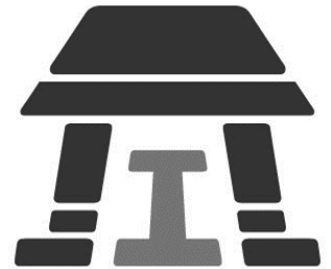




UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA



VARIACIÓN NICTEMERAL DE LA ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLAJES  
DE MACROINVERTEBRADOS DE UNA PLAYA ARENOSA DEL CENTRO

NORTE DE VERACRUZ

TESIS

Para obtener el título de

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

---

MARÍA JULIA SANTIAGO GRANADOS

DIRECTOR DE TESIS: DR. ARTURO ROCHA RAMÍREZ



LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA DE BAZ, ESTADO DE MÉXICO, 2015.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

## DEDICATORIAS

*Este es un logro dedicado principalmente a mi familia, que nunca me ha dejado claudicar, y que ha apoyado todas y cada una de mis decisiones; los quiero infinitamente...*



A mis padres, DAVID y GABY, por siempre buscar la manera de alentarme a dar lo mejor de mí. Ésta es una manera de retribuirles, aunque sea un poco, todo lo que han hecho por mí desde antes de que naciera.

A mis hermanos:

RAQUEL, mi mejor amiga y compañera de aventuras. La que siempre tiene para mí la mejor de las sonrisas y el mayor de los cariños. Sin tu apoyo, confianza y energía tan bonita, el tránsito por el sendero de la vida no sería tan divertido. Gracias por estar siempre para mí y conmigo, y por hacer de la hermandad el mejor de los pactos.

DAVID, por siempre mi bebé. Jamás olvidaré cómo me despertabas por las madrugadas cuando al estudiar, me quedaba dormida sobre la mesa. Cada día aprendo a descubrirte y admirarte como una persona apasionada y cómo debe lucharse con todas las fuerzas por lo que más se anhela. Gracias por absolutamente todo, hermanito.

A mis abuelitos, MIMÍ y HESQUIO, mis padrinos LAURO y GABY quienes no han hecho más que demostrarme su cariño y apoyo desde que tengo memoria.

A toda mi familia por ser y estar.

A mis amigos y compañeros de la carrera, con quienes comparto memorias maravillosas y a quienes debo en gran parte el haber disfrutado tanto esta etapa. Gracias por su amistad y por creer en mí.

Por último, a todas las personas con las que he coincidido en mismo tiempo y espacio, y que sin duda llegaron a mi vida para quedarse.

**GRACIAS, VIDA.**

## AGRADECIMIENTOS

Principalmente a mi asesor y padre académico, el DR. ARTURO ROCHA RAMÍREZ quien al adoptarme como parte de este proyecto, me brindó su cariño materializado en conocimiento, dedicación, confianza y paciencia. Infinitas gracias por todo lo que me dio y enseñó y por ser parte importante de mi formación académica y como ser humano.

Al M. EN C. RAFAEL CHÁVEZ LÓPEZ, a quien admiro, respeto y agradezco el tiempo y consejos brindados. Se convirtió en un gran ejemplo y apoyo en mi última etapa.

A mis sinodales:

- DR. GUILLERMO HORTA PUGA
- M. EN C. ADOLFO CRUZ GÓMEZ
- M. EN C. JOSÉ ÁNGEL LARA VÁZQUEZ

Por los comentarios y aportaciones para el enriquecimiento de este trabajo.

Por último, a mis profesores de carrera, a la FES IZTACALA y la UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, por abrirme las puertas a un universo nuevo, el del conocimiento, y enseñarme a saborear la BIOLOGÍA.

“SOMOS UNA ISLA DE VIDA EN UN MAR DE MUERTE”  
ANÓNIMO

## ÍNDICE

	<i>Página</i>
<b>Apéndice 1. Nomenclatura empleada</b> .....	6
<b>Resumen</b> .....	7
<b>1. Introducción</b> .....	8
Las playas arenosas como un ecosistema costero.....	8
Macroinvertebrados.....	9
Definición.....	9
Taxa representativos de playas arenosas.....	9
La zona de "swash" o de "lavado".....	10
Adaptaciones de la macrofauna.....	12
Importancia ecológica.....	12
Ciclos nictemerales.....	13
Ritmos mareales-lunares y su relación con los relojes biológicos....	13
<b>2. Antecedentes</b> .....	15
<b>3. Justificación</b> .....	17
<b>4. Hipótesis</b> .....	18
<b>5. Objetivos</b> .....	19
<b>6. Materiales y método</b> .....	20
Área de estudio.....	20
Trabajo en campo.....	22
Clasificación de los núcleos.....	23
Trabajo en laboratorio.....	24
Análisis estadístico.....	24
Análisis de ordenación indirecta EMNM.....	25
<b>7. Resultados</b> .....	26
Ambientales.....	26
Biológicos.....	31
<b>8. Discusión</b> .....	45
Caracterización ambiental de la playa.....	45
Macroinvertebrados.....	48
<b>9. Conclusiones</b> .....	52
<b>Literatura citada</b> .....	53

Apéndice 1. Nomenclatura empleada

---

<b>ND</b> = Luna nueva-día	<b>MD</b> = Cuarto menguante-día
<b>NN</b> = Luna nueva-noche	<b>MN</b> = Cuarto menguante-noche
<b>LD</b> = Luna llena-día	<b>CD</b> = Cuarto creciente-día
<b>LN</b> = Luna llena-noche	<b>CN</b> = Cuarto creciente-noche
<b>MYN</b> = Mayo luna nueva, 2013	<b>DN</b> = Diciembre luna nueva, 2013
<b>JLL</b> = Julio luna llena, 2013	<b>FM</b> = Febrero cuarto menguante, 2014
<b>OM</b> = Octubre cuarto menguante, 2013	<b>MAC</b> = Marzo cuarto creciente, 2014
<b>NI</b> = Núcleo inicial	<b>ND</b> = Núcleo duplicado
<b>NNb</b> = Núcleo nuevo durante bajamar	<b>NNp</b> = Núcleo nuevo durante pleamar
<b>NDb</b> = Núcleo duplicado durante bajamar	<b>NDp</b> = Núcleo duplicado durante pleamar
<b>10:00I</b> = 10:00 hrs INICIO	<b>10:00T</b> = 10:00 hrs. TÉRMINO
<b>11:00I</b> = 11:00 hrs INICIO	<b>11:00T</b> = 11:00 hrs. TÉRMINO
<b>17:00I</b> = 17:00 hrs INICIO	<b>17:00T</b> = 17:00 hrs. TÉRMINO

---

## RESUMEN

Las playas arenosas son hábitat de numerosas especies de macroinvertebrados que incluyen principalmente crustáceos, que viven en el sedimento y presentan movimientos de migración diarios o estacionales. En 24 horas, las oscilaciones de las variables ambientales juegan un papel fundamental en la caracterización de la macrofauna en estos hábitats. En este estudio se analizó la variación nictemeral de la estructura de los ensamblajes de invertebrados en la playa arenosa Villa Rica, en diferentes fases lunares. En mayo, julio, octubre y diciembre de 2013, y febrero y marzo de 2014, se recolectó a los invertebrados cada 3 horas durante un ciclo nictemeral. Se ubicaron dos transectos en la zona intermareal, en cada uno se tomaron 5 muestras de arena con un nucleador de 15.5 cm de  $\Theta$ , a una profundidad de 20 cm; las muestras se tamizaron y se fijaron *in situ*. Simultáneamente, se registraron las variables ambientales. Con la matriz de similitud de Bray Curtis de variables ambientales y biológicas, se ejecutó un análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico. La riqueza fue de 18 especies, las dominantes fueron *Scolelepis squamata*, *Excirrolana* sp., *E. braziliensis* y *Emerita benedicti*. En las tres fases lunares, los poliquetos presentaron la densidad total mayor y la menor los moluscos. Las densidades mayores se registraron durante el día (83,069 org m<sup>-2</sup>). El EMNM mostró un elevado valor de similitud entre variables ambientales-ciclo lunar; sin embargo, existe agrupamiento en 3 conjuntos: a) luna llena día y noche, con los valores máximos de temperatura de la arena y el agua; 2) el grupo B con los valores máximos en el ancho de la zona de barrido en luna nueva de mayo (día y noche) y en luna nueva diciembre; así como en cuarto menguante de octubre durante el día; c) el grupo C conformado principalmente por cuarto menguante noche y día de octubre y febrero; cuarto creciente día y noche, que presentaron los valores máximos de velocidad del viento y que coincidieron con la temporada de "nortes". En el EMNM de biológicos se agruparon dos conjuntos: a) el grupo A estuvo representado por valores de densidad de todas las fases lunares, de todos los meses se caracterizó porque en él se encuentran las seis especies raras; b) en el agrupamiento B intervinieron tres fases lunares: ND, NN Y LN. En todas las horas que aquí se presentan, existieron como especies comunes *S. squamata*, *Pseudohaustorius* sp., *D. variabilis*, *D. texasianus*, *E. benedicti* y *Excirrolana* sp. Los ciclos nictemerales estudiados fueron relativamente homogéneos en cuanto a la composición faunística; es decir, con excepción de las especies raras, la mayor parte de las especies fueron comunes para las fases lunares y/o meses, así como para las horas del día y la noche; esto aunado a que las diferencias entre las variables ambientales no resultaron ser significativas, contribuyeron a que exista una gran similitud en la estructura del ensamblaje de macroinvertebrados.



## 1.- INTRODUCCIÓN

### 1.1 LAS PLAYAS ARENOSAS COMO UN ECOSISTEMA COSTERO

La zona costera se encuentra definida por la interacción entre el medio terrestre, marino y la atmósfera. En México, dicha zona está representada por 263 municipios costeros, 150 con frente de playa y 113 interiores adyacentes a estos (Lara-Lara, 2008).

Las playas arenosas son ecosistemas costeros que cubren la mayor parte de la zona intermareal en el mundo, están constituidas por diferentes tamaños de grano, con determinada composición mineralógica y contenido variable de materia orgánica (Martínez, 2013). Estos ecosistemas juegan un papel importante en el reciclado de materia orgánica y nutrientes; así como en la estabilidad de la línea de costa (Leewis *et al.*, 2012) ya que poseen la habilidad de absorber la energía del oleaje (McLachlan y Brown, 2006); además de tratarse del hábitat de numerosas especies de macroinvertebrados que conforman ensamblajes y que de acuerdo a las características físicas de la playa varían en su riqueza, abundancia y biomasa (McLachlan *et al.*, 1993; Martínez, 2013).

## 1.2 MACROINVERTEBRADOS

### 1.2.1 DEFINICIÓN

De manera general, se define a los macroinvertebrados acuáticos como aquellos organismos que logran ser retenidos por una malla con abertura entre 200 y 500  $\mu\text{m}$  (Durán y Pardos, 2009).

### 1.2.2 TAXA REPRESENTATIVOS EN PLAYAS ARENOSAS

Las especies que componen los ensamblajes se han reconocido como habitantes típicos de playas arenosas e incluyen a organismos de talla pequeña, como los crustáceos, de los cuales los peracáridos son el grupo dominante (Miranda, 2012); sin embargo, se incluyen a otros grupos de invertebrados como poliquetos, moluscos y en menor proporción vertebrados (Martínez, 2013). Estos organismos viven sobre el sedimento y presentan movimientos de migración diarios, por lo que algunas especies son consideradas como "cabalgadores del swash" o "surfeadores" (Vanagt *et al.*, 2008).

Las densidades de estos organismos exhiben variaciones espaciales importantes a lo largo de la costa, respondiendo a gradientes morfodinámicos diversos. La heterogeneidad en estos ecosistemas conlleva a que exista una riqueza de especies baja, con distribución agregada o en "parches" (Brazeiro *et al.*, 1998). Esta distribución puede tener diferentes causas, que van desde factores abióticos como energía del oleaje, marea, pendiente, viento, el clima de la zona de "swash", descarga de ríos; actividades humanas; y bióticos, como la competencia inter-específica, que es un factor clave en la explicación de los patrones de abundancia y tallas individuales; así como, en el desplazamiento de poblaciones competitivamente subordinadas hacia hábitats sub óptimos (Defeo y

McLachlan, 2005). Esto significa que los parámetros abióticos, en conjunto con las características biológicas de cada especie, delimitan las zonas de distribución de las especies a una o varias secciones de la playa.

El conocimiento de los patrones y procesos que gobiernan la variabilidad espacio-temporal del reclutamiento de los macroinvertebrados en las playas arenosas; así como su relación con el tamaño de la población desovante, es crucial para entender la dinámica de una población en el tiempo. En el caso de organismos bentónicos, su ciclo de vida es complejo e involucra una fase larval planctónica; que es afectada por procesos de transporte y dispersión, los cuales ocasionan una variabilidad alta en el reclutamiento (Defeo, 1996; Escobar *et al.*, 1997; Brazeiro *et al.*, 1998; Defeo y McLachlan, 2005).

#### **1.2.2.1 LA ZONA DE “SWASH” O DE “LAVADO”**

La zona de “swash” o “lavado” tiene grandes implicaciones en los invertebrados bentónicos que habitan en ella, ya que aparentemente sus respuestas están relacionadas con el clima de dicha zona (Schwartz, 2005), más aún que por el clima de la ola (McArdle y McLachlan 1991). La zona de swash es aquella que da la apariencia de “espejo”, característico de las playas arenosas (Figura 1) (McArdle y McLachlan, 1991).

Riedl (1971), describió el mecanismo de flujo de agua del mar hacia la playa, en donde la dinámica y posición de la línea de efluente genera dos zonas: saturada y no saturada. Dichas zonas se encuentran determinadas por la medida en que el agua se infiltra en el sedimento, así como la zona por encima de la cual la fauna es incapaz de enterrarse.

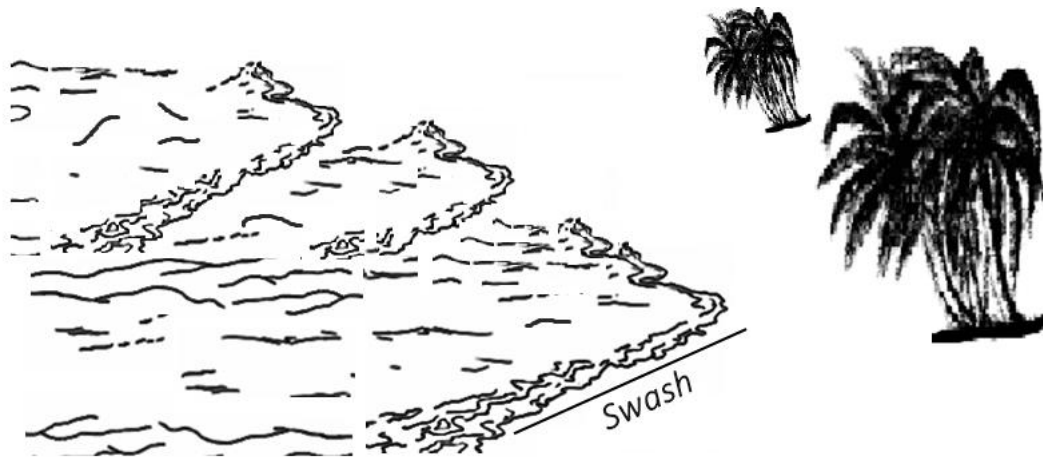


Figura 1. Ubicación espacial de la zona de SWASH de una playa disipativa típica (Tomado y modificado de: McLachlan, 2006)

La implicación en términos físicos que tiene el swash en la playa, es principalmente en los cambios en el perfil de esta, dependiente de la interacción de los procesos de “swash y backwash”. El swash corre hacia arriba de la playa llevando consigo arena, por lo tanto, tiende a causar la acreción y el aumento en la pendiente de playa; el backwash o retrolavado es el efecto opuesto. El periodo en que el swash se presenta en una playa disipativa típicamente fluctúa entre los 20 y 50 segundos (McLachlan y Brown, 2006).

En términos ecológicos, los procesos agua-sedimento que a esta zona refieren, generan oscilaciones en la cantidad de oxígeno y materia orgánica en el sustrato; así mismo, generan las migraciones y/o enterramiento de la fauna (McArdle y Mclachlan 1991; Schwartz, 2005).

### **1.2.3 ADAPTACIONES DE LA MACROFAUNA**

Una de las características de este tipo de playas, es la inestabilidad que el sustrato presenta debido a la acción que el oleaje ejerce sobre él, por lo que algunas de las adaptaciones morfológicas más importantes requeridas para habitar bajo dichas condiciones incluyen una rápida y poderosa capacidad de enterramiento y movimiento, que sólo pocos taxa han desarrollado (McArdle y McLachlan, 1991; Vanagt *et al.*, 2008); de este modo, los organismos logran mantener sus posiciones en la playa sin ser arrastrados mar adentro, a través apéndices especializados para el enterramiento y mecanismos sensoriales sofisticados, como la reotaxia y el enterramiento en un punto apropiado durante el ciclo mareal. La habilidad para orientarse en situaciones ambientales diversas, es desarrollada particularmente en los organismos semiacuáticos ("respiradores en aire-agua"), como lo son anfípodos, isópodos y braquiuros que habitan en la parte más alta de la playa. Estos organismos toleran la inmersión y emersión del agua, mas no pueden correr el riesgo de ser arrastrados tierra o mar adentro (McLachlan y Brown, 2006).

### **1.2.4 IMPORTANCIA ECOLÓGICA**

Los macroinvertebrados constituyen una fuente de alimento importante en las tramas tróficas de la plataforma continental; debido a que muchas especies son detritívoras, pues se alimentan de la materia orgánica contenida en el sedimento, constituyéndose así como elementos intermediarios de las mallas tróficas de los ecosistemas acuáticos y terrestres.

### **1.3 CICLOS NICTEMERALES**

Los ciclos nictemerales determinan las características de los ecosistemas acuáticos, ya que en un periodo de 24 horas, las fluctuaciones en las variables ambientales afectan la composición de la fauna (Montoya, 2008). En este sentido, las actividades de los organismos en las playas arenosas son afectadas por los ciclos de luz/oscuridad, lunares y mareales. Estos dos últimos generan en la macrofauna, una alternancia en la exposición al aire y la inundación por los movimientos de la marea, resultando así en su migración vertical (Palmer, 2000; Cruz-Motta, 2005).

### **1.4 RITMOS MAREALES-LUNARES Y SU RELACIÓN CON LOS RELOJES BIOLÓGICOS**

Los ritmos mareales pueden ser definidos como un tipo de sincronización biológica que es afectada por los ciclos de la marea en diferentes magnitudes. Estos ritmos mareales pueden ser divididos en dos categorías: 1) cuando la actividad es observada en sincronía con los momentos de pleamar y bajamar de cada día, el periodo del ritmo mareal es de aproximadamente 12.4 horas; 2) cuando los ritmos mareales muestran un periodo aproximado de 24.8 horas (marea semidiurna). A la sincronización con este último se le ha llamado día lunar. Se ha documentado que la actividad de nado es mucho más marcada en la noche que durante el día y que son los relojes biológicos quienes tienen la función de “preparar” a la fauna para los cambios que le esperan a su hábitat (Jones y Hobbins, 1985; Saigusa, 2001; Last *et al.*, 2009).

En regiones costeras, se ha observado que los macroinvertebrados presentan ritmos de desplazamiento o migración, que están correlacionados con las mareas. Estos ritmos han sido a su vez relacionados con variables como los son la presión hidrostática,

acción del oleaje, temperatura y salinidad. En el mismo plano; por ejemplo, la luz y la temperatura son factores clave en los ritmos circadianos universales para plantas y animales (Naylor, 2001).

Las mayores dificultades que conllevan el flujo y reflujo de la marea en playas de sustrato blando, es 1) la desecación del organismo, 2) la imposibilidad de los organismos filtradores para alimentarse; 3) o que actividades como la reproducción, en donde la sumersión es necesaria para algunas especies, no puedan llevarse a cabo en momentos en que la marea está ausente (Palmer, 2000).

Todo lo anterior sugiere, que los macroinvertebrados de playas arenosas, se encuentran sujetos a fluctuaciones marcadas en sus medios físicos; resultado de los ciclos mareales y de día-noche; por lo que se exhiben respuestas de origen endógeno, y exógeno. Estas últimas son las que han sido documentadas en mayor medida. De este modo, como respuesta a las señales ambientales, la fauna de playas arenosas ha desarrollado ritmos de migración que maximizan los recursos alimenticios y la posibilidad de disminuir la depredación; por lo que el tiempo de actividad, debido a la predicción de los cambios en su hábitat, permite a los organismos, sobrevivir y explotar las condiciones físicas del medio (Klapow, 1972; Hacking, 1996; Stillman y Barnwell, 2004; Cruz-Motta, 2005).

## 2.- ANTECEDENTES

Diversas investigaciones a nivel mundial han abordado aspectos como la estructura espacial y la dinámica temporal de los ensamblajes de macroinvertebrados en playas arenosas. Un gran número de autores han relacionado los cambios en las condiciones abióticas de la playa como lo son temperatura, salinidad, tamaño de grano, pendiente, morfodinámica, compactación; así como factores biológicos que influyen en la distribución, y diversidad de macroinvertebrados.

En Europa, se han estudiado playas de España (Pérez y Junoy, 2001; Rodil y Lastra, 2004; Lastra y Schalacher, 2010); Bélgica (Van Hoey *et al.*, 2004); los trabajos realizados en Australia por (Hacking 1996, 1998; Barros *et al.*, 2002); y Sudáfrica (McLachlan, 1996). Para el continente americano, principalmente Sudamérica, se tienen investigaciones en Colombia (Cantera *et al.*, 1994; Riascos y Rallón, 2001); Perú (Tarazona *et al.*, 1986); Brasil (Monteiro y Bemvenuti, 2006); Uruguay (Brazeiro y Defeo, 1996); Chile (Brazeiro *et al.*, 1998; Hernández *et al.*, 1998; Cañete *et al.*, 2010; Acuña *et al.*, 2012); Panamá (Grajales y Vergara, 2004); Ecuador (Aerts *et al.*, 2004) y Cuba (Ocaña *et al.*, 2012).

En cuanto a estudios sobre variación nictemeral refiere, han sido realizadas diversas investigaciones fuera de México, en las que la estructura de los ensamblajes de macroinvertebrados se relaciona principalmente con los ciclos mareales y solares y que a su vez involucran el trabajo en campo y pruebas de laboratorio que generan información acerca de los ciclos de actividad de ciertas especies habitantes de playas arenosas (Jones y Hobbins, 1985; Naylor y Rejeki, 1996; Palmer, 2000; Stillman y Barnwell, 2004; Pardo y



Zacaginini, 2004; Speybroeck *et al.*, 2007) o bien, sobre la influencia de ciertas especies en la colonización de otras (Maria *et al.*, 2011).

En México son escasos los estudios realizados en lo que a playas arenosas refiere, sin embargo, en Baja California se ha estudiado a la macrofauna como bioindicadores (Angeloni, 2003); la taxocenosis de peracáridos (Torres, 2010) y las variaciones en espacio y tiempo respecto a los cambios en el perfil de playa y la composición sedimentológica de ésta (Cupul-Magaña y Téllez-Duarte, 1997).

Para playas veracruzanas, Méndez *et al.* (1985), estudiaron en 29 localidades la influencia de la granulometría en la distribución de los macroinvertebrados. Asimismo se han realizado investigaciones que involucran la variación espacio-temporal de la macrofauna como resultado de la morfodinámica y características ambientales (Pacheco, 2010; Miranda, 2012 y Martínez, 2013). Hasta este momento, existen dos investigaciones que involucren la variación nictemeral de poliquetos y crustáceos (Antillón, 2014; Barbosa, 2014) en la playa Villa Rica. Es por esto que el presente trabajo analizará la variación de la estructura de los ensamblajes de macroinvertebrados (crustáceos, poliquetos y moluscos) durante un ciclo nictemeral en diferentes fases lunares en la playa Villa Rica, Veracruz, México.

### **3.- JUSTIFICACIÓN**

Los ciclos nictemerales, traen consigo cambios en las características ambientales de la playa, por lo que los organismos habitantes de playas arenosas generan respuestas conductuales como la migración a lo largo de la costa, de manera que puedan sobrevivir ante las condiciones de constante estrés que el hábitat les genera. La playa arenosa Villa Rica, resulta ser una zona interesante para probar la influencia de los parámetros ambientales sobre los ensamblajes de macroinvertebrados y de este modo, determinar cuáles son aquellos mecanismos que actúan sobre los organismos, ya sea mediante procesos de control ambiental o bien, por la misma biología de las especies.

#### **4.- HIPÓTESIS**

Si durante un ciclo nictermeral, las características ambientales de la playa se ven afectadas por cambios en el nivel de marea y/o fase lunar, entonces se presentarán diferencias temporal y espacialmente en la estructura de los ensamblajes macrofaunales; reflejándose en la riqueza, abundancia, diversidad y distribución de los organismos.

## **5.- OBJETIVOS**

### **5.1 OBJETIVO GENERAL**

Analizar la variación de la estructura de los ensamblajes de macroinvertebrados durante ciclos nictemerales en diferentes fases lunares en la playa arenosa Villa Rica, Veracruz, México.

### **5.2 PARTICULARES**

- a) Conocer la riqueza de especies en cada ciclo.
- b) Realizar comparaciones entre la densidad de la macrofauna bentónica respecto a las fases lunares y la variación día-noche.
- c) Determinar la relación de los parámetros ambientales con la densidad, riqueza y diversidad en cada ciclo.
- d) Conocer los patrones de distribución de la macrofauna a lo largo de un ciclo nictemeral y entre fases lunares.

## 6.- MATERIAL Y MÉTODOS

### 6.1 ÁREA DE ESTUDIO

La Playa Villa Rica (Figura 2), se encuentra localizada en el municipio de Actopan, Veracruz, entre las coordenadas 19°40'18" N y 96°23'42" W, a una altitud de 10 m.s.n.m. Pertenece a la Unidad Geomorfológica General de Planicie Baja Acumulativa, formada en el Cuaternario y marginal a sistemas montañosos (Geissert, 1999). Presenta clima Aw2, con temperatura media anual de 24.8°C y precipitación media anual de 860.1 mm. En la zona se reconocen tres temporadas climáticas: secas (abril-junio); lluvias (julio-septiembre) y nortes (octubre-marzo) (Rocha-Ramírez *et al.*, 2007). El viento que acompaña a los eventos de norte tiene una acción notoria en la costa, ya que además de producir un oleaje fuerte, su energía alcanza a mover la arena de las playas, misma que se encuentra seca durante la temporada invernal. En el verano, aunque se produzcan vientos huracanados, siempre están acompañados de lluvias torrenciales que empapan las arenas e impiden su erosión.

Es una playa arenosa disipativa, porción de la zona costera norte del estado. Se trata de una playa relativamente estrecha (40-70 m), cuyo ancho es mayor de 54 m durante la marea baja (Vidal *et al.*, 1995). La berma es extensa 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. 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 (Geissert, 1999).

Los vientos dominantes del noreste producen olas que se dirigen hacia la costa formando un ángulo de 30° respecto al meridiano. En la playa de Villa Rica, el ángulo de

incidencia cambia a aproximadamente  $27^\circ$ , lo cual es suficiente para producir una corriente litoral hacia el sur. El tipo de marea es mixta, predominantemente diurna y de poca amplitud (0.5-0.7 m) (Geissert, 1999); el periodo de la marea diurna principal es de 12 h 24 min. Asimismo, se ha reconocido que el promedio del intervalo de mareas para el centro-sur del Golfo de México es de 0.48 m. Se presenta una variación estacional notable con un nivel máximo al final del verano y principios de otoño.

La zona supralitoral se encuentra delimitada por asentamientos humanos. En la porción inferior se encuentran parches pequeños del bejuco de playa (*Ipomoea* sp.) y en la zona mesolitoral el representante más conspicuo es el cangrejo fantasma (*Ocypode quadrata*).

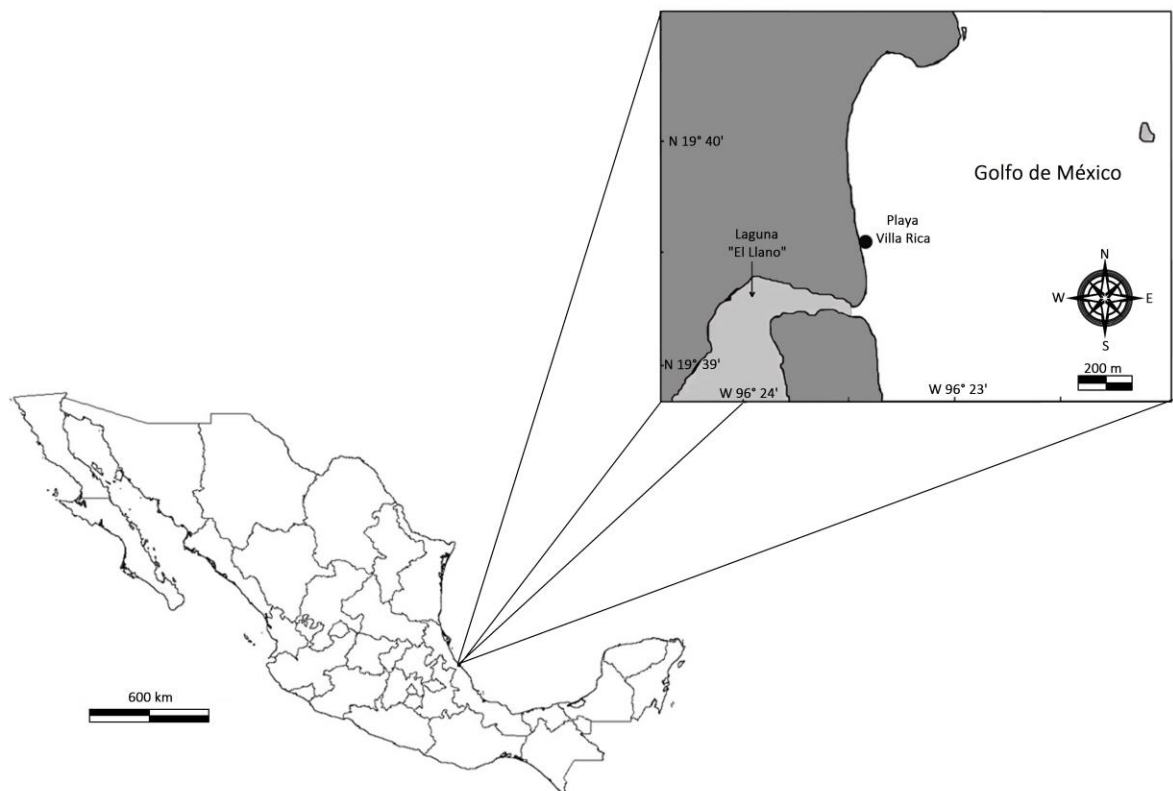


Figura 2. Localización geográfica de la Playa Villa Rica, Veracruz (Fuente: Google Earth).

## 6.2 TRABAJO EN CAMPO

De mayo 2013 a marzo 2014 se realizaron recolectas cada dos meses, durante las fases lunares de cuarto creciente, cuarto menguante, luna nueva y luna llena. Cabe mencionar que el mes de octubre presentó un sesgo en las horas de recolecta correspondientes a la madrugada, debido a las condiciones generadas en la playa, propias de la temporada de “norte”.

Las muestras biológicas fueron recolectadas cada tres horas durante un ciclo nictemeral. En la zona intermareal se ubicaron dos transectos perpendiculares a la línea de costa, separados entre sí por 10 m, ambos marcados cada metro. En cada transecto se tomaron cinco muestras de arena a una profundidad de 20 cm con un nucleador de PVC de  $\varnothing$  15.5 cm, extrayéndose un total de 102 unidades muestrales. Estos puntos de recolecta se movieron perpendicularmente de acuerdo al momento de la marea, tratando de ubicarlos siempre en la zona intermareal (Figura 3). La muestra obtenida del nucleador se tamizó con una malla de 0.5 mm de abertura y los organismos se depositaron en bolsas de plástico fijándose con alcohol al 70%.

En los mismos puntos, se registraron los siguientes parámetros: temperatura del agua y arena (termómetro de suelo OAKTON °C), compactación en el estrato superficial del sedimento (dinamómetro ALFA T-304,  $\text{kg cm}^{-2}$ ), velocidad del viento ( $\text{m s}^{-1}$ ) (medidor de flujo Flowatch JDC), salinidad (refractómetro UPS VISTA A366ATC) y fuerza de la ola ( $\text{kg cm}^{-2}$ ), la amplitud de la marea se registró utilizando la tabla de mareas de la Secretaría de Marina (SEMAR, 2013); a todos los valores se les sumó 0.3 m para evitar valores de marea negativos.

### 6.2.1 CLASIFICACIÓN DE LOS NÚCLEOS

Para lograr dar una interpretación de la zonación de los macroinvertebrados a través de la playa, se realizó la clasificación de los núcleos de arena de la siguiente manera: núcleo inicial (NI), núcleo duplicado (ND), núcleo nuevo bajamar (NNb), núcleo duplicado bajamar (NDb), núcleo nuevo pleamar (NNp), núcleo duplicado pleamar (NDp) (Figura 3). Fue analizada la variación en la densidad, así como la presencia y/o ausencia de los organismos a lo largo del ciclo nictemeral en los diferentes puntos de recolecta. Se construyó una tabla en la que se representa la densidad relativa con la que contribuye cada tipo de núcleo a la densidad total obtenida a lo largo de los seis meses de recolecta.

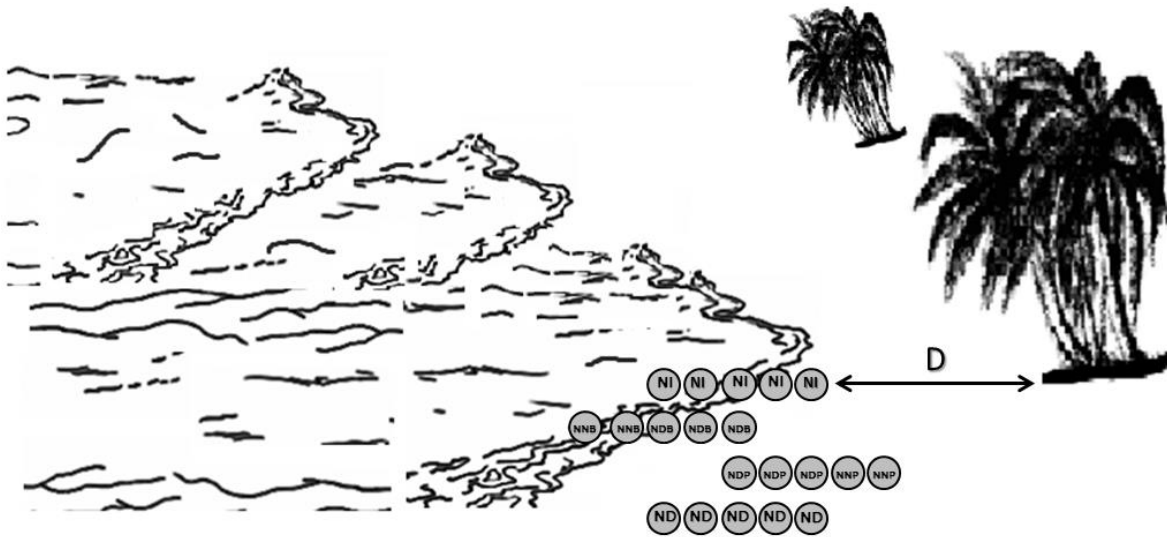


Figura 3. Esquema de la metodología empleada para la extracción de núcleos de arena (D= distancia al primer núcleo).

Por otro lado, se realizó la clasificación de los 5 núcleos tomados de cada transecto, dependiendo su posicionamiento respecto al intermareal. De este modo, los núcleos 1 y 2 (N1 y N2) más cercanos al mar, corresponden a la ZONA SATURADA de la playa; el núcleo (N3) se clasificó como ZONA DE TRANSICIÓN y los núcleos 4 y 5 (N4 y N5) corresponden a la ZONA No SATURADA de la playa.



Adicionalmente se tomó una muestra de sedimento para el análisis de textura y materia orgánica. El cálculo de la pendiente de la playa se realizó a través del criterio de la diferencia de alturas (Emery y Hülsemann, 1961).

### **6.3 TRABAJO EN LABORATORIO**

Los organismos se separaron e identificaron hasta el nivel taxonómico permisible, utilizando los criterios de Abbott (1974), Smith (1964), Smith (1977), Heard (1982), Williams (1984), Kensley y Schotte (1989), Brusca *et al.* (1995) y García-Cubas y Reguero (2004, 2007).

Las muestras 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 ( $\phi = \log_2 \text{ mm}$ ) para realizar el análisis granulométrico y de materia orgánica, por el método de Walkley y Black (Muñoz *et al.*, 2001).

### **6.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO**

Se elaboró la base de datos de cada recolecta en el programa Excel. Se obtuvo el promedio de los valores de abundancia de las especies, mismos que fueron estandarizados para ser expresados en términos de densidad ( $\text{org m}^{-2}$ ). La normalidad de los datos fue probada a través de la prueba W de Shapiro-Wilk. Posteriormente la prueba de Kruskal-Wallis ( $p < 0.05$ ), se empleó para examinar las diferencias de las variables ambientales respecto a las fases lunares (NCSS, 2007).

Con los valores promedio de densidad de las condiciones iniciales (es decir, los valores registrados únicamente para la primera hora de recolecta de cada ciclo nictemeral) se estimaron los valores de diversidad usando el índice de Shannon-Wiener.

La determinación de las especies dominantes se llevó a cabo a través del criterio de Olmstead-Tukey, basado en la relación entre las densidades de los organismos y sus frecuencias de aparición; las especies dominantes son aquellas que presentan la densidad y la frecuencia mayor a ambas medias.

#### **6.5.1 ANÁLISIS DE ORDENACIÓN INDIRECTA**

El análisis de las variables ambientales y datos de la macrofauna incluyó la construcción de una matriz de similitud. Posteriormente, se ejecutó un análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (EMNM). Este análisis se llevó a cabo a través del software PRIMER V6 (Plymouth Routines In Multiecolological Research) (Clarke, 1993).

## 7.- RESULTADOS

### 7.1 AMBIENTALES

#### 7.1.1 ANÁLISIS DEL SEDIMENTO

- **TEXTURA Y PENDIENTE**

El sitio de estudio se encuentra constituido por arenas finas a medianas, y con pendientes del 3 al 8 %, que son débilmente inclinadas.

Respecto a la textura, para DN08 hubo un cambio en el tamaño de partícula, observándose un incremento en el tamaño de esta respecto a las demás horas del ciclo.

- **MATERIA ORGÁNICA**

La cantidad de materia orgánica en el sedimento del área de estudio osciló entre 0.21-0.61 %.

El valor menor se registró para diciembre y el mayor para mayo (Figura 4).

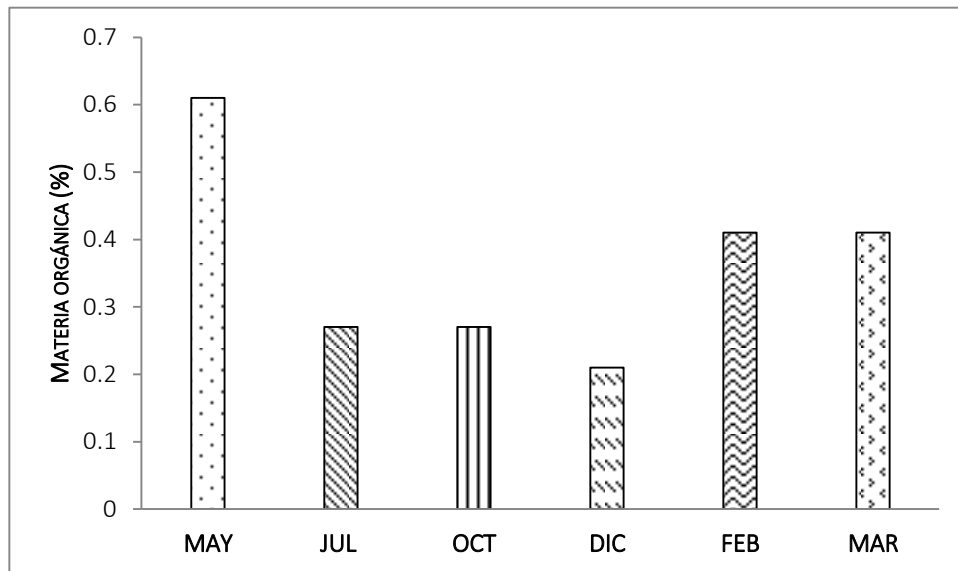


Figura 4. Variación en materia orgánica (%) contenida en el sedimento de la playa arenosa Villa Rica, durante seis ciclos nocturnales.

### 7.1.2 PARÁMETROS FÍSICOQUÍMICOS

En la mayoría de los casos, las variables ambientales resultaron ser estadísticamente iguales (Kruskal Wallis  $p < 0.05$ ) entre los meses de recolecta. Sin embargo, febrero y marzo resultaron ser muy similares entre sí.

La temperatura del sedimento osciló entre los 24-28 °C y presentó diferencias en mayo, julio y marzo; mientras que la temperatura del agua osciló entre 24-27°C. La distancia al primer núcleo presentó diferencias significativas en mayo y julio (Tabla 1).

Tabla 1. Variables promedio ( $\pm\sigma$ ) ambientales registradas para la playa arenosa Villa Rica, Veracruz durante seis ciclos nictemerales. Los valores con la misma literal dentro de cada renglón son estadísticamente iguales (Kruskal Wallis  $p<0.05$ )

PARÁMETRO	MAYO	JULIO	OCTUBRE	DICIEMBRE	FEBRERO	MARZO
Distancia al primer núcleo	35.02 $\pm$ 2.13	53.56 $\pm$ 3.91	25.50 $\pm$ 5.24 <sub>a</sub>	21.20 $\pm$ 4.40 <sub>ab</sub>	19.40 $\pm$ 2.65 <sub>abc</sub>	20.90 $\pm$ 2.40 <sub>abc</sub>
Temp. arena (°C)	27.30 $\pm$ 0.55 <sub>a</sub>	31.00 $\pm$ 1.65 <sub>b</sub>	28.20 $\pm$ 1.70 <sub>abc</sub>	26.80 $\pm$ 1.24 <sub>acd</sub>	25.00 $\pm$ 1.30 <sub>cde</sub>	24.20 $\pm$ 0.70 <sub>e</sub>
Temp. agua (°C)	26.60 $\pm$ 1.54 <sub>a</sub>	30.81 $\pm$ 0.80	27.60 $\pm$ 1.20 <sub>ab</sub>	26.00 $\pm$ 0.41 <sub>abc</sub>	24.80 $\pm$ 0.70 <sub>bcd</sub>	24.30 $\pm$ 0.64 <sub>d</sub>
Salinidad (UPS)	35.00 $\pm$ 1.90 <sub>a</sub>	35.22 $\pm$ 2.33	34.50 $\pm$ 0.55	34.44 $\pm$ 0.90	37.22 $\pm$ 1.00	36.00 $\pm$ 0.50
Altura de la marea (cm)	0.15 $\pm$ 0.22 <sub>a</sub>	0.20 $\pm$ 0.15 <sub>ab</sub>	0.30 $\pm$ 0.12 <sub>abc</sub>	0.40 $\pm$ 0.20 <sub>abcd</sub>	0.20 $\pm$ 0.15 <sub>abcde</sub>	0.20 $\pm$ 0.12 <sub>abcde</sub>
Fuerza de la ola (kg cm <sup>-2</sup> )	0.14 $\pm$ 0.06	0.08 $\pm$ 0.03 <sub>ab</sub>	0.07 $\pm$ 0.01 <sub>abc</sub>	0.08 $\pm$ 0.03 <sub>abcd</sub>	0.08 $\pm$ 0.02 <sub>abcde</sub>	0.08 $\pm$ 0.02 <sub>abcde</sub>
Vel. del viento (m s <sup>-1</sup> )	1.50 $\pm$ 1.14 <sub>a</sub>	1.40 $\pm$ 1.66 <sub>ab</sub>	4.00 $\pm$ 1.65 <sub>abc</sub>	1.20 $\pm$ 1.50 <sub>abcd</sub>	3.40 $\pm$ 3.75 <sub>abcde</sub>	4.50 $\pm$ 1.43 <sub>ace</sub>
Ancho zona de barrido (m)	7.70 $\pm$ 5.17 <sub>a</sub>	6.90 $\pm$ 1.17 <sub>ab</sub>	11.90 $\pm$ 2.04 <sub>ac</sub>	7.00 $\pm$ 3.30 <sub>abcd</sub>	7.00 $\pm$ 1.94 <sub>abcde</sub>	9.70 $\pm$ 1.58 <sub>acde</sub>
Compactación de arena (kg cm <sup>-2</sup> )	0.03 $\pm$ 0.00 <sub>a</sub>	0.04 $\pm$ 0.00 <sub>ab</sub>	0.03 $\pm$ 0.01 <sub>abc</sub>	0.03 $\pm$ 0.01 <sub>abcd</sub>	0.02 $\pm$ 0.00 <sub>abcde</sub>	0.02 $\pm$ 0.00 <sub>acde</sub>

La altura marea osciló entre los 0.15 y 0.40 cm; la fuerza ola 0.07 y 0.14 kg cm<sup>-2</sup>; la velocidad del viento 1.20-4(m s<sup>-1</sup>); la compactación de la arena 0.02 y 0.04 (kg cm<sup>-2</sup>). Como generalidad, durante cada ciclo se presentaron dos pleamares y una bajamar.

#### **7.1.2.1 ANÁLISIS DE ORDENACIÓN INDIRECTA**

Se reconocieron tres grupos en el análisis de ordenación. El grupo A estuvo conformado por luna llena día y noche, en la que se registraron los valores máximos de temperatura de la arena y el agua. El grupo B se caracterizó por tener los valores máximos en el ancho de la zona de barrido en luna nueva de mayo (día y noche) y en luna nueva diciembre a las 11:00 hrs); así como en cuarto menguante de octubre durante el día (14:00 y 17:00T hrs). El grupo C se encontró conformado principalmente por cuarto menguante noche y día de octubre y febrero; cuarto creciente día y noche, que presentaron los valores máximos de velocidad del viento; los meses coincidieron con la temporada de “nortes”. Luna nueva (MY22) se registró el valor máximo del ancho de la zona de barrido de todo el estudio (Figura 5).



## 7.2 MACROFAUNA

### 7.2.1 RIQUEZA DE ESPECIES

El ensamblaje de macroinvertebrados se encontró representado por una riqueza (S) constituida por 18 taxa. Los crustáceos contribuyeron con el 50%, los poliquetos 28% y moluscos el 22%. Se presentaron seis especies comunes para los seis meses: *Donax variabilis* Say 1822, *Emerita benedicti* Schmitt, 1935, *Exciorolana braziliensis* Richardson, 1912, *Exciorolana* sp. Richardson, 1912 y *Scolecopsis squamata*. Müller, 1806; dos especies comunes para cinco de los meses: *Albunea paretii* Guérin-Méneville, 1853, *Pseudohaustorius* sp.; tres especies comunes para tres de los meses: *Donax texasianus* Philippi, 1847, *Pisionides* sp. Aiyar y Alikunhi, 1940 y *Terebra taurina* Lightfoot, 1786; *Magelona johnstoni* Fiege, Lichery y Mackie, 2000 y *Sigalion mathildae* Adouin y Milne-Edwards, 1830, se encontraron presentes en mayo y julio. Se registraron como especies raras *Lucifer* sp. Thompson, 1829, *Lumbrineris* sp. Blainville, 1828, *Olivella minuta* Link, 1807 y Palaemonidae sp. (octubre); *Ancinus jarocho* Rocha-Ramírez, Chávez-López y Peláez-Rodríguez, 2010 (diciembre) y Caprellidae sp. (febrero).

La mayor riqueza específica se presentó en luna llena de julio (S=12), mientras que la menor en luna nueva de diciembre (S=8). Se registraron cuatro especies dominantes: *S. squamata*, *Exciorolana* sp., *E. braziliensis* y *E. benedicti*, que en conjunto contribuyen en el 94.2% de la densidad total del ensamblaje.



## 7.2.2 DIVERSIDAD

La diversidad para el día y la noche es de 1.58 y 1.62 bits org<sup>-1</sup>, respectivamente.

Respecto a la diversidad en las muestras recolectadas en las condiciones iniciales, los valores mayores se presentaron en MYN10I (1.23 bits org<sup>-1</sup>) y OM17I (1.01 bits org<sup>-1</sup>); mientras que el valor menor se presentó en MAC11I (0.22 bits org<sup>-1</sup>).

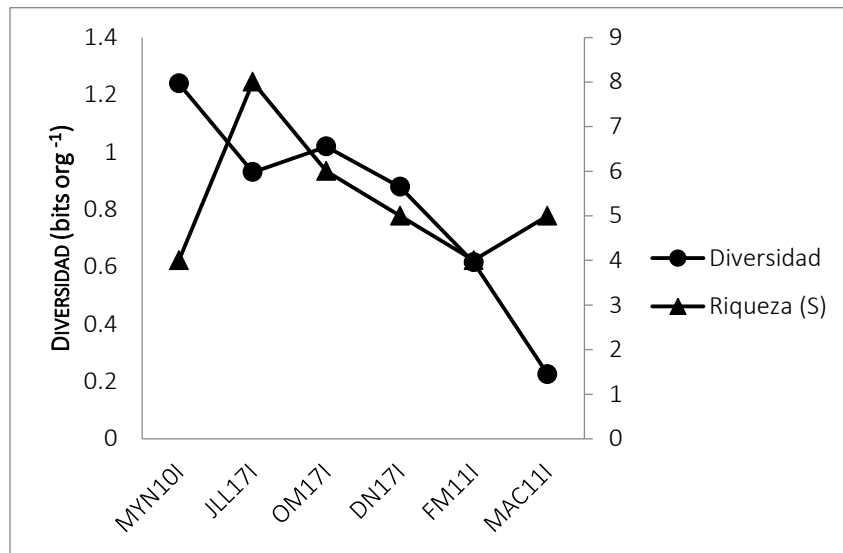


Figura 13. Diversidad y Riqueza registradas en las condiciones iniciales de seis ciclos nictemerales en la playa arenosa Villa Rica.

## 7.2.3 VARIACIÓN NICTEMERAL

### 7.2.3.1 DENSIDAD

En mayo 2013 se presentó el valor menor de densidad total (2, 438 org m<sup>-2</sup>) (Figura 6); mientras que julio 2013 presentó una densidad total de 15, 686 org m<sup>-2</sup> (Figura 7).

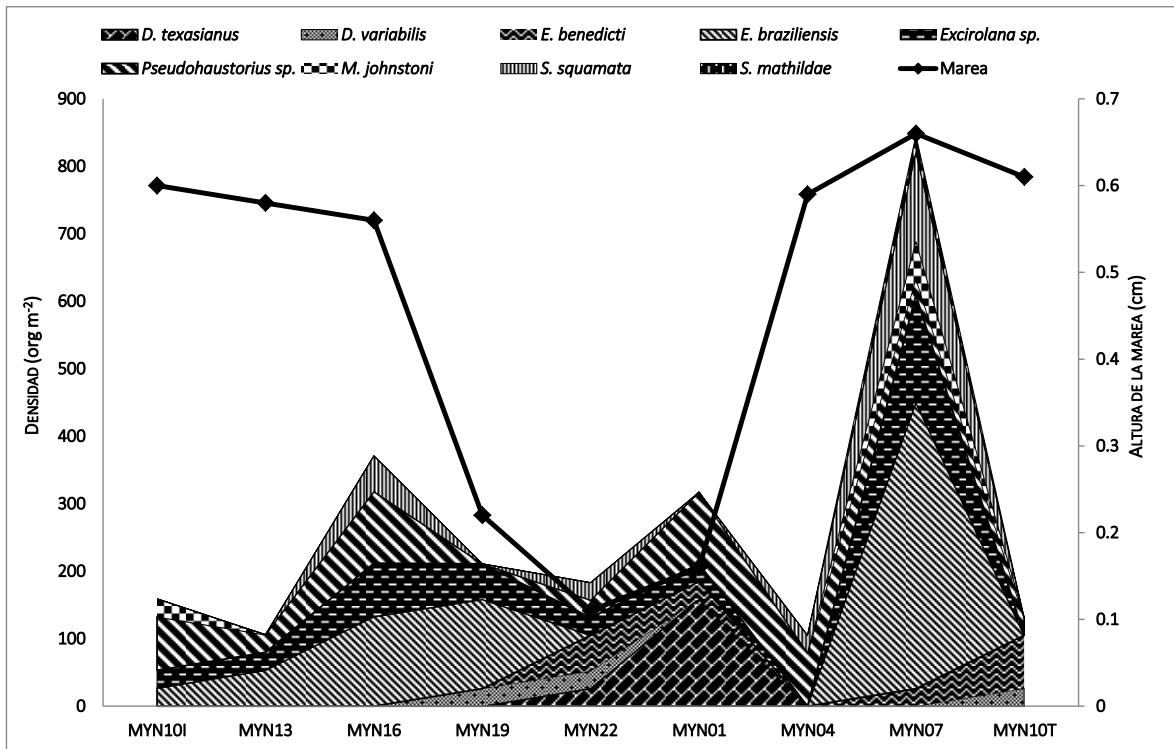


Figura 6. Variación nictemeral en la densidad de macroinvertebrados en mayo 2013

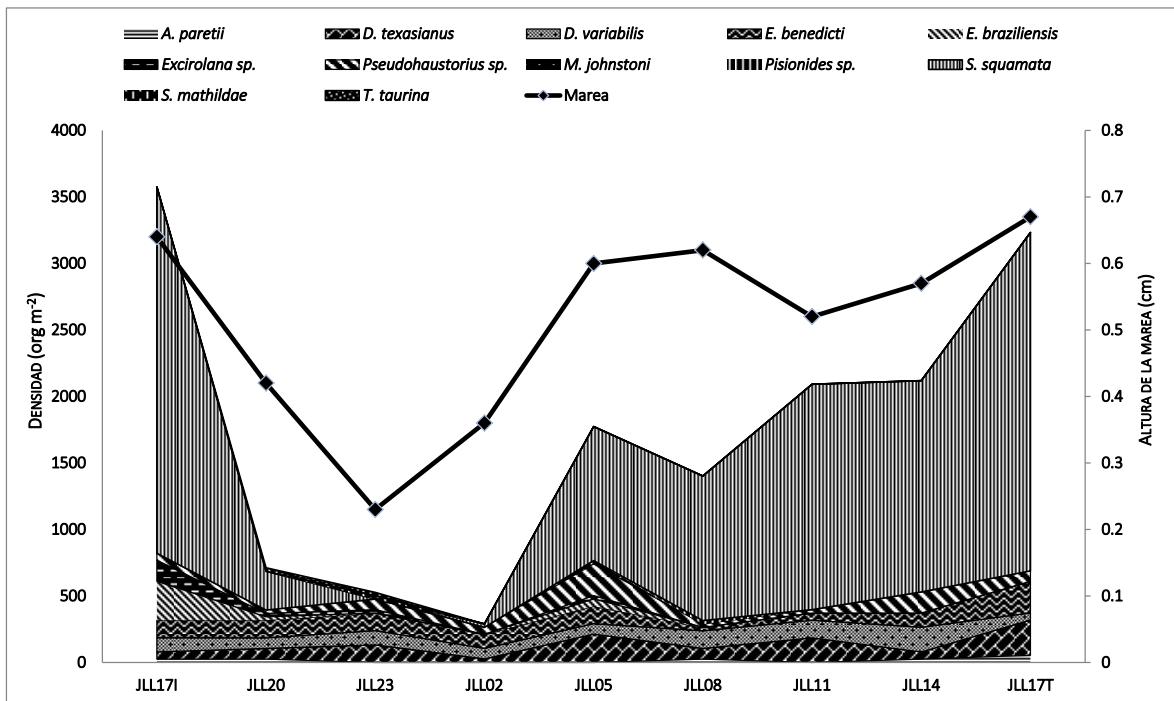


Figura 7. Variación nictemeral en la densidad de macroinvertebrados en julio 2013

En octubre 2013, a pesar de que las recolectas de las horas de la madrugada no fueron llevadas a cabo (ya que las condiciones ambientales generadas por el evento de

“norte” no lo permitieron), es el segundo mes con densidades totales mayores (20, 827 org m<sup>-2</sup>) además de registrarse en él, como especies raras, *Lumbrineris* sp., *O. minuta*, recolectadas durante las horas del día (17:00T y 14:00 hrs, respectivamente); así como *Lucifer* sp. y Palaemonidae sp., recolectadas a las 20:00 hrs, estas últimas siendo documentadas como especies planctónicas (Figura 8).

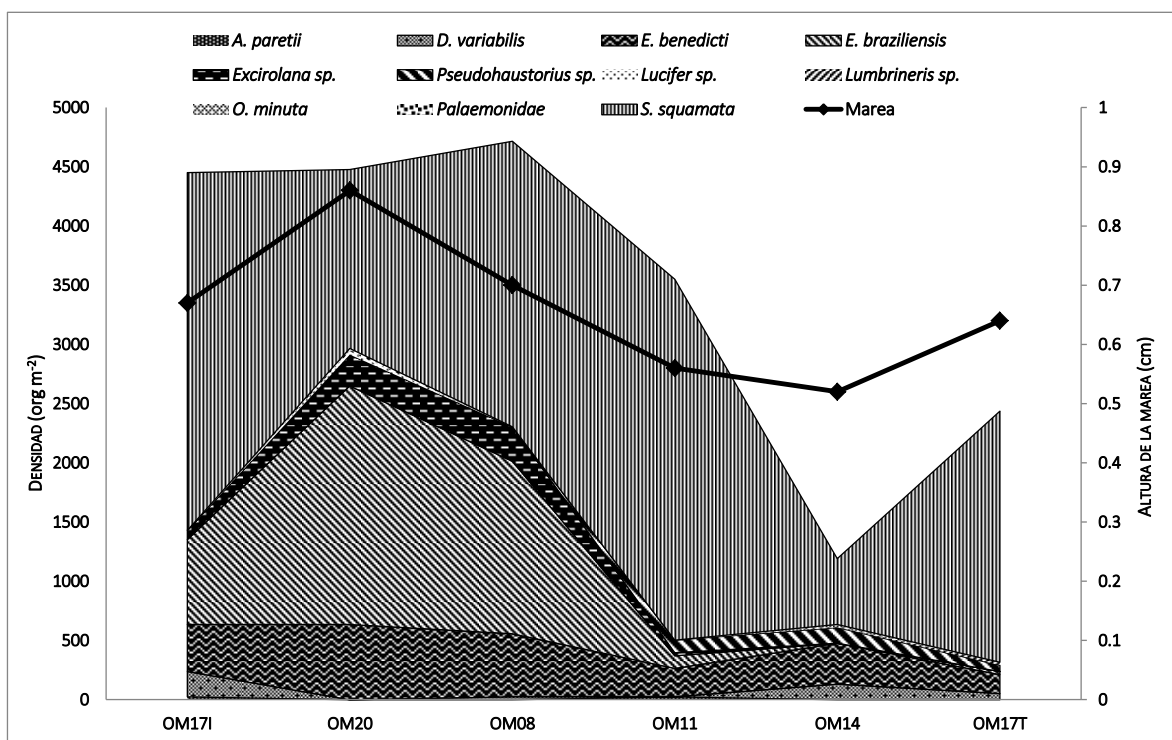


Figura 8. Variación nictemeral en la densidad de macroinvertebrados en octubre 2013

En diciembre 2013, se registró una densidad total de 15, 951 org m<sup>-2</sup>. En este mes se presentó como especie rara *A. jarocho*, a las 20:00 hrs (Figura 9).

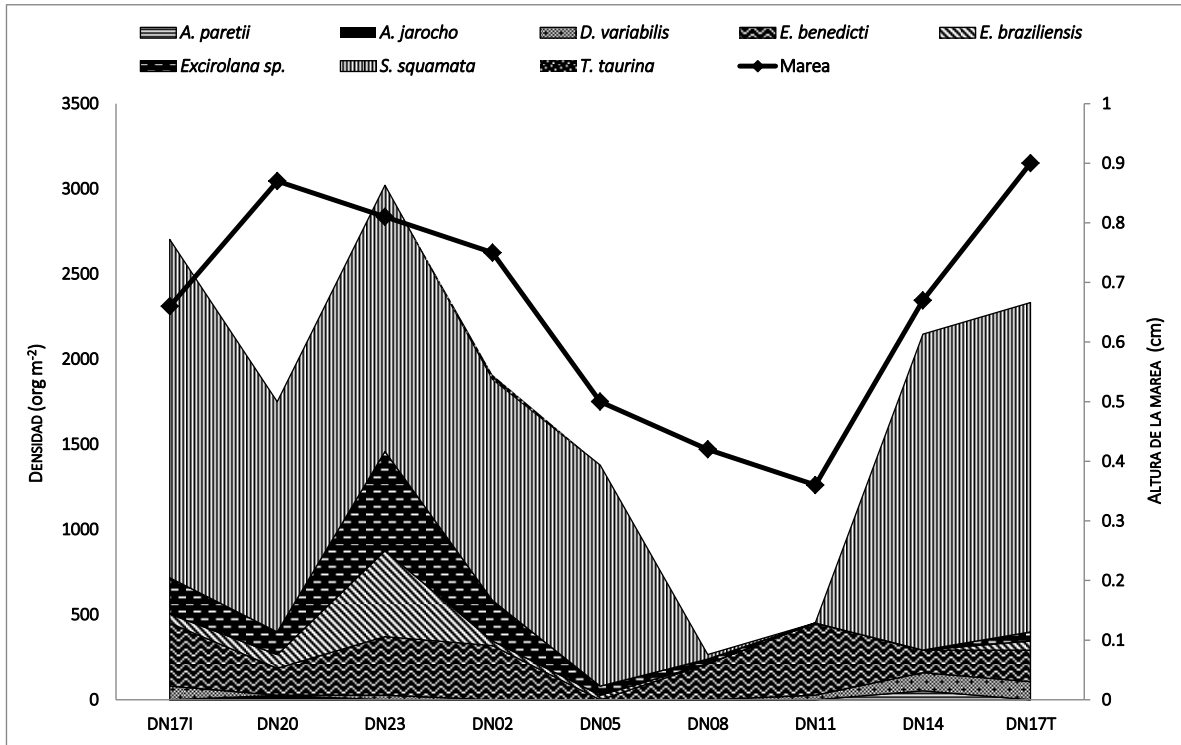


Figura 9. Variación nictemeral en la densidad de macroinvertebrados en diciembre 2013

Febrero 2014 se posicionó como el tercer mes con la densidad total más alta (20,270 org m<sup>-2</sup>) y con Caprellidae como especie única y en baja abundancia, recolectada a las 14:00 hrs (Figura 10).

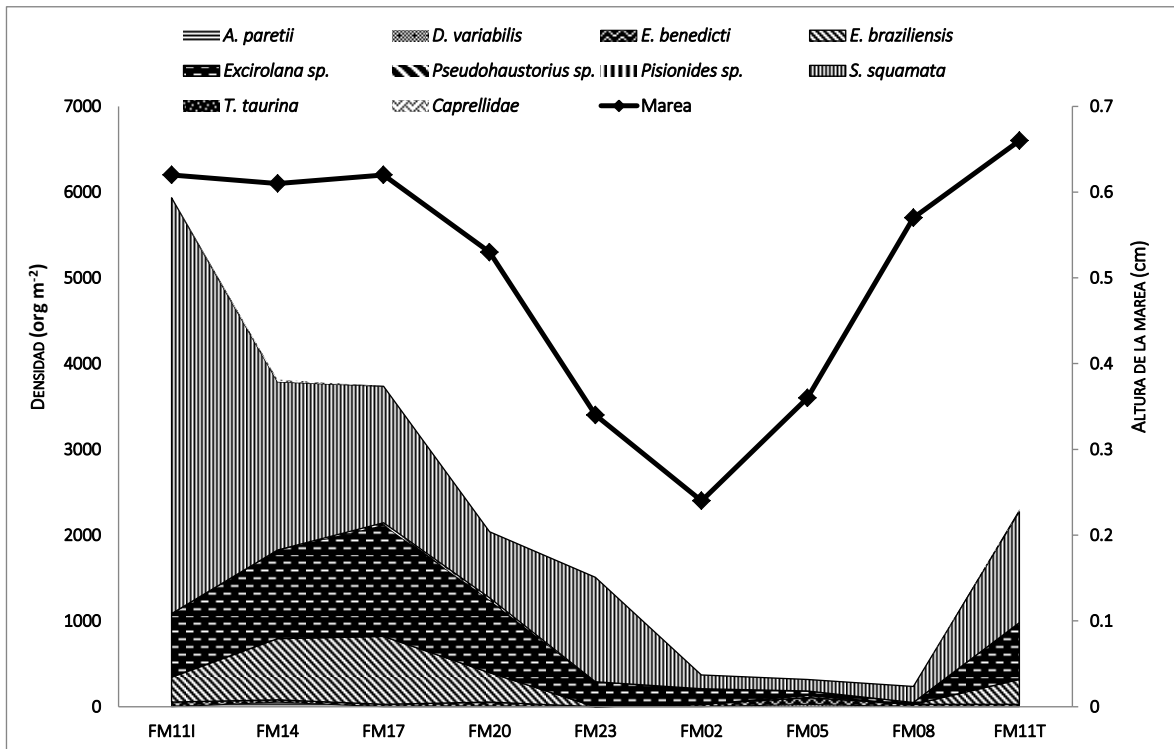


Figura 10. Variación nictemeral en la densidad de macroinvertebrados en febrero 2014

Por último, en marzo 2014 se registró la mayor densidad total del estudio (36,963 org m<sup>-2</sup>).

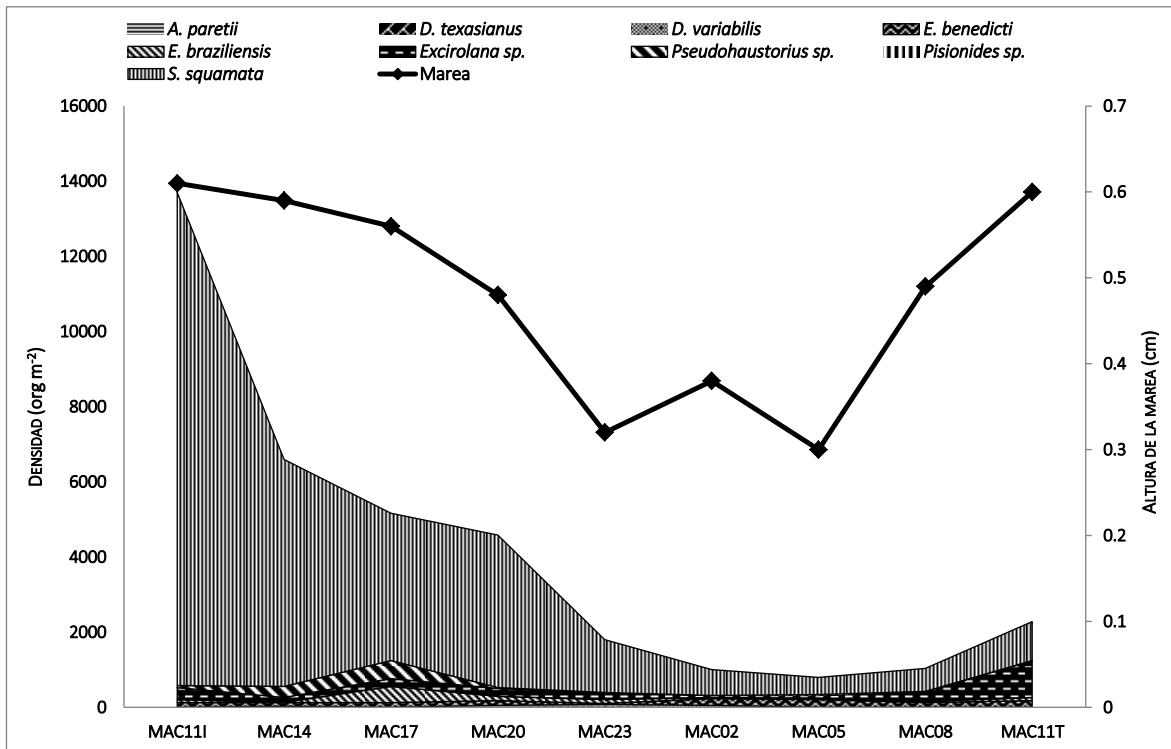


Figura 11. Variación nictemeral en la densidad de macroinvertebrados en marzo 2014

De manera general, las mayores densidades se presentaron durante las horas del día ( $83,069 \text{ org m}^{-2}$ ) y las menores durante horas de la noche con  $29,068 \text{ org m}^{-2}$  (Figura 2). Los valores menores de densidad, tanto del día como de la noche, se presentaron en mayo ( $1,616$  y  $821 \text{ org m}^{-2}$ , respectivamente) y los mayores en marzo ( $28,776$  y  $8,188 \text{ org m}^{-2}$ ).

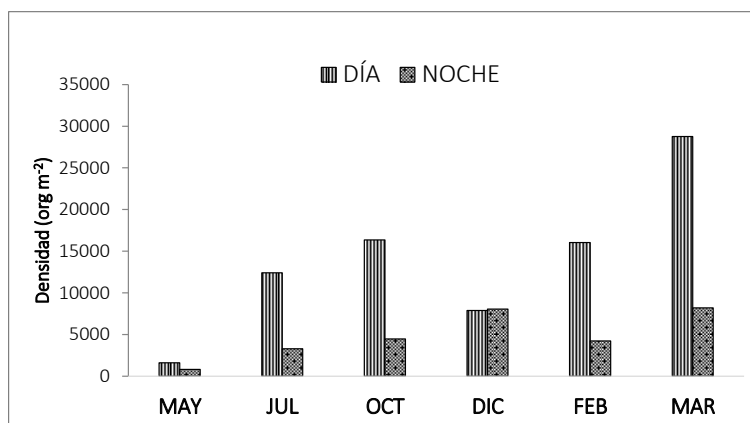


Figura 12. Densidades totales de macroinvertebrados registradas en horas luz y oscuridad de 6 ciclos nictemerales.

### 7.2.3.2 DISTRIBUCIÓN DE LA MACROFAUNA

Para los primeros cinco meses (mayo, julio, octubre, diciembre y febrero), los núcleos asociados a los momentos de pleamar en la localidad, fueron los que contribuyeron de manera relativamente alta sobre los valores de densidad. Particularizando, para mayo, los NNp representaron el 29.4% de la densidad relativa; mientras que para julio (67.2%), octubre (34.4%), diciembre (26.8 %) y febrero (42.6%) fueron los NDp. Para marzo, los NI realizaron el mayor aporte a la densidad relativa con el 37.1% (Figura 14).

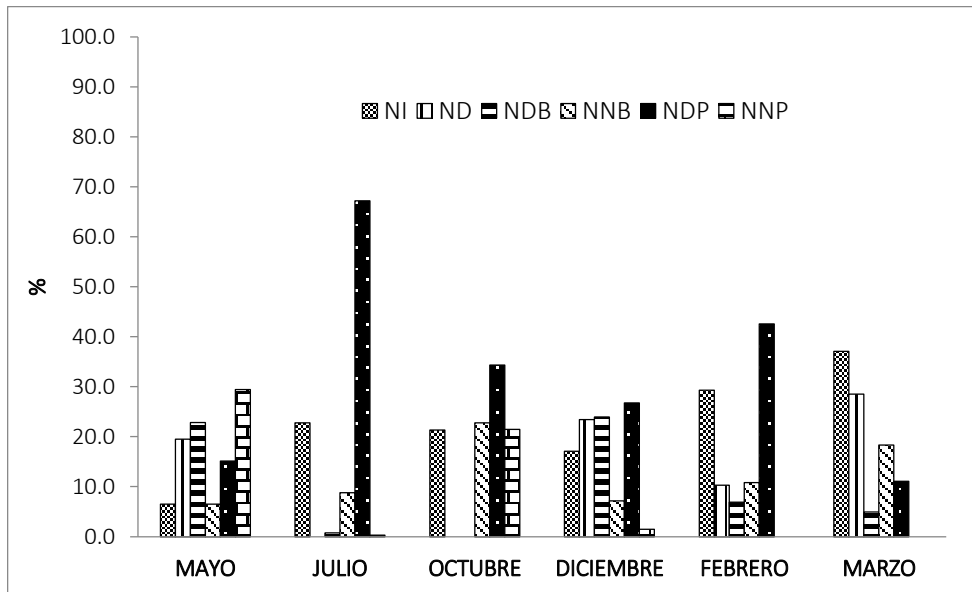


Figura 14. Porcentaje de contribución de cada tipo de núcleo a la densidad relativa registrada para el ensamblaje de macroinvertebrados en la playa arenosa Villa Rica.

### 7.2.3.3 ZONACIÓN DE LAS ESPECIES DOMINANTES

- *Scolelepis squamata*

Este poliqueto presentó la mayor densidad del estudio ( $78,649 \text{ org m}^{-2}$ ). Asimismo, no se encontró restringido a una zona específica, sino que estuvo distribuido de manera homogénea a través de las tres zonas de la playa (saturada, transición y no saturada)

(Figura 15). En mayo, julio, diciembre y febrero, los valores más altos de densidad se presentaron en la zona no saturada (N4) con 31,668 org m<sup>-2</sup>; mientras que para octubre y marzo, estos se registraron en la zona saturada (N2 y N1, respectivamente) con (31,196 org m<sup>-2</sup>). En la zona de transición se registró el valor menor de densidad total para este organismo con (15,785 org m<sup>-2</sup>).

Los NI y NDp contribuyeron en el 59.3% de la densidad total de este organismo, recolectándose un total de 30 y 96 núcleos, respectivamente; sin embargo, las condiciones para cada mes fueron diversas. En mayo se registró la menor densidad total (237 org m<sup>-2</sup>), de la cual los NNp contribuyeron con 105 org m<sup>-2</sup>. En julio la densidad registrada fue de 10,988 org m<sup>-2</sup>, donde los NDP contribuyeron con el 71.8% y los NI con el 25.1% de la misma, no hubo registro de organismos para los ND. La densidad para octubre fue de 12,258 org m<sup>-2</sup>, de la cual los NDp, NNb, NI Y NNp contribuyeron con el 36.9, 29.4, 21.4 y 12.3%, respectivamente; en los ND y NDb no se registró este organismo. De la densidad total para diciembre (11,306 org m<sup>-2</sup>), la mayor contribución a esta es por los NDb (23.9%), NDp (22.9%), ND (17.8%) Y NI (17.6%). Para febrero la densidad total (12,152 org m<sup>-2</sup>), se encontró representada por los NI (39.9%) Y LOS NDp (32.7%); mientras que para marzo, los NI Y ND contribuyeron con el mayor porcentaje de la densidad total (31,309 org m<sup>-2</sup>), con 41.9 y 27.8%, respectivamente.



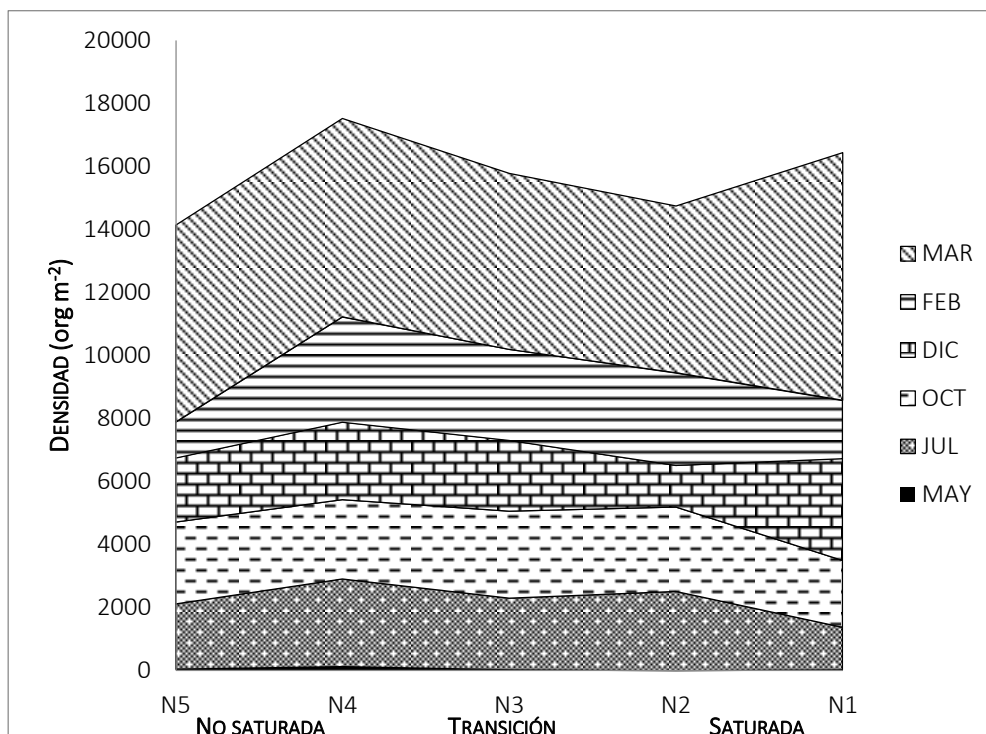


Figura 15. Zonación de *Scololepis squamata* en seis ciclos nocturnales en la playa arenosa Villa Rica.

- *Excirolana* sp.

Presentó una densidad total de 9,823 org m<sup>-2</sup>. La mayor densidad total de este organismo se encontró en la zona no saturada de la playa (7,034 org m<sup>-2</sup>), seguida de la zona de transición con 1,423 org m<sup>-2</sup> y la zona saturada con 1,366 org m<sup>-2</sup>. En mayo, julio, octubre, diciembre y febrero, los valores más altos de densidad se presentaron en la zona no saturada (N5) y para marzo en el N4, con 7.034 org m<sup>-2</sup>, seguido de la zona de transición (1,423org m<sup>-2</sup>) y la zona saturada (1,366 org m<sup>-2</sup>) (Figura 16).

Los NDp y los ND contribuyeron con el 41.4 y 21.6% de la densidad total de este organismo, recolectándose en un total de 96 y 31 núcleos, respectivamente.

Para mayo, los NNp aportaron el 33.5% de la densidad total (394 org m<sup>-2</sup>), mientras que los ND y NDp el 26.6 y 20.0%, respectivamente; en julio los NI aportaron el 66.7% de la densidad total (237 org m<sup>-2</sup>); y en octubre tan sólo el 84.1% de la densidad total (659 org m<sup>-2</sup>)

fue aportada por los NDp y NNp. En diciembre los ND aportaron el 78.6% de 739 org m<sup>-2</sup>; mientras que para febrero los NDp contribuyeron con el 56.2% de 5,133 org m<sup>-2</sup>. Por último, para marzo los ND, NDp y NNb aportaron 26.9, 23.9 y 22.2% de la densidad total registrada (1,766 org m<sup>-2</sup>).

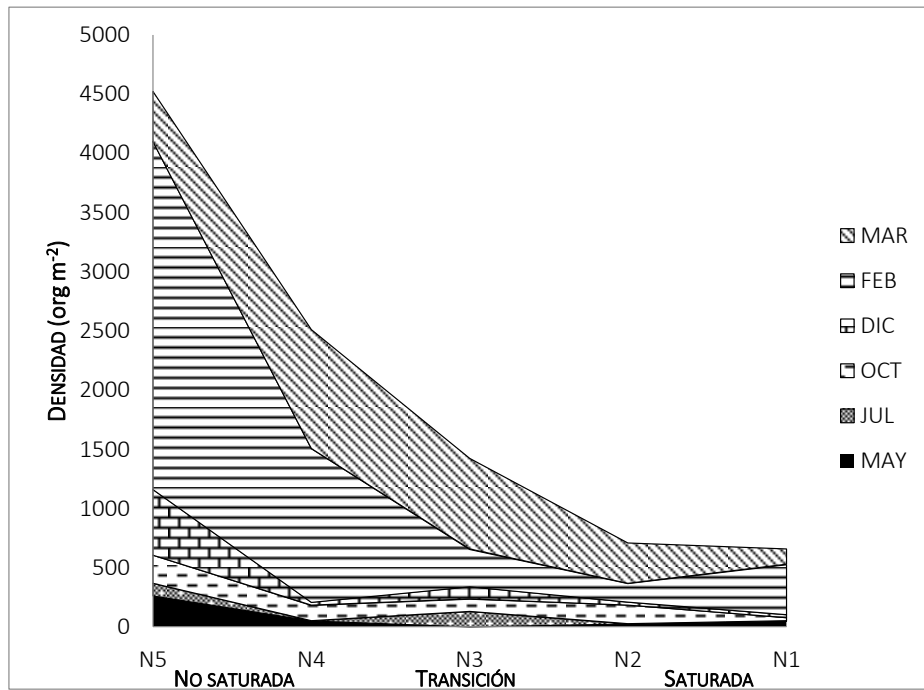


Figura 16. Zonación de *Excirolana* sp. en seis ciclos nictemerales en la playa arenosa Villa Rica.

- *Excirolana braziliensis*

Se registró una densidad total de 9,360 org m<sup>-2</sup>. Al igual que *Excirolana* sp., se encontró distribuida a través de la playa. Sin embargo, la zona no saturada de la playa contribuyó en mayor parte a la densidad total con 6,638 org m<sup>-2</sup>, seguida de la zona saturada (1,507 org m<sup>-2</sup>) y de transición (1,215 org m<sup>-2</sup>) (Figura 17).

Los NDp y NNp contribuyeron con el 52.84% de la densidad total. Los valores mayores de densidad para mayo y octubre fueron registrados en los NNp (297 y 2,012 org m<sup>-2</sup>, respectivamente); para julio en NI (291 org m<sup>-2</sup>). En febrero, el valor mayor de densidad se presentó en los NDp (1,348 org m<sup>-2</sup>), en diciembre y marzo las densidades más altas se registraron en los ND (714 y 528 org m<sup>-2</sup>, respectivamente).

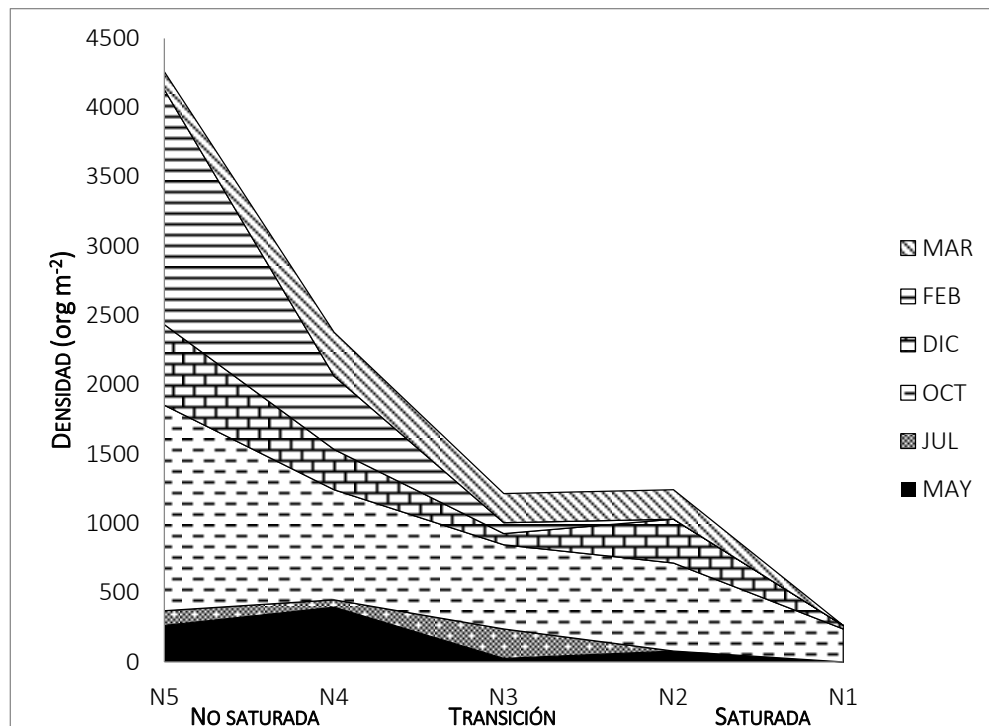


Figura 17. Zonación de *Excirolana braziliensis* en seis ciclos nictemerales en la playa arenosa Villa Rica.

- *Emerita benedicti*

Presentó una densidad total de  $7,172 \text{ org m}^{-2}$ . Esta especie se encontró distribuida a través de la playa, sin embargo, las mayores densidades se registraron en la zona no saturada ( $3,218 \text{ org m}^{-2}$ ), seguida de la zona saturada ( $2,370 \text{ org m}^{-2}$ ) y la zona de transición ( $1,584 \text{ org m}^{-2}$ ) (Figura 18).

Los NDp y NNb contribuyeron con el 51.41% de la densidad total durante todo el estudio. Se encontró que para mayo y diciembre, son los NDb los que aportan la mayor densidad (con 78 y  $714 \text{ org m}^{-2}$ , respectivamente); mientras que para julio, octubre, febrero y marzo, son los NDp con  $1976 \text{ org m}^{-2}$ , de la densidad total.

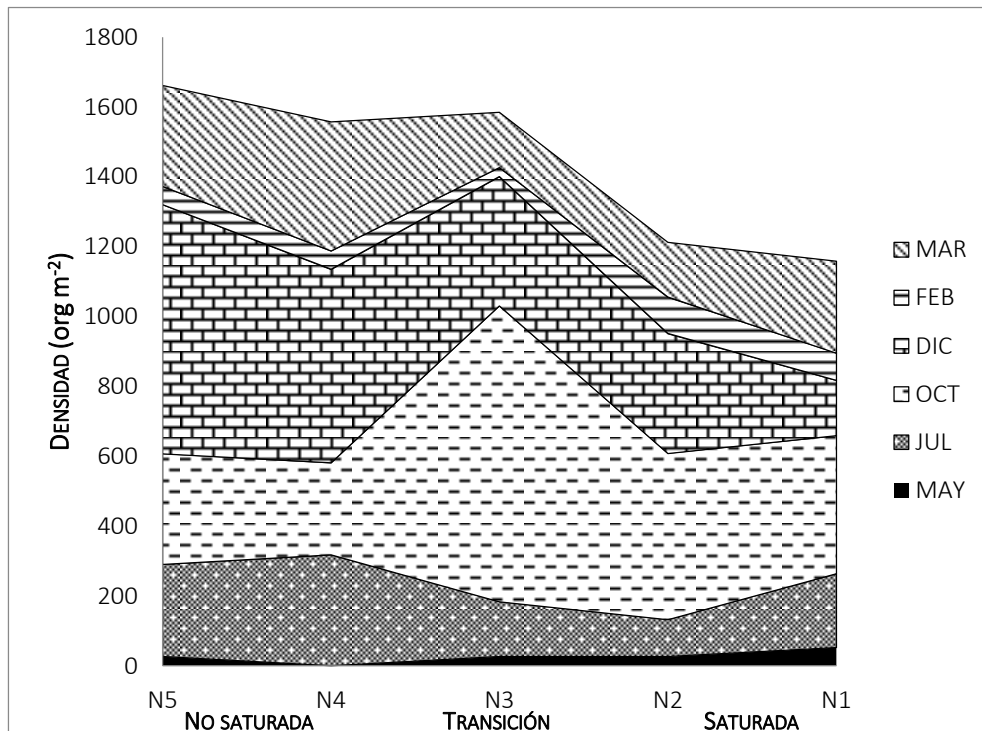


Figura 18. Zonación de *Emerita benedicti* en seis ciclos nictemerales en la playa arenosa Villa Rica

### 7.2.4 ANÁLISIS DE ORDENACIÓN INDIRECTA

Se reconocieron dos grupos. El grupo A estuvo representado por valores de densidad de todas las fases lunares, de todos los meses. Este grupo se caracterizó porque en él se encuentran las seis especies raras (*Lucifer* sp. y Palaemonidae O20 en MN, *Lumbrineris* sp. O17T en MD; *O. minuta* O14 en MD; *A. jarocho* D20 en NN y Caprellidae F14 en MD).

Por otro lado, en el agrupamiento B intervinieron tres fases lunares: ND, NN Y LN. En todas las horas que aquí se presentan, existieron como especies comunes *S. squamata*, *Pseudohaustorius* sp., *D. variabilis*, *D. texasianus*, *E. benedicti* y *Excirolana* sp. (Figura 19).

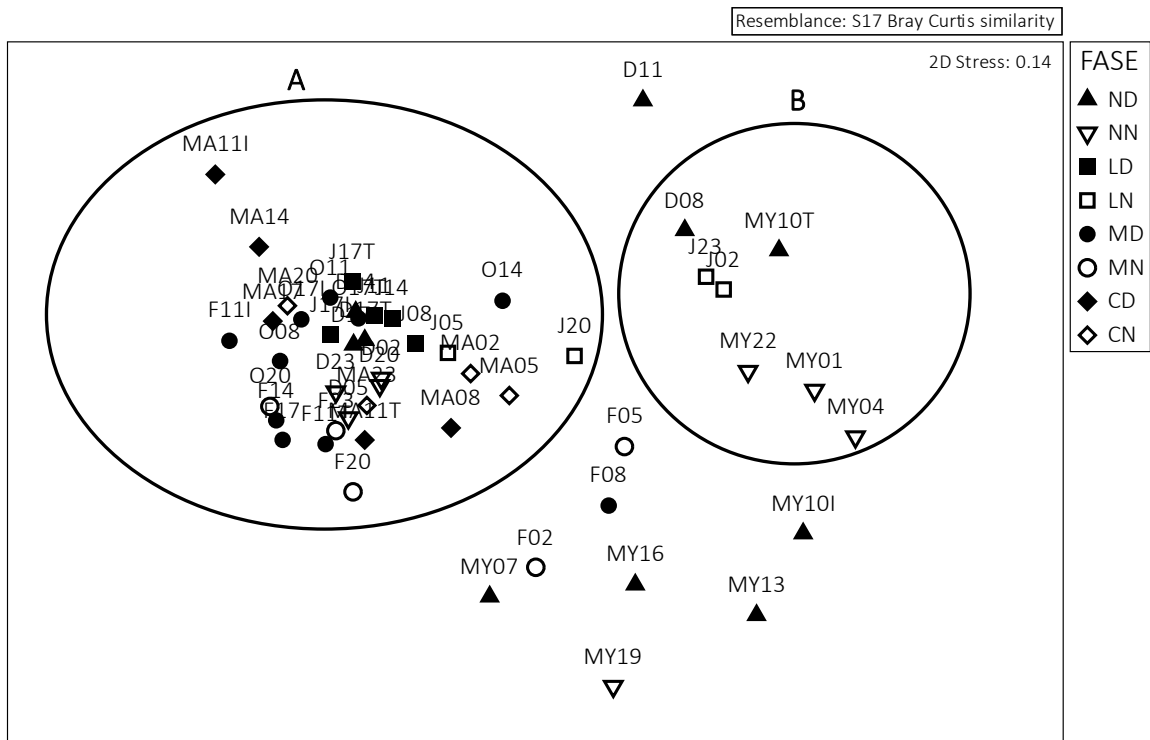


Figura 19. Análisis de ordenación indirecta EMNM de los las densidades de macroinvertebrados en seis ciclos nocturnos, por fase lunar.

## 8.- DISCUSIÓN

### 8.1 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LA PLAYA

En lo que concierne a la playa de este estudio, se confirmó su carácter disipativo; ya que presentó arenas finas a medianas y pendiente suave (McArdle y McLachlan 1991;). En la mayoría de las playas, el tamaño de las partículas de sedimento generalmente oscila entre los 0.1-1.0 mm (es decir, el intervalo de arenas finas a gruesas) (McLachlan y Brown, 2006). El sitio estudiado presentó predominantemente arenas finas a medianas, lo que coincide con lo reportado para las playas arenosas disipativas de México y el mundo (Pérez y Junoy, 1991; Grajales y Vergara, 2004; Monteiro y Bemvenuti, 2006; Pacheco, 2010; Miranda, 2012; Martínez, 2013); al mismo tiempo, los valores de compactación, son similares a los obtenidos para más playas veracruzanas (Miranda, 2012 y Martínez, 2013).

De esta forma, se habla de que el tamaño de grano influye en la velocidad de circulación del agua a través del sedimento; así es como en playas de arena gruesa la circulación del agua es rápida y su velocidad en los intersticios puede llegar a estar por encima de las  $370 \mu\text{s}^{-1}$  o incluso hasta los  $2 \text{ mm s}^{-1}$ , lo que generaría un tiempo de residencia corto del agua en la arena y la convertirá en una zona altamente oxigenada; además de influir en la tisanotropía y dilatancia del sedimento; en donde el primer fenómeno consiste en la reducción de la resistencia del sedimento a la fuerza que el agua ejerce en ella, sin embargo, la permeabilidad del agua a través de los intersticios está también en función de la viscosidad y densidad de la misma. En casos extremos, se genera una tendencia a la licuefacción, en donde la arena es súper saturada con el líquido, lo que reduce el contacto entre las partículas e incrementa el número de granos flotantes. Por su

parte, la dilatancia incrementa la fuerza de resistencia de la arena al lavado (McLachlan y Brown, 2006).

Como generalidad, durante cada ciclo hubieron dos pleamares y una bajamar, característico de los componentes de marea diurnos mixtos, reconocidos para el Golfo de México (SEMAR, 2013). Los valores máximos de marea se presentaron en luna nueva (diciembre) y cuarto menguante (octubre). Según Díaz (2009), los máximos valores de marea ocurren cerca de la luna llena o nueva, mientras que los valores mínimos se producen cerca de los cuartos, por lo que la explicación para que se hayan registrado valores altos para octubre podría ser dada por el fenómeno de “nortes” propio del mes.

VARIABLES COMO LA TEMPERATURA DE LA ARENA Y EL AGUA, ANCHO DE ZONA DE BARRIDO Y VELOCIDAD DEL VIENTO, SE ORDENARON DE MANERA RELATIVAMENTE CLARA DE ACUERDO A UN PATRÓN DE ESTACIONALIDAD RECONOCIDO PARA LA ZONA; DE ESTE MODO, LOS VALORES MÁXIMOS DE TEMPERATURA DEL AGUA Y ARENA SE REGISTRARON EN LA ÉPOCA DE LLUVIAS (JULIO). SE OBSERVÓ UN GRADIENTE EN LA ZONA INTERMAREAL, CON LOS VALORES MÁS BAJOS EN LA ZONA SATURADA. LOS CAMBIOS EN LA TEMPERATURA CONDICIONAN LA VISCOSIDAD DEL AGUA (McLachlan y Brown, 2006), LO QUE PUDO INFLUENCIAR LOS PROCESOS DESCRITOS ANTERIORMENTE.

El ancho de la zona de barrido fue mayor en secas y nortes (mayo y diciembre, respectivamente), según Monteiro y Bemvenuti (2006), el ancho esta zona generalmente oscila para playas disipativas a partir de >10m.

Los valores máximos de velocidad del viento sucedieron en época de nortes, lo que explicaría cómo a través de éste aunado al fuerte oleaje, indujo al transporte de sedimento que generó en DN08 el cambio en la textura de la arena a partículas más gruesas.

La cantidad de materia orgánica (MO) para la playa fue relativamente baja, en comparación a las cantidades obtenidas en estudios previos para playas de Chile (1.76-1.37%), Panamá (3.7%) y España (0.9-2.3%) (Pérez y Junoy, 1991; Grajales y Vergara, 2004; Cañete *et al.*, 2010;). La entrada de materia orgánica disuelta (MOD) depende de los niveles de producción primaria en el agua de mar adyacente; esta MOD es acarreada hacia la zona intermareal, filtrándose a través del sedimento (Cañete *et al.*, 2010).

Las diferencias no fueron significativas, entre los núcleos y entre meses (que a su vez involucran las temporadas climáticas y fases lunares), por lo que no puede hablarse de que la playa presente un gradiente claramente definido en las variables fisicoquímicas, sino es un hábitat que tiende a la estabilidad ambiental.



## 8.2 MACROINVERTEBRADOS

La diversidad y riqueza de especies para la playa Villa Rica, resultó ser similar a la reportada para otras playas arenosas de Veracruz, México y el mundo, en donde los crustáceos, poliquetos y moluscos representan los taxa dominantes de estos hábitats (Hacking, 1998; McLachlan y Brown, 2006; Monteiro y Bemvenuti, 2006; Cañete *et al.*, 2010; Torres, 2010; Miranda, 2012; Martínez, 2013).

Las observaciones en campo y los resultados de densidad obtenidos a partir de la fauna extraída por medio de los núcleos, nos sugiere que el área de estudio presenta un esquema de zonación típico para una playa arenosa disipativa, como los propuestos por Dahl, 1952 y Salvat, 1964; el primero basado en parámetros biológicos y el segundo en las características físicas de la playa. Estudios posteriores han reportado una zonación similar para playas arenosas (dos Santos y Pezzuto, 2009; Monteiro y Bemvenuti, 2006). Es decir, en la zona supralitoral, en la que si bien, no fueron extraídos núcleos de ésta, se observó la presencia del cangrejo fantasma *Ocypode quadrata* y de sus madrigueras, lo que encaja perfectamente con la zona “subterrestre” de Dahl (1952) y la zona “seca” de Salvat (1964). Yendo en dirección hacia el mar, la zona intermareal siguió el patrón de zonación de Dahl (1952) en donde existió 1) zona no saturada, caracterizada por presentar las mayores densidades de *Excrolana* sp. y *E. braziliensis* (Jaramillo y Fuentealba, 1993; McLachlan y Brown, 2006; Monteiro y Bemvenuti, 2006; dos Santos y Pezzuto, 2009), aunque estos se encontraron distribuidos en parches a través de la playa; 2) zona de transición caracterizada por *Lucifer* sp., *Lumbrineris* sp., *A. jarocho* y la 3) zona saturada, con *Olivella minuta*, Palaemonidae y Caprellidae, estas dos últimas clasificadas como especies raras.

Por otro lado, podemos decir que la presencia de los cirolánidos es característica de los niveles más altos de la parte media de la playa, aunque la localización de esas zonas cambia temporalmente, dependiendo de la estacionalidad o de la duración de los ciclos de marea muerta-viva. Cambios estacionales en los patrones de zonación han sido discutidos en relación a la variabilidad temporal de la temperatura del agua y el contenido de sedimentos (dos Santos y Pezzuto, 2009).

La zonación de los moluscos fue confinada principalmente a la zona saturada; mientras que la distribución de los poliquetos se observó homogénea a través de la playa. Dichos resultados coinciden con lo reportado para las especies intermareales, en donde estas tres zonas se han encontrado habitadas principalmente por isópodos cirolánidos, haustoridos y otros anfípodos y poliquetos como *Euzonus* y *Scoeleps*; la zona subsiguiente en dirección a la playa, representada por hipidos como *Emerita*, misidáceos, bivalvos donácidos, anfípodos idoteidos y haustóridos, entre otros taxa (Monteiro y Bemvenuti, 2006; dos Santos y Pezzuto, 2009; Mclachlan y Brown, 2006; Brazeiro y Defeo, 1996).

La variación en la densidad entre día y noche resultó ser evidente, ya que los valores mayores de ésta fueron mayores durante el día. El hecho de que la mayor parte de los macroinvertebrados sean nadadores activos o “cabalgadores del swash” durante la noche, generaría que durante el día, y a manera de protección de la desecación se encuentren enterrados en la arena, lo que explicaría las altas densidades. Sin embargo, tres de las seis especies reportadas como raras se registraron durante las horas oscuridad, en época de nortes. De estas, *Lucifer* sp. y Palaemonidae, reconocidas en la literatura como especies planctónicas, se encontraron en OM20, única hora de recolecta durante la noche en

octubre. Su presencia en la arena, podría ser explicada debido a los valores altos de marea registrados para tal fecha; y, de este modo, a través de respuestas como el Transporte Selectivo de Corriente Mareal (o sus siglas en inglés, STST) en el cual reduce del gasto de energía, permitiendo a los individuos, particularmente aquellos con débiles habilidades de natación, como lo son estas dos especies planctónicas, y/o estadios larvarios, cubrir largas distancias por montar las corrientes de marea (Gibson, 2003). Los animales pudieron hacer uso de las fuertes corrientes mareales para transportarse en una dirección dada, dirección que varía considerablemente y es completamente dependiente de la dirección de la marea. Es así como éstos pudieron haber sido llevados en dirección a la playa, quedándose durante el reflujó del agua de mar en la arena. Según Gibson (2003), para especies bentónicas, una vez que el establecimiento ha ocurrido, puede presentarse un periodo de migración intermareal.

Las mayores densidades de la macrofauna fueron registradas en los núcleos extraídos durante las pleamares de la localidad. Esto significa que siguiendo el esquema del transporte pasivo, el aumento en la densidad de la fauna en la arena, puede deberse a su transporte y establecimiento en la playa estudiada. En luna llena, el avistamiento en campo de pocas de estos organismos, nos lleva a pensar que se trata de la época de reclutamiento de la población. Hacking (1998), Souza y Borzone (2000) y Cañete *et al.* (2010), sugirieron que es posible que la época de reclutamiento de muchas de las especies llevada a cabo durante verano, puede influir las altas abundancias y riqueza de especies. Lo mismo ocurrió con *E. benedicti* en cuarto creciente, en donde durante el reflujó del agua en la arena, fueron observados abundantes juveniles de esta especie.

Ya que los macroinvertebrados de playas arenosas se encuentran sujetos a la caída o elevación de las mareas, para migrar a través de la playa y llevar a cabo actividades como alimentación o reproducción, es necesario que presenten adaptaciones para no ser arrastrados mar adentro (Naylor, 1996). Entre ellas, el enterramiento es el más importante; y este involucra dos fases distintas: penetración en el sustrato, seguido de movimientos enterradores, por lo que no deben desdeñarse las características sedimentarias del sitio, ya que la penetración es frecuentemente facilitada por las características tisantrópicas de las partículas del sustrato. Así, la arena es “licuada” por los repetidos movimientos de la cabeza de poliquetos y por el pie en moluscos (McLachlan y Brown, 2006). Ha sido documentado que para especies de *Donax*, la emergencia del sustrato y su migración a través de los sifones, es una probable respuesta al incremento en la licuefacción de la arena con la subida de las mareas, mientras que su enterramiento, cuyo tiempo requerido es de 6 segundos o menos, es dado por la no-saturación de la arena y la ausencia de sonidos del rompimiento de las olas (McLachlan y Brown, 2006, Naylor y Rejeki, 1996).

## 9.- CONCLUSIONES

La playa Villa Rica, presentó una riqueza específica de 18 especies, dentro de las cuales *Scolelepis squamata*, *Excirolana* sp., *Excirolana braziliensis* y *Emerita benedicti* resultaron ser dominantes y con una distribución que no se vio restringida a una zona específica del intermareal.

Los ciclos nictemerales estudiados fueron relativamente homogéneos en cuanto a la composición faunística, es decir, con excepción de las especies raras, la mayor parte de las especies fueron comunes para las fases lunares y/o meses, así como para las horas del día y la noche; esto aunado a que las diferencias entre las variables ambientales no resultaron ser significativas, contribuyeron a que exista una gran similitud en la estructura del ensamblaje de macroinvertebrados.

Por otro lado, no debe desdeñarse el hecho de la biología de las especies, ya que los valores altos de densidad podrían haber coincido con alguna época de reclutamiento.

Los resultados de este estudio no generan un esquema de zonación definitivo para el área de estudio; sin embargo, pueden realizarse generalizaciones en base a los esquemas ya establecidos, ya que la fauna encontrada es aquella que ha sido reportada como dominante para estos hábitats.

## LITERATURA CITADA

- Abbott, T. 1974. American Seashells. The marine molluscan of the Atlantic and Pacific coasts of North America. Van Nostrand Reinhold Co., New York. 666 p.
- Acuña, K., Duarte, C., Jaramillo, E., Contreras, H, Manzano, M. y Navarro, J. 2012. Distribución vertical de la macroinfauna asociada a bivalvos en una planicie intermareal sedimentaria del sur de Chile. *Rev Biol Mar Oceanogr* 47(3): 383-393.
- Aerts, K., Vanagt, T., Degraer, S., Guartatanga, S., Wittoeck, J., Fockede, N., Cornejo-Rodríguez, M.P., Calderón, J. y Vincx, M. 2004. Macrofaunal community structure and zonation of an Ecuadorian sandy beach (bay of Valdivia). *Bel J. Zool.* 134(1):15-22.
- Angeloni, P. 2003. Impacto del uso recreativo sobre la fauna macrobentónica de las playas arenosas de la Bahía de la Paz. Tesis de Maestría. CICIMAR. Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Baja California Sur, México. 95 p.
- Antillón, I. 2014. Variación nictemeral en diferentes fases lunares de los ensamblajes de macrocrustáceos de una playa arenosa del centro-norte de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. 50 p.
- Barbosa, B. 2014. Distribución Vertical de poliquetos en diferentes momentos de marea en una playa arenosa del centro-norte de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. 48 p.
- Barros, F., Underwood, A. y Lindegarth, M. 2002. A preliminary analysis of the structure of benthic assemblages of surf zones on two morphodynamis types of beach. *J Mar Biol Ass. U.K.* 82: 353-357.

- Brazeiro, A. y Defeo, O. 1996. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuar Coast Shelf Sci* 42: 523-536.
- Brazeiro, A., Rozbaczylo, N. y Fariña, J. 1998. Distribución espacial de la macrofauna en una playa expuesta de Chile central: efectos de la morfodinámica intermareal. *Rev Inv Mar* 26: 119-126.
- Brusca, R., Wetzer, R. y France, S. 1995. Cirolanidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera) of the tropical eastern Pacific. *Proc San Diego Soc Nat Hist* 30: 1-96.
- Cantera, J., Neira, R. y Arnaud, P. 1994. La macrofauna de playas arenosas en las bahías de Buenaventura y Malaga (Pacífico Colombiano): Estructura espacial y dinámica temporal. *Rev Fac Cien Univ Nal Autón México* 10: 27-48.
- Cañete, J., Astorga, M., Santana, M. y Palacios, M. 2010. Abundancia y distribución espacial de *Scolecopides uncinatus* Blake, 1983 (Polychaeta: Spionidae) y características sedimentológicas en Bahía Lomas, Tierra del Fuego, Chile. *An Inst Patagonia* (Chile) 38(2): 81-94.
- Clarke, K. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol* 18: 117-143.
- Cruz-Motta, J. 2005. Diel and tidal variations of benthic assemblages in sediments associated with boulder fields. *Mar Ecol Prog Series* 290: 97-107.
- Cupul-Magaña, L.A. y Téllez-Duarte, M.A. 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. *Cien Mar* 23(4): 419-434.
- Dahl, E. 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *OIKOS* 4: 1-27.
- Defeo, O y McLachlan, A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multiscale analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 295: 1-20.
- Defeo, O. 1996. Recruitment variability in sandy beach macroinfauna: much to learn yet. *Rev Chil Hist Nat* 69: 615-630.
- Díaz, M. 2009. Caracterización del régimen de mareas en la Bahía de Puerto Cisnes. Tesis de Licenciatura. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 70 p.
- dos Santos, E. y Pezzuto, P. 2009. Effect of morphodynamics on annual average zonation pattern exposed sandy beach of southern Brazil. *B Mar Sci* 67(1): 221–233.
- Durán, C. y Pardos, M. 2009. Macroinvertebrados de la Cuenca del Ebro. Guía de campo. Confederación Hidrográfica del Ebro. España. 128 p.
- Emery, O. y Hülsemann, J. 1961. The relationships of sediments, life and water in a marine basin. *Deep Sea Res* 8: 165-180.
- Escobar, E., López, M., Soto, L. y Signoret, M. 1997. Densidad de biomasa de la meiofauna del talud continental superior en dos regiones del Golfo de México. *Rev Cien Mar* 23(4): 463-489.
- García-Cubas, A. y Reguero, M. 2004. Catálogo ilustrado de moluscos gasterópodos del Golfo de México y Mar Caribe. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 168 p.



- García-Cubas, A. y Reguero, M. 2007. Catálogo ilustrado de moluscos bivalvos del Golfo de México y Mar Caribe. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 94 p.
- Geissert, D. 1999. Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz, Investigaciones Geográficas. *Boletín del Instituto de Geografía Univ Nacional Autónoma de México* 40: 23-47.
- Gibson, R. 2003. Go with the flow: tidal migration in marine animals. *Hydrobiologia* 503: 153-161.
- Grajales, G. y Vergara, C. 2004. Cambios temporales en la abundancia y diversidad de poliquetos en un área de la zona entre mareas de Playa Bique (Pacífico de Panamá). *Tecnociencia* 6(2): 7-21.
- Hacking, N. 1996. Tidal movements of sandy beach macrofauna. *WETLANDS* 15(2): 55-71.
- Hacking, N. 1998. Macrofaunal community structure of beaches in northern New South Wales, Australia. *Mar Freshwater Res* 49: 47-53.
- Heard, 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., Contreras, S., Gallardo, J. y Cancino, J. 1998. Estructura comunitaria de la macroinfauna a lo largo de una playa arenosa de Chile central: Lenga, Bahía San Vicente. *Rev Chil Hist Nat* 71: 303-311.
- Jaramillo, E. y Fuentealba, S. 1993. Down-shore zonation of two cirrolanid isopods during two spring-neap tidal cycles in a sandy beach of south central Chile. *Rev Chil Hist Nat* 66: 439-454.

- Jones, D. y Hobbins, C. 1985. The role of biological rhythms in some sand beach cirrolanid isopoda. *J Exp Mar Biol Ecol* 93: 47-59
- Kensley, B. y Schotte, M. 1989. Guide to the marine isopod crustaceans of the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 308 p.
- Klapow, L. 1972. Natural and artificial rephasing of a tidal rhythm, *J comp Physiol* 79: 233-258.
- Lara-Lara, J. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. En: Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México. 109-134 pp.
- Last, K., Bailhache, T., Kramer, C., Kyriacou, C., Rosato, E. y Olive, P. 2009. Tidal, daily, and lunar-day activity cycles in the marine polychaete *Nereis virens*. *Chronobiol Int* 26(2): 167-183.
- Lastra, M. y Schalacher, T. 2010. Niche segregation in sandy beach animals: an analysis with surface-active peracarid crustaceans on the Atlantic coast of Spain. *Mar Biol* 157: 613-625.
- Leewis, L., van Bodegom, P., Rozema, J y Janssen, G. 2012. Does beach nourishment have long-term effects on intertidal macroinvertebrate species abundance? *Est Coast Shelf Sci* 1-10.
- Maria, T., Esteves, A., Vanaverbeke, J. y Vanreusel, A. 2011. The effect of the dominant polychaete *Scolelepis squamata* on nematode colonisation in sandy beach sediments: an experimental approach. *Est Coast Shelf Sci* 94: 272-280.

- Martínez, M. 2013. Morfodinámica y variación espacio-temporal de la fauna macrobentónica de cuatro playas arenosas del estado de Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 48 p.
- McArdle, S. y McLachlan, A. 1991. Dynamics of the swash zone and effluent line on sandy beaches. *Mar Ecol Progr Ser* 76: 91-99.
- McLachlan, A. De Ruyck, A. y Hacking, N. 1996. Community structure on sandy beaches: patterns of richness and zonation in relation to tide range and latitude. *Rev Chil Hist Nat* 69:451-467.
- McLachlan, A. y Brown, A. 2006. The ecology of sandy shores. Second edition. Elsevier. USA. 387 p.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Donn, T. y Wessels, F. 1993. Sandy beach macrofauna communities and their control by physical environment: a geographical comparison. *J Coastal Res* 15: 27-38.
- Méndez, M., Sous, V. y Carranza, A. 1985. La importancia de la granulometría en la distribución de organismos bentónicos. Estudio de playas del estado de Veracruz, México. *An Cen Cien Mar Limnol Univ Nal Autón México* 13(3): 45-55.
- Miranda, M. 2012. Estructura de las comunidades de macroinvertebrados intermareales en playas arenosas del centro de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 54 p.
- Monteiro, F. y Bemvenuti, E. 2006. Spatial distribution of macrobenthic fauna on three sandy beaches from northern Rio Grande Do Sul, Southern Brazil. *Braz J Oceanogr* 54(2): 135-145.

- Montoya-M, Y. 2008. Variaciones nictimerales de algunas variables climáticas, físicas y químicas en una laguna somera en Guatapé (Antioquia), Colombia. *Act Biol* 30(88): 83-96.
- Muñoz, D., Mendoza, A., López, F., Hernández, M. y Soler, A. 2001. Manual de análisis de suelos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 82 p.
- Naylor, E. 2001. Marine animal behaviour in relation to lunar phase. *Earth, Moon and Planets* 85–86: 291–302.
- Naylor, E. y Rejeki, S. 1996. Tidal migrations and rhythmic behaviour of sandbeach Crustacea. *Rev Chil Hist Nat* 69: 475-484.
- NCSS. 2007. Software, Cruncher statistical systems. Kayseville-Utah, USA.
- Ocaña, F., Apín, Y., Cala, Y., Vega, A., Fernández, A. y Córdova, E. 2012. Distribución espacial de los macroinvertebrados de playas arenosas de Cuba oriental. *Rev Inv Mar* 32(1): 428-439.
- Pacheco, S. 2010. Patrones de distribución de la macroinfauna en cuatro playas arenosas del Estado de Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. 48 p.
- Palmer, J. 2000. The clocks controlling the tide-associated rhythms of intertidal animals. *BioEssays* 22: 32-37.
- Pardo, E. y Zacaginini, A. 2004. Feeding Behavior of *Scolelepis* sp. (Polychaeta: Spionidae). *Braz J Oceanogr* 52(1): 75-79.
- Pérez, J. y Junoy, J. 1991. Macrofauna intermareal de las playas de Área Longa, Peizas y Angueira y Altar (Lugo, NW España). *Thalassas*. 9:37-48.

- Riascos, J. y Rallón, N. 2001. Patrones de distribución espacial del macrobentos de playa arenosa en el Pacífico Colombiano. *Actual Biol* 23(74): 15-20.
- Riedl, J. 1971. How much seawater passes through sandy beaches? *Int Rev Ges Hydrobiol* 56:923–946.
- Rocha-Ramírez, A., Ramírez-Rojas, A., Chávez-López, R. y Alcocer, J. 2007. Invertebrate assemblages associated with root masses of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach 1883 in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, México. *Aquat Ecol* 41: 319-333.
- Rodil, F. I. y Lastra, M. 2004. Environmental factors affecting benthic macrofauna along a gradient of intermediate sandy beaches in northern Spain. *Est Coast Shelf Sci* 61: 37-44.
- Saigusa, M. 2001. Daily rhythms of emergence of small invertebrates inhabiting shallow subtidal zones: A comparative investigation at four locations in Japan. *Ecol Res* 16: 1-28.
- Salvat, B. 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sediments meubles intertidaux et la repartition verticale de la fauna endogee. *C. R. Acad. Sci. Paris* 259: 1576–1579.
- Schwartz, M. 2005. Encyclopedia of coastal science. Springer. Netherlands. 537 pp.
- SEMAR, 2013. Tabla de predicción de mareas. Disponible en: <<[http://www.semar.gob.mx/hidrocart/grafnum/grafnum\\_tuxpan.htm](http://www.semar.gob.mx/hidrocart/grafnum/grafnum_tuxpan.htm)>>. Marzo 2014.

- Smith, D. L. 1977. A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. Kendall/Hunt Publishing Co. USA. 161 p.
- 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.
- Souza, J. y Borzone, C. 2000. Population dynamics and secondary production of *Scolelepis squamata* (Polychaeta: Spionidae) in an exposed sandy beach of southern Brazil. *B Mar Sci* 67(1): 221-233.
- Speybroeck, J., Alsteens, L., Vincx, M. y Degraer, S. 2007. Understanding the life of a sandy beach polychaete of functional importance - *Scolelepis squamata* (Polychaeta: Spionidae) on Belgian sandy beaches (northeastern Atlantic, North Sea). *Est Coast Shelf Sci* 74: 109-118.
- Stillman, J. H. y Barnwell, F.H. 2004. Relationship of daily and circatidal activity rhythms of the fiddler crab, *Uca princeps*, to the harmonic structure of semidiurnal and mixed tides. *Mar Biol* 144: 473-482.
- Tarazona, J., Paredes, C. e Igrada, M. 1986. Estructura del macrobentos en las playas arenosas de la zona de Lima, Perú. *Rev Ciencias UNMSM* 74(1): 103-116.
- Torres, G. 2010. Ecología de la taxocenosis de peracáridos macrobentónicos en playas arenosas protegidas: análisis multiescala de los patrones ecológicos y consideraciones para el manejo sustentable. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del noreste, S. C. La Paz, Baja California Sur. 176 p.

- Van Hoey, G. Degraer, S. y Vincx, M. 2004. Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments at the Belgian Continental Shelf. *Est Coast Shelf Sci* 15 p.
- Vanagt, T., Vincx, M. y Degraer, S. 2008. Can sandy beach molluscs show an endogenously controlled circatidal migrating behaviour? Hints from a swash rig experiment. *Mar Ecol* 29: 118-125.
- Vidal, C., Losada, M., Medina, R. y Losada, I. 1995. Modelos de morfodinámica de playas. *Ing 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.