada de la ZLA meso.
- Al presentarse cierta tendencia a la estabilidad ambiental, la variación de la densidad de los macrocrustáceos al parecer no tiene relación con los parámetros ambientales, más bien podría explicarse por los factores biológicos.
- Las especies no exhiben un patrón definido de distribución durante el ciclo de marea, aunque pueden retenerse en ciertas zonas dentro de la ZLA meso.

LITERATURA CITADA

- Angeloni, C. P. E. 2003. Impacto del uso recreativo sobre la fauna macrobentónica de las playas arenosas de la Bahía de La Paz. Tesis, Departamento de Pesquerías y Biología Marina, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B. C. S. México. 90 p.
- Barros, F., C. A. Borzone y S. Rosso. 2001. Macroinfauna of Six Beaches near Guaratuba Bay, Southern Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology 44(4):351-364.
- Borzone, C. A., J. R. B. Souza y A. G. Soares, 1996. Morphodynamic influence on the structure of inter and subtidal macrofaunal communities of subtropical sandy beaches. Revista Chilena de Historia Natural 69:565-577.
- Brandt, A. y G. C. B. Poore. 2003. Higher classification of the flabelliferan and related Isopoda based on a reappraisal of relationships. Invertebrate Systematics 17:893-923.
- Brazeiro, A., N. Rozbaczylo y. J. M. Fariña. 1998. Distribución espacial de la macrofauna en una playa expuesta de Chile central: efectos de la morfodinámica intermareal. Investigaciones Marinas Valparaíso 26:119-126.
- Brown, A. C. 1983. The ecophysiology of sandy beach animals a partial review. In Sandy Beaches as Ecosystems, A. McLachlan and T. Erasmus (eds). Developments in Hydrobiology #19. Junk, The Hague, Boston, Lancaster. p 575-607.
- Brown, A. C. y A. McLachlan. 1990. Ecology of Sandy Shores. Elsevier Science Publisher B.V. Amsterdam. 328 p.

- Brusca, R. C., R. Wetzer, y S. C. France. 1995. Cirolanidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera) of the tropical eastern Pacific. Proc. San Diego. Society of Naural History 30:1-96.
- Chapman, M. O. y A. J. Underwood, 1995. Rocky Shores. In Coastal Marine Ecology of Temperate Australia. A. J. Underwood and M. O. Chapman (eds). UNSW Press, Sydney.
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2006. PRIMER v6. User manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Cupul-Magaña, L. A. y M. A. Téllez-Duarte. 1997. Variaciones espaciotemporales de la fauna macrobentónica de una playa arenosa y su relación con los cambios del perfil de playa y el tamaño de grano de los sedimentos, en playa el pelícano, Baja California. Ciencias Marinas 23(4):419-434.
- Dahl, E. 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches.

 Oikos 4:27.
- Defeo, O. 1996. Recruitment variability in sandy beach macroinfauna: much to learn yet.

 Revista Chilena de Historia Natural 69:615-630.
- Defeo, O., J. Gómez, y D. Lercari. 2003. The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? Journal of Coastal Research 35:352-362.
- Defeo, O. y A. McLachlan. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multiscale analysis. Marine Ecology Progress Series 295:1-20.

- Defeo, O., A. McLachlan, D. S. Schoeman, T. A. Schlacher, J. Dugan, A. Jones, M. Lastra y F. Scapini. 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. Estuarine, Coastal and Shelf Science 81:1-12.
- Dexter, D. M. 1979. Community structure and seasonal variation in intertidal Panamian sandy beaches. Estuarine, Coastal and Shelf Science 9:543-558.
- Dexter, D. M. 1985. Distribution and life histories of abundant crustaceans of four sandy beaches of south-eastern New South Wales. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 36:281-289.
- Emery, K. O. 1961. A simple method of measuring beach profiles. Limnology and Oceanography 6:90-93.
- Folk, R. L. y W. C. Ward. 1957. Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. Journal of Sedimentary Petrology 27:3-26.
- Geissert, D. 1999. Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz, Investigaciones Geográficas. Boletín del Instituto de Geografía 40:23-47.
- Giménez, L. y B. Yannicelli. 1997. Variability of zonation patterns in temperate microtidal Uruguayan beaches with different morphodynamic types. Marine Ecology 160:197-207.
- González, E. y M. Thiel. 2004. Índice bibliográfico sobre biodiversidad acuática de Chile: crustáceos peracáridos (Crustacea). Ciencia y Tecnología del Mar 27(1):133-150.

- González, E.; M. Thiel, P. Haye, N. Bruce, J. Lowry y D. Roccatagliata. 2006. Notebook of Third International Course on Ecology and Taxonomy of Peracarida. Universidad Católica de Chile, Coquimbo. 277 p.
- Hammer, Ø.; D. A. T Harpe. y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Paleontología Electrónica 4:9.
- Haynes, D. y G. P. Quinn. 1995. Temporal and spatial variability in community structure of a sandy intertidal beach, Cape Patterson, Victoria, Australia. Marine and Freshwater Research 46:931-42.
- Heard, R. W. 1982. Guide to common tidal marsh invertebrates of the northeastern Gulf of Mexico. Mississippi-Alabama Sea Grant Consortium MASGP-79-004. 88 p.
- Hernández, C., S. H. Contreras, J. A. Gallardo y J. M. Cancino. 1998. Estructura comunitaria de la macroinfauna a lo largo de una playa arenosa de Chile central: Lenga, Bahía San Vicente. Revista Chilena de Historia Natural 71:303-311.
- Holland, A. F. y T. T. Polgar. 1976. Seasonal changes in the structure of an intertidal community. Marine Biology 37:341-348.
- INEGI, 2003. Anuario Estadístico de los Estados Unidos Mexicanos. Edición 2002. No. 61.
- Jaramillo, E., A. McLachlan, y P. Coetzee. 1993. Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. Marine Ecology Progress Series 101:105-118.
- Jaramillo, E., J. Dugan y H. Contreras. 2000. Abundance, tidal movement, population structure and burrowing rate of *Emerita analoga* (Anomura, Hippidae) at a

- dissipative and reflective sandy beach in South Central Chile. Marine Ecology 21(2):113-127.
- Junoy, J., C. Castellanos, M. J. Viéitez, R. M. De la Huz y M. Lastra. 2005. The macroinfauna of the Galician Sandy beaches (NW Spain) affected by the prestige oil-spill. Marine Pollution Bulletin 50:526-536.
- Kensley, B. y M. Schotte. 1989. Guide to the marine isopod crustaceans of the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 308 p.
- Leber, K. M. 1982. Seasonality of macroinvertebrates on a temperate, high wave energy sandy beach. Bulletin of Marine Science 32:86-98.
- Lepka, D. L. 2008. Macrofauna de praias arenosas com diferentes graus de marfodinamismo no parque estadual da ilha do Cardoso, sp Brasil. Mestre em Ciências Biológicas área de concentracão Zoologia. Universidad Federal de Panama. 75 p.
- Loza, C. L. 1990. Prospección ecológica de *Scomberomorus maculantus* (Mitchill, 1815) en ejemplares capturados en los años 1980, 1981 y 1982 en la zona costera de Villa Rica, Mpio. de Actopan, Ver, Méx. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa Ver. 60 p.
- Martin J. W. y G. E. Davis. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County Science Series 39:1-124.
- Martínez, P. M. G. 2013. Morfodinámica y variación espacio-temporal de la fauna de cuatro playas arenosas del estado de Veracruz, México. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 48 p.

- McGwyne, L. y A. McLachlan. 1992. Ecology and management of sandy coasts. University of Port Elizabeth, South Africa, Institute for Coastal Research, Report No. 30.
- McLachlan, A. 1977. Studies on the psammolittoral meiofauna of Algoa Bay II. The distribution, composition and biomass of the meiofauna and macrofauna communities. Zoologica Africana 12:33-60.
- McLachlan, A. 1980. Intertidal zonation of macrofauna and stratification of meiofauna on high energy sandy beaches in the Eastern Cape, South Africa. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene 44:213-223.
- McLachlan, A. 1988. Behavioural adaptations of sandy beach organisms: an ecological perspective. In Behavioural Adaptations lo Intertidal Life G. Chelazzi and M. Vannini (eds). Plenum Publishing Corporation, New York. p. 449-475
- McLachlan, A. y A. Dorvlo. 2005. Global patterns in sandy beach macrofauna communities. Journal of Coastal Research 21:674-687.
- McLachlan, A. y A. Brown, 2006. The Ecology of Sandy Shores. Academic Press Elsevier.

 2nd ed. 392 p.
- Méndez, U. M. N., V. Solis-Weiss, y A. Carranza-Edwards. 1985. La importancia de la granulometría en la distribución de organismos bentónicos. Estudio de Playas del Estado de Veracruz, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología 13(3):45-56.

- Miranda, M. M. 2012. Estructura de las comunidades de macroinvertebrados de la zona mesolitoral de playas arenosas del centro de Veracruz. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 54 p.
- Muñoz, I. D., C. A. Mendoza, G. F. López, M. M. Hernández y A. A. Soler. 2001. Manual de análisis de suelos: México, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 82 p.
- Naylor, E. y S. Rejeki. 1996. Tidal migrations and rhythmic behavior of sandbeach Crustacea. Revista Chilena de Historia Natural 69:475-484.
- NCSS. 2007. Software, Cruncher statistical systems. Kayseville-Utah, USA.
- Ocaña F., Y. Apín, Y. Cala, A. Vega, A. Fernández y E. Córdova. 2012. Distribución espacial de los macroinvertebrados de playas arenosas de Cuba oriental. Revista de Investigaciones Marinas 32(1):428-439.
- Ortiz-Lozano, L.D., P. Arceo-Briseño, A. Granados-Barba, D. Salas-Monreal·y L. Jiménez-Badill. 2009. Zona Costera, Cap. 5. En: Castellanos Ribot, A. (coord.) y Cols. Atlas del Patrimonio Natural de Veracruz. 1ª ed. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México. p. 110-130.
- Pacheco, R. S. 2010. Patrones de distribución de la macroinfauna en cuatro playas arenosas del estado de Veracruz, México. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 41 p.

- Rafaelli, D., I. Karakassis y A. Galloway 1991. Zonation schemes on sandy shores: a multivariate approach. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 148:241-253.
- Rocha-Ramírez, A., A. Ramírez-Rojas, R. Chávez-López y J. Alcocer. 2007. Invertebrate assemblages associated with root masses of Eichhornia crassipes (Mart.) Solms-Laubach 1883 in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. Aquatic Ecology 41:319-333.
- Salvat, B. 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sediments meubles intertidaux et la resciences de partition vertical de la jemme endogée. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences. Paris 259:1576-1579.
- San Vicente, C. y J. C. Sorbe. 1999. Spatio-temporal structure of the suprabenthic community from Creixell beach (western Mediterranean). Acta Oecologica 20(4):377-389.
- Secretaría de Marina. 2013, 2014. Tabla de predicción de mareas. Disponible en:

 http://www.semar.gob.mx/hidrocart/grafnum/grafnum_tuxpan.htm. Fecha de acceso: Marzo 2014.
- Sigma Plot 11.0. Systat Software Inc., San Jose, CA.
- Smith, R. I. 1964. Keys to marine invertebrates of the Woods Hole region: a manual for the identification of the more common marine invertebrates. Spaulding Company, Randolph, M.A. 208 p.

- Smith, D. L. 1977. A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae.

 Kendall/Hunt Publishing Co. USA. 161 p.
- Soares, R., R. Fernandes y A. G. Soares. 2006. Community structure of macrobenthos in two tropical sandy beaches with different morphodynamic features, Rio de Janeiro, Brazil. Marinr Ecology 27:160-169.
- Tarazona, J.; C. Paredes y M. Igreda. 1986. Estructura del macrobentos en las playas arenosas de la zona de Lima. Revista de Ciencias. U. N. M. S. M. 74(1):103-116.
- Tinley, K. L. 1985. Coastal dunes of South Africa. South African National Science Progress Report no. 109. Foundation for Research Development, Pretoria, South Africa.
- Torres, G. M. 2010. Ecología de la taxocenósis de peracáridos macrobentónicos en playas arenosas protegidas: análisis multiescala de los patrones ecológicos y consideraciones para el manejo sustentable. Tesis, Centro de Investigaciones Biológicas, S. C., La Paz, B.C.S. 176 p.
- Torres, R. A. 2012. Variación espacio-temporal de la comunidad macrobentónica del intermareal de la playa "El Conchalito", B. C. S., México. Tesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 102 p.
- Vidal, C., M. A. Losada, R. Medina y I. Losada. 1995. Modelos de morfodinámica de playas. Ingeniería del Agua 2:55-74.

- Williams, A. B. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 550 p.
- Yannicelli, B., R. Palacios, y L. Giménez, 2001. Activity rhythms of two cirolanid isopods from an exposed microtidal sandy beach in Uruguay. Marine Biology 138(1):187-197.