



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**  
**UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN**  
**(BIOLOGÍA MARINA)**

“Efecto del enterramiento por el transporte litoral de arenas en la comunidad bentónica asociada a ecosistemas rocosos litorales.”

**T E S I S**  
**QUE PARA OPTAR EL GRADO DE**  
**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**M. en C. BENJAMÍN YÁÑEZ CHÁVEZ**

TUTOR:

**Dr. JUAN JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD  
ACADÉMICA MAZATLÁN, UNAM

COMITÉ TUTOR:

**Dra. DENÍ C. RODRÍGUEZ VARGAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**Dr. CARLOS R. GREEN RUÍZ**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD  
ACADÉMICA MAZATLÁN, UNAM

**Dr. PAUL A. BLANCHON**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD  
ACADÉMICA SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS, UNAM

**Dr. RAFAEL RIOSMENA RODRÍGUEZ**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**MÉXICO, D.F. AGOSTO 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.



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*  
*Universidad Nacional Autónoma de México*



“Efecto del enterramiento por el transporte litoral de arenas en la comunidad bentónica asociada a ecosistemas rocosos litorales.”

## *T E S I S*

*que para obtener el grado académico de*

*DOCTOR EN CIENCIAS*

*(BIOLOGÍA MARINA)*

**p r e s e n t a**

*M. en C. BENJAMÍN YÁÑEZ CHÁVEZ*

**Director de Tesis: Dr. JUAN JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO**

**Comité Tutorial: Dra. DENÍ C. RODRÍGUEZ VARGAS**

**Dr. CARLOS R. GREEN RUÍZ**

**Dr. PAUL A. BLANCHON**

**Dr. RAFAEL RIOSMENA RODRÍGUEZ**

**MÉXICO, D.F. AGOSTO 2015**

© Queda prohibida la reproducción parcial y/o total de la información contenida en esta tesis doctoral, si previa autorización del autor y/o del director de la tesis.

La autorización deberá solicitarla a las siguientes direcciones electrónicas:

[benjamin@ola.icmyl.unam.mx](mailto:benjamin@ola.icmyl.unam.mx)

[jicarballo@ola.icmyl.unam.mx](mailto:jicarballo@ola.icmyl.unam.mx)

Favor de otorgar el crédito correspondiente y citar la fuente de la siguiente manera:

Yáñez, B. 2015. Efecto del enterramiento por el transporte litoral de arenas en la comunidad bentónica asociada a ecosistemas rocosos litorales. Tesis Doctoral. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 113 pp.

## **AGRADECIMIENTOS**

-A la Universidad Nacional Autónoma de México, a través del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Mazatlán, agradezco por aceptarme y permitir desarrollar mi investigación dentro de su Programa de Posgrado y sus instalaciones.

-Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me otorgó durante mis estudios de Doctorado.

-Al Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología de Sinaloa por el apoyo otorgado, (Beca de Terminación de Tesis), en la fase final de redacción del documento de tesis.

-Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (Proyecto Institucional Dr. José Luis Carballo C.) por otorgar los fondos con los que fue financiada esta investigación. Así mismo, a la Universidad de Vigo por los fondos otorgados a la Dra. Celia Olabarria en 2004 y 2005 en el Programa de Estancias Cortas en el Extranjero.

-A mi director de tesis: Dr. José Luis Carballo Cenizo, por arriesgarse una vez más conmigo, por su paciencia, orientación y disponibilidad para compartir sus conocimientos, sin los cuáles no hubiera sido posible desarrollar este proyecto. Pero sobre todo por su amistad y alegría, que siempre hacen agradable el trabajar en su compañía.

-A los miembros de mi comité Tutor: Dra. Dení C. Rodríguez Vargas, Dr. Carlos Green Ruíz, Dr. Rafael Riosmena Rodríguez y Dr. Paul A. Blanchon, por su revisión, comentarios y sugerencias durante en desarrollo de esta tesis.

### **-A los Doctores Felipe Amezcua y Raúl Pérez:**

Por la información aportada que fue de gran ayuda para complementar las discusiones del capítulo 1.

**-Al personal del ICMYL-UNAM-Unidad Académica Mazatlán (ha pasado tanto tiempo que algunos ya no están con nosotros):**

Juan Toto Fiscal (jubilado) y M.C. Arturo Nuñez (qepd) por su tiempo, disponibilidad y ayuda en los muestreos.

A la secretaria del Posgrado en la UAM, Sra. Margarita Cordero por su ayuda para realizar los trámites correspondientes.

A la Sra. María Clara Ramírez (jubilada), por su ayuda para conseguir material bibliográfico.

A los responsables del centro de computación Mat. Germán Ramírez y LSCA. Carlos Suárez por el apoyo técnico brindado.

A todo el personal administrativo y sindicalizado que de alguna manera tuvieron que ver en el desarrollo de esta tesis.

**-Al personal del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (México D.F.):**

A la Dra. Gloria Vilaclara Fatjó Coordinadora del Posgrado por todo su apoyo y consejos durante mi largo procesos para obtener el grado. A Diana Juárez Bustos, Guadalupe Godoy Medina, Chantal Ruiz Guerrero y Gabriela Almaraz Mejía por su apoyo para realizar los trámites en el Posgrado.

**-A mis compañeros y amigos del laboratorio de ECOLOGÍA DEL BENTOS del ICMYL-UNAM-UAM:**

Enrique Ávila, Cristina Vega, José Antonio Cruz, Eric Bautista, Leonardo Camacho, Joel Barrón, Claudia Padilla, que de alguna manera su vida los llevo por otros rumbos, aunque ya no están en el laboratorio, aún se siente su presencia. Y a los nuevos integrantes Mateo, Jessica y Julio, siempre es un gusto trabajar con ustedes.

**-A mi familia:**

Señor Brígido Yáñez O, Teresa, Isidro, Gilberto, Isabel, David, Francisco, Guadalupe y Sara, muchas gracias por su cariño incondicional.

**-A mis amigos:**

A Alejandra Piñón, por tu apoyo desde el principio, Alfredo, Lolo, Medardo, Juani, Guillermo, Miriam, Eric, Yaz, los aprecio mucho, gracias por su amistad. A Abril, que me has apoyado en la parte más difícil del proceso, gracias por tu compañía. Y a todos los que de alguna manera me han alentado a concluir durante este largo proceso.

¡¡¡Muchas Gracias!!!

*Dedicatoria:*

*“A mi familia, porque a pesar de la demora siempre me  
asentaron a continuar y siempre confiaron en que terminaría,  
ahora puedo decirles con orgullo que soy Doctor ”*



# ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT .....	2
1. INTRODUCCIÓN.....	3
2. ANTECEDENTES.....	6
3. JUSTIFICACIÓN.....	11
4. OBJETIVOS .....	12
4.1. <i>Objetivo general:</i> .....	12
4.2. <i>Objetivos particulares:</i> .....	12
5. ZONA DE ESTUDIO.....	13
5.1. <i>Características climatológicas y oceanográficas</i> .....	16
6. CAPÍTULO 1: Descripción del proceso de enterramiento y respuesta de las comunidades intermareales.....	17
6.1. <i>Parte 1: Descripción del proceso de enterramiento</i> .....	17
6.1.1. <b>Materiales y Métodos</b> .....	17
6.1.1.1. Diseño experimental (estrategia de muestreo).....	17
6.1.1.2. Análisis de datos.....	20
6.1.2. <b>Resultados</b> .....	21
6.1.2.1. Variación de la cobertura de arena.....	21
6.1.2.2. Extensión del enterramiento a lo largo de la costa.....	22
6.2. <i>Parte 2: Respuesta de la comunidad al enterramiento</i> .....	25
6.2.1. <b>Materiales y Métodos</b> .....	25
6.2.1.1. Diseño experimental (estrategia de muestreo).....	25
6.2.1.2. Análisis de datos.....	26
- <i>Análisis de clasificación jerarquizada:</i> .....	26
- <i>Análisis de ordenación nMDS:</i> .....	27
- <i>Análisis ANOSIM:</i> .....	27
6.2.2. <b>Resultados</b> .....	28
6.2.2.1. Descripción de la comunidad.....	28
- <i>Variación de la cobertura</i> .....	28
- <i>Descriptorios ecológicos y análisis de la estructura de la comunidad</i> .....	32
- <i>Estructura de la comunidad</i> .....	34
- <i>Relación entre el grado de enterramiento y los índices ecológicos (H' y S)</i> .....	37
6.2.3. <b>Discusión</b> .....	39
- <i>Proceso de enterramiento</i> .....	39

-Variación de las comunidades en función del grado de enterramiento.....	42
-Modelo ecológico.....	43
-Importancia de los procesos de enterramientos en la productividad pesquera. .....	45
<b>7. CAPÍTULO 2: Recuperación de las comunidades macrobénticas después de un enterramiento experimental.....</b>	<b>50</b>
<b>7.1. Hipótesis.....</b>	<b>50</b>
<b>7.2. Material y Métodos.....</b>	<b>50</b>
7.2.1. Diseño experimental.....	50
7.2.2. Estrategia de muestreo.....	54
7.2.3. Tratamiento de la información.....	54
-Métodos univariantes.....	54
-Métodos multivariantes.....	55
<b>7.3. Resultados.....</b>	<b>56</b>
7.3.1. Comunidades naturales.....	56
7.3.2. Diversidad y patrones de la estructura de las comunidades.....	57
-Índices univariantes, composición de especies y biomasa.....	57
-Análisis multivariantes.....	65
<b>7.4. Discusión.....</b>	<b>67</b>
<b>8. CAPÍTULO 3: Comparación de las comunidades estudiadas, evaluación de su recuperación como una medida de la adaptación al enterramiento.....</b>	<b>75</b>
<b>8.1. Metodología.....</b>	<b>75</b>
<b>8.2. Resultados.....</b>	<b>75</b>
<b>8.3. Discusión.....</b>	<b>77</b>
<b>10. CONCLUSIONES.....</b>	<b>81</b>
<b>11. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>84</b>
<b>12. ANEXOS.....</b>	<b>103</b>

## RESUMEN

La acumulación y desplazamiento de grandes cantidades de sedimento es considerado como una de las perturbaciones naturales que pueden producir cambios importantes en las comunidades marinas litorales. A pesar de ser un proceso común en costas de todo el mundo, solo ha sido descrito en algunos sitios y sus efectos sobre las comunidades han sido poco estudiados. En la bahía de Mazatlán y sus alrededores ocurre este proceso, lo cual provoca que grandes superficies rocosas permanezcan totalmente cubiertas con arena durante varios meses al año. Con el fin de describir el proceso y determinar los efectos que tiene sobre las comunidades, durante un año (diciembre 2005 a diciembre 2006) se registró mensualmente la cobertura de arena y organismos en 3 sitios intermareales de Mazatlán. Los efectos a nivel comunidad se estudiaron mediante la variación de índices univariantes (número de especies  $S$ , equitatividad  $J'$  y diversidad  $H'$ ) y análisis multivariantes (CLUSTER, SIMPER, nMDS y ANOSIM), obtenidos a partir de los datos de cobertura de los organismos.

La cobertura de arena se incrementó durante los primeros tres meses de muestreo cubriendo progresivamente el sustrato rocoso hasta alcanzar un enterramiento total (100% del área estudiada) en los tres sitios. Este enterramiento ocurrió de febrero a abril en el sitio 1 (S1) y de marzo a abril en los sitios 2 y 3 (S2 y S3), en mayo la arena se había retirado casi por completo iniciando el ciclo nuevamente. Durante los meses de enterramiento el grosor de la capa de arena fue de  $36.67 \pm 4.35$  cm en S1, de  $13.11 \pm 3.04$  cm en S2 y de  $37.73 \pm 3.86$  cm en S3 (promedio  $\pm$  ES). Estas diferencias se debieron principalmente a la configuración y orientación de cada sitio.

La cobertura de los organismos varió en función de la cobertura de arena, y osciló entre 0% y  $95.8 \pm 1.2\%$  en S1,  $69.1 \pm 4.3\%$  en S2 y  $78.2 \pm 3.2\%$  en S3. Los grupos principales que representaron las coberturas fueron algas (principalmente del género *Ulva*), moluscos (principalmente especies de mejillones del género *Mytilus*), crustáceos (especies de balanos del género *Chthamalus*), poliquetos (especies del género *Phragmatopoma*) y anémonas (especies del género *Anthopleura*). Los análisis multivariantes mostraron que la comunidad fue diferente antes y después del enterramiento, con valores más bajos de los índices univariantes en la fase previa y más altos en la fase posterior al enterramiento. Los resultados obtenidos muestran que la variación de los parámetros ecológicos y de la comunidad pueden ser explicados por la hipótesis de la perturbación intermedia (HPI), la cual dice que a niveles intermedios de perturbación (en nuestro caso niveles intermedios de cobertura de arena) se alcanzan los valores más altos de abundancia (en nuestro caso expresada como cobertura) y de diversidad.

Adicionalmente se realizó un experimento de enterramiento para determinar cómo es la recuperación de las comunidades de sitios que no sufren este proceso, y que solo en un evento catastrófico ocurriría. Dicho experimento mostró que el nivel de exposición al oleaje es determinante en la recuperación de las comunidades después de un proceso de perturbación como este.

Así mismo, la relación de los resultados obtenidos con estudios pesqueros de la región, permitió determinar la importancia de los procesos de enterramiento en la productividad pesquera. Puesto que, al cubrirse con sedimentos vastas extensiones de sustrato rocoso se ven afectadas especies de importancia comercial que utilizan estos ecosistemas como refugio o como fuente de alimento. Tal es el caso de la langosta y algunas especies de peces que disminuyen su reclutamiento en los meses en que se presenta este proceso.

## ABSTRACT

The accumulation and movement of large amounts of sediment is considered one of the natural disturbances that can produce significant changes in coastal marine communities. Despite being a common process in coasts worldwide, has only been described in some places and their effects on communities have been little studied. In the Bay of Mazatlan and around this process occurs, which causes large rocky surfaces remain completely covered with sand for several months each year. In order to describe the process and determine the effects on communities, monthly sand and organisms coverage was registered in 3 intertidal sites of Mazatlan for one year (December 2005 to December 2006). Coverage together with the univariate indices  $H'$  diversity,  $J'$  evenness and number of species  $S$ , and multivariate techniques (CLUSTER, SIMPER, nMDS and ANOSIM) were used to examine the structure of macrobenthic assemblages.

Sand coverage increased during the first three sampling months gradually covering the rocky substrate until reach a total burial (100% of the study area) in the three sites. The burial took place from February to April at site 1 (S1) and from March to April at sites 2 and 3 (S2 and S3), in May the sand had almost completely withdrawn starting the cycle again. During the burial the thickness of the sand layer was  $36.67 \pm 4.35$  cm in S1,  $13.11 \pm 3.04$  cm in S2 and  $37.73 \pm 3.86$  cm in S3 (mean  $\pm$  SE). These differences were mainly due to the configuration and orientation of each site.

Coverage of organisms varied according to the coverage sand and ranged between 0% and  $95.8 \pm 1.2\%$  in S1,  $69.1 \pm 4.3\%$  in S2 and  $78.2 \pm 3.2\%$  in S3. The main groups representing the coverage were algae (mainly of the genus *Ulva*), molluscs (mainly mussel species of the genus *Mytilus*), crustaceans (species of barnacles of the genus *Chthamalus*), polychaetes (species of the genus *Phragmatopoma*) and anemones (species of the genus *Anthopleura*). Multivariate analyzes showed that the community was different before and after of the burial, with lower prior-burial and higher post-burial values of univariate indices. Results showed that the ecological parameters and the community variation can be explained by the intermediate disturbance hypothesis (IDH), which says that at intermediate levels of disturbance (in our case intermediate levels of coverage sand) the highest values of abundance (in our case expressed as organisms coverage) and diversity are reached.

Additionally to determine how the recovery of communities is a burial experiment was performed in sites that do not suffer this process, and that only in a catastrophic event occur. This experiment showed that the level of wave exposure is determinant in the recovery of communities after a disturbance process like this.

Likewise, the relation of the results obtained with regional fisheries studies, allowed to determine the importance of the process of burial in the fishery productivity. Since, to be covered vast extensions of rocky substrate with sediment, commercial importance species that use these ecosystems as a shelter or as a food source are affected. Such is the case of lobster and some fish species that decrease their recruitment in the months in which this process occurs.

## 1. INTRODUCCIÓN.

Las perturbaciones de origen natural y/o antropogénicas son procesos que afectan a la organización de las comunidades marinas (Benedetti-Cecchi y Cinelli 1996) actuando incluso como un mecanismo de selección natural (Paine 1979, Suchanek 1981).

Entre las perturbaciones naturales está la acumulación y desplazamiento de grandes cantidades de sedimento que pueden producir cambios importantes en las comunidades marinas litorales (Moore 1977, Dethier 1984, Saiz-Salinas y Urdangarin 1994, Gibbs 2001). De hecho, este es uno de los procesos naturales junto con la desecación (mareas) y el grado de exposición al oleaje que más afectan a las comunidades intermareales (Lively y Raimondi 1987, Engledow y Bolton 1994). Además del efecto físico que provoca el enterramiento, las partículas inorgánicas que se re-suspenden pueden modificar las características físico-químicas del agua afectando directa o indirectamente a los organismos (Moore 1977).

Sin embargo, no todas las especies son afectadas de la misma manera por los procesos sedimentarios (desplazamiento, depósito y acumulación), ya que sus respuestas pueden variar en relación al espacio y al tiempo, a su ciclo de vida y al estado de desarrollo de los individuos y comunidades (Airoldi y Cinelli 1997).

Los efectos de la acumulación de arena son complejos, ya que pueden actuar directamente sobre el asentamiento, el reclutamiento, el crecimiento o la supervivencia de las especies (Engledow y Bolton 1994, Onitsuka et al. 2008), o

indirectamente alterando las interacciones competitivas, y/o las interacciones predador-presa (Littler et al. 1983). Estos efectos posteriormente producen cambios en la diversidad, abundancia y biomasa de muchas especies (Moore 1972, Saiz-Salinas y Urdangarin 1994, McClanahan y Obura 1997, Wilson 2002, Nava 2004), y en la distribución espacio-temporal de los organismos (Loya 1976, Moore 1977, Rogers 1990, Santos 1993, Saiz-Salinas y Urdangarin 1994, Airoidi y Cinelli 1997, Airoidi y Virgilio 1998).

Existen algunos trabajos, donde se ha cuantificado experimentalmente el efecto del enterramiento sobre la estructura de las comunidades marinas (Taylor y Litter 1982, Kendrick 1991, Airoidi y Cinelli 1997, Airoidi 1998, Wesseling et al. 1999, Todd et al. 2004). Sin embargo, el efecto del proceso natural de enterramiento sobre los ecosistemas litorales ha sido poco estudiado (Loya 1976, Saiz-Salinas y Urdangarin 1994, McClanahan y Obura 1997).

En la bahía de Mazatlán y sus alrededores se registran periodos donde se desplazan grandes volúmenes de arena por transporte litoral que terminan por cubrir zonas rocosas que albergan una gran diversidad biológica (Montaño-Ley y Peraza-Vizcarra 1986). Este proceso natural es periódico, y durante varios meses grandes superficies rocosas permanecen enterradas completamente (observaciones personales). El proceso de enterramiento, desenterramiento y recuperación de la comunidad a esta escala constituye un excelente marco experimental para responder preguntas como: ¿Cómo se modifica la comunidad en función de este proceso?, ¿Cuáles son las especies o grupos de especies

claves en este tipo de ecosistemas?, ¿Hay algún modelo ecológico que nos permita relacionar el proceso físico con el estado de la comunidad?

Para contestar las preguntas anteriores, en el presente estudio se registró mensualmente la cobertura de arena y organismos en diferentes sitios intermareales donde ocurre enterramiento y desenterramiento periódico del sustrato rocoso. Adicionalmente, se realizó un experimento de enterramiento para valorar otros factores (grado de exposición al oleaje) que influyen en la recuperación de las comunidades después de un proceso de enterramiento.

Esta investigación aportará información que permitirá caracterizar el proceso de enterramiento por transporte litoral en la bahía de Mazatlán y zonas aledañas, y nos permitirá entender uno de los procesos más importantes que determinan la variabilidad de la estructura de las comunidades en los ecosistemas bentónicos litorales. Asimismo, nos permitirá conocer indirectamente el posible efecto que diversas actividades humanas, que implican movimiento de grandes cantidades de sedimento (construcción de diques, extracción/deposición de sedimento en operaciones de dragados, etc.), podrían producir en ecosistemas rocosos litorales.

## 2. ANTECEDENTES.

Los sedimentos que llegan a las áreas costeras rocosas lo hacen a través de procesos naturales, y/o relacionados con actividades humanas entre los que destacan la deforestación, la agricultura, el desarrollo costero, la construcción, la minería, los dragados y las perforaciones mineras (Newell et al. 1998, Airoidi 2003).

Dentro de los procesos naturales que aportan sedimentos a las costas encontramos la erosión terrestre (Pocklington y Leonard 1979), algunos procesos biológicos como la producción primaria (Peinert et al. 1982, Lignell et al. 1993), y los oceanográficos como la resuspensión ocasionada por las corrientes de marea y el oleaje turbulento, a su vez generado por vientos fuertes y eventos catastróficos, como tormentas y huracanes (Lund-Hansen 1991).

En las áreas costeras, la dinámica de los sedimentos, que incluye resuspensión, acumulación y transporte, es muy compleja (Dapples 1967), ya que depende principalmente de las características del sedimento (tamaño de la partícula), de la velocidad de la corriente o régimen hidrodinámico, del perfil del fondo, y de algunos factores biológicos (Moore 1972, Hiscock 1983). El diagrama de Hjulström, muestra la relación entre la velocidad promedio de la corriente y el movimiento de partículas de tamaños específicos (Dapples 1959), de tal manera que por ejemplo, las partículas de tamaño medio (0.25-0.5 mm) requieren velocidades de corriente bajas para ser desplazadas ( $< 5 \text{ cm seg}^{-1}$ ), y en cambio para resuspender partículas de arcilla ( $< 0.004 \text{ mm}$ ) se requieren velocidades tan



grandes ( $> 200 \text{ cm seg}^{-1}$ ) como las requeridas para mover rocas de hasta 6 cm de diámetro (Dapples 1959).

El transporte litoral, es uno de los principales procesos que generan desplazamiento y acumulación de grandes cantidades de arena en las áreas costeras. Su intensidad depende del régimen hidrodinámico de la zona donde se presenta (Anderson y Meyer 1986), y provoca cambios en la estructura de la comunidad (riqueza de especies y de la diversidad), y en la distribución espacial temporal de diversos organismos (Benedetti-Cecchi y Cinelli 1996, Gibbs 2001, Thrush y Whitlatch 2001).

Una de las opiniones que prevalecen es que altas tasas de depósito de sedimento disminuyen la riqueza de especies y la diversidad de una comunidad (e.g. Littler et al. 1983, McClanahan 1990, Wesseling et al. 1999).

Sin embargo, puede ocurrir lo contrario, que aumente la diversidad debido a que el enterramiento imposibilita la monopolización del espacio por las especies competidoras dominantes (Foster 1975, Taylor y Littler 1982). Esto es común en las desembocaduras de los ríos, donde el gradiente espacial de depósito de sedimentos provoca que las especies dominantes sean reemplazadas por especies oportunistas resistentes a la deposición de grandes cantidades de sedimento (Saiz Salinas y Urdangarin 1994, McClanahan y Obura 1997).

En zonas sublitorales e intermareales, el enterramiento con arena sepulta y ahoga a los organismos obstruyendo sus sistemas de filtración, en el caso de los animales (Saiz Salinas y Urdangarin 1994) y reduciendo la luz, en el caso de los organismos fotosintéticos (Devinny y Volse 1978, Prathep et al. 2003). También se

ha reportado que el efecto combinado de la acumulación de grandes cantidades de arena ( $> 5.6 \text{ kg m}^{-2}$ ), y el alto grado de exposición al oleaje, es considerado el factor dominante que afecta la diversidad de comunidades de algas, ya que modifica la riqueza específica (Engledow y Bolton 1994). La sinergia de estas dos variables, incrementa el efecto que el enterramiento con arena tiene sobre la diversidad de los organismos ya que además del ahogamiento también tiene un efecto de abrasión que depende de la intensidad del oleaje (Littler et al. 1983, Engledow y Bolton 1994).

La rapidez con la que se recuperan las comunidades sometidas a procesos de enterramiento depende de sus habilidades competitivas y su resistencia a la perturbación (Airoldi 1998). Algunos corales de los géneros *Porites*, *Galaxea* y *Heliopora*, son capaces de soportar periodos de enterramiento de más de 20 horas, y recuperarse por completo del daño sufrido en un máximo de 4 semanas (Wesseling et al., 1999). Otros como el gusano de tubo de arena *Phragmatopoma californica* Kinberg, 1867, muere después de 5 días de enterramiento (Taylor y Littler 1982). Existen otros organismos que modifican su cuerpo para tolerar el sepultamiento con arena, como la anémona *Anthopleura elegantissima* Brandt, 1835, la cual, extiende su columna para mantener sus tentáculos y disco oral en la superficie (Littler et al. 1983). En zonas submareales, la estrategia más efectiva de los organismos para evitar ser cubiertos por arena, es fijarse y crecer sobre superficies verticales, inclinadas o por debajo de salientes de rocas y dentro de cuevas (Moore 1977, Bell y Barnes 2000).

Mazatlán (México) es un área localizada en la costa sureste del Golfo de California (23° 16' N - 106° 21'W). Esta zona presenta una gran variedad de ecosistemas y hábitats (sistema lagunar costero, manglares, sustratos rocosos intermareales e infralitorales, playas, etc.). Estos ecosistemas están siendo sometidos a impactos ambientales producidos por los vertidos de una central termoeléctrica, industrias de procesamiento de productos pesqueros y una actividad turística creciente (Ochoa-Izaguirre et al. 2002). Estos impactos podrían ocasionar la degradación y alteración de los ecosistemas costeros de la zona, ya que, como lo describen Loreau y colaboradores (2001), las diferentes actividades humanas, muchas veces concentradas en áreas costeras, ocasionan una creciente degradación de hábitats y pérdida de la biodiversidad.

Una de las características más importantes de la costa de Mazatlán, es que las condiciones meteorológicas locales tales como régimen de vientos, oleaje, etc., varían a través del año y causan, de forma natural, periodos en los que se desplazan grandes cantidades de arena por transporte litoral (Montaño-Ley y Peraza-Vizcarra 1986). Se han registrado valores de transporte litoral positivo de  $270,000 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$  y negativo de  $382,000 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ , dando un transporte neto de  $112,000 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$  con dirección sur (Peraza-Vizcarra 1985). Dependiendo de la magnitud de este proceso, algunas zonas se cubren completamente de arena por periodos que pueden ser de meses.

Estas características hacen de Mazatlán un lugar idóneo para realizar investigación que permita estudiar el efecto de estos procesos naturales, en las comunidades bentónicas de diferentes hábitats. En esta zona, solamente existen

algunos trabajos en los que se ha registrado el proceso de sedimentación junto a otros factores, para tratar de explicar la dinámica poblacional de diversas especies de esponjas de hábitats rocosos (Ávila 2002, Wilson 2002, Nava 2004).

### **3. JUSTIFICACIÓN.**

El enterramiento por sedimento es uno de los principales procesos físicos que modula la estructura de las comunidades bentónicas (Saiz-Salinas y Urdangarin 1994). La bahía de Mazatlán y sus zonas aledañas están sujetas a cambios ambientales a lo largo del año (principalmente derivados del cambio en la dirección e intensidad del oleaje) que provocan cambios en el transporte litoral de sedimentos, lo cual ocasiona que algunas zonas se cubran completamente con arena durante varios meses a lo largo del año (observaciones personales, Peraza 1985). Este proceso afecta a las comunidades marinas incluidos algunos recursos pesqueros asociados a ecosistemas rocosos, de gran importancia a nivel local, como son la langosta y el ostión (comunicación personal de pescadores de la zona). Por lo tanto, es importante estudiar el efecto del enterramiento por transporte litoral de arenas sobre las comunidades bentónicas de la zona, así como los procesos de recuperación entre periodos de no enterramiento.

## **4. OBJETIVOS.**

### ***4.1. Objetivo general:***

Estudiar el efecto del enterramiento por transporte litoral de arenas sobre la estructura de las comunidades bentónicas asociadas a ecosistemas rocosos.

### ***4.2. Objetivos particulares:***

1. Estudiar la variabilidad temporal y espacial del proceso de enterramiento por transporte litoral de arenas en algunos ecosistemas rocosos intermareales de la bahía de Mazatlán.

2. Estudiar el efecto y la recuperación de la comunidad asociada a ecosistemas rocosos intermareales debido al enterramiento producido por el transporte litoral de arenas.

3. Determinar el efecto de enterramientos inducidos a nivel experimental en la estructura de la comunidad asociada a ecosistemas rocosos intermareales, así como la capacidad de recuperación en relación al grado de exposición al oleaje.

## 5. ZONA DE ESTUDIO.

La zona estudiada se localiza en el litoral de Mazatlán, al sur del estado de Sinaloa (México), en la costa sureste del Golfo de California ( $23^{\circ}16' N - 106^{\circ}26' W$ ), y abarca un área un poco más amplia que la delimitada por la bahía de Mazatlán (Fig. 1). Dentro de esta zona se escogieron tres localidades dos de ellas tienen variaciones en su sustrato como efecto del transporte litoral de sedimentos, ubicadas de sur a norte: El Faro (L1), Playa Norte (L2) e Isla Venados (L3).

En la localidad 1 (L1 El Faro), el estudio se llevó a cabo en el Cerro del Crestón ( $23^{\circ} 10'N$ ;  $106^{\circ}25'O$ ) (Fig. 1), en una plataforma de roca con una pendiente suave (aproximadamente entre  $0-2^{\circ}$  de inclinación), delimitada por profundos canales que la cortan y que corren paralelos a la orilla. Está expuesta a oleaje directo, pero más intensamente en su parte oeste, y durante los periodos de marea más baja, permanece completamente emergida.

La localidad 2 (L2 Playa Norte), es una playa a un costado de Valentinós (uno de los principales centros turísticos de Mazatlán). Los muestreos se realizaron en una área intermareal expuesta al oleaje que tiene una pendiente ligeramente pronunciada. La playa tiene como base un sustrato rocoso conformado por una plataforma de roca sedimentaria con múltiples grietas y orificios no muy profundos causados por la erosión. Este lugar presenta enterramiento total y constante con arena, lo que ocasiona que se alterne entre playa de roca y arena en algunas épocas del año.

La localidad 3 (L3 Isla Venados), se ubicó frente a la cara este de la Isla Venados, localiza al noroeste de la bahía de Mazatlán (Fig. 1). Los muestreos se realizaron aproximadamente a unos 50 m de la línea de costa, a una profundidad que osciló entre 2 y 4.5 m. El área de muestreo presenta un sustrato compuesto por afloramientos rocosos de diferentes tamaños combinados con parches arenosos (Ávila 2002, Wilson 2002, Nava 2004). Una característica importante de esta área es que el sustrato se cubre parcialmente con arena durante periodos de tiempo cortos. Estos eventos ocurren como consecuencia de los cambios en el régimen de vientos y oleaje a lo largo del año (Ávila 2002, Wilson 2002, Nava 2004).



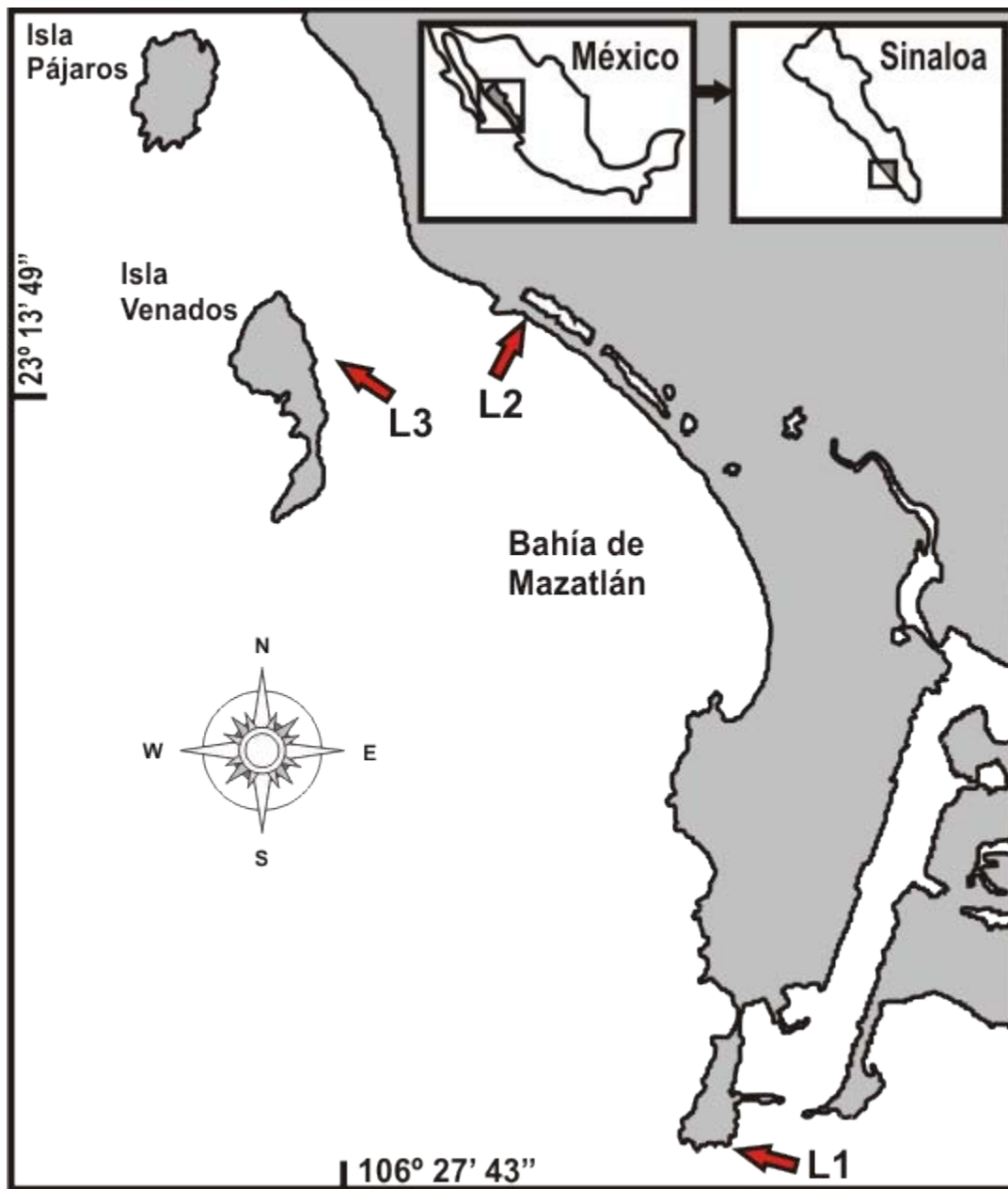


Fig. 1. Ubicación de las localidades de muestreo dentro y fuera de la bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. L1: El Faro, L2: Playa Norte, L3: Isla Venados.

### **5.1. Características climatológicas y oceanográficas.**

En la bahía de Mazatlán, el clima es subtropical tropical, tipo cálido subhúmedo, con una temperatura media anual de 24 °C y un régimen de lluvias que predomina durante el verano (Clasificación climática de Köppen, modificada por García, 1990). La precipitación máxima se registra durante el mes de septiembre con un valor promedio de 222.5 mm (Comisión Nacional del Agua 2002). Los vientos predominantes provienen del noroeste durante el invierno y del oeste al suroeste durante el verano, con velocidades promedio que oscilan entre 2.6 y 3.5 m s<sup>-1</sup>. Los vientos del suroeste, originados por perturbaciones ciclónicas (tormentas tropicales y huracanes), son menos frecuentes, y aparecen en los meses de julio a octubre. La humedad relativa promedio es de 76 %, registrándose valores de hasta 79 % en el mes de septiembre (Comisión Nacional del Agua 2002).

En Mazatlán, las mareas son de tipo semidiurno, es decir, en un ciclo de 24 horas ocurren dos pleamares y dos bajamares. La oscilación de la marea es entre 0.25 y 1.25 m (Pond y Pickard 1983). En el periodo de secas, las olas predominantes provienen del noroeste. En los meses de abril y mayo, coincidiendo con el cambio de dirección de los vientos, también cambia la dirección del oleaje viniendo entonces del suroeste y oeste. Estos cambios en los patrones de oleaje, provocan cambios en el transporte de sedimentos litorales (Peraza 1985).

En la superficie del mar, la temperatura y salinidad promedio anuales presentan valores de 24.4 °C y 35 ‰ (Anónimo 1988).

## **6. CAPÍTULO 1: Descripción del proceso de enterramiento y respuesta de las comunidades intermareales.**

### **6.1. Parte 1: Descripción del proceso de enterramiento.**

#### **6.1.1. Materiales y Métodos.**

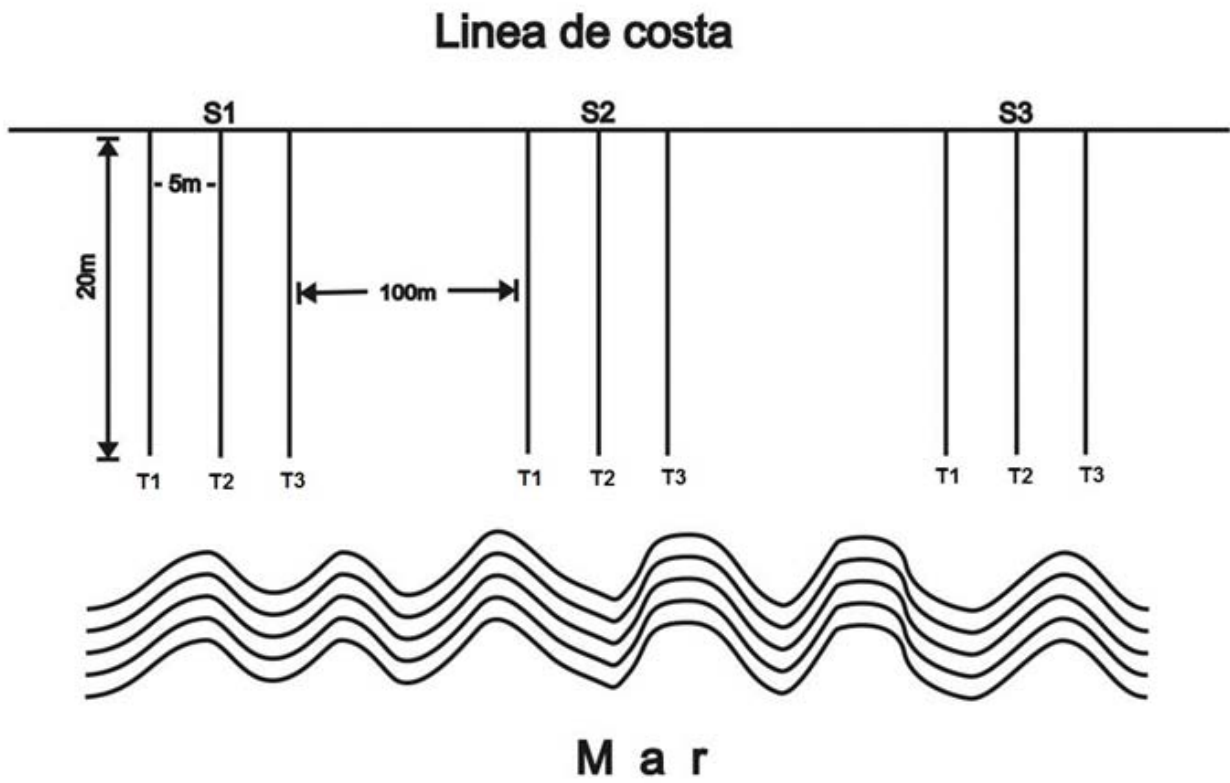
##### **6.1.1.1. Diseño experimental (estrategia de muestreo).**

El proceso de enterramiento natural se estudió mensualmente durante un año (diciembre de 2005 a diciembre del 2006) en la localidad 2 Playa Norte (Fig. 1). En dicha localidad se ubicaron tres sitios separados 100 m entre sí (S1, S2 y S3, orientados de norte a sur) y en cada uno de ellos se establecieron 3 transectos de 20 m de longitud (T1, T2 y T3) perpendiculares a la línea de costa y separados entre sí por 5 metros (Fig. 2). Se utilizaron clavos de concreto clavados cada 2 m (a lo largo del transecto, 10 en total) para posicionar los transectos en el mismo lugar en cada muestreo. Al inicio del estudio, como medida adicional, también se hizo una marca con pintura en la pared del malecón que se encuentra inmediatamente detrás de los sitios de muestreo

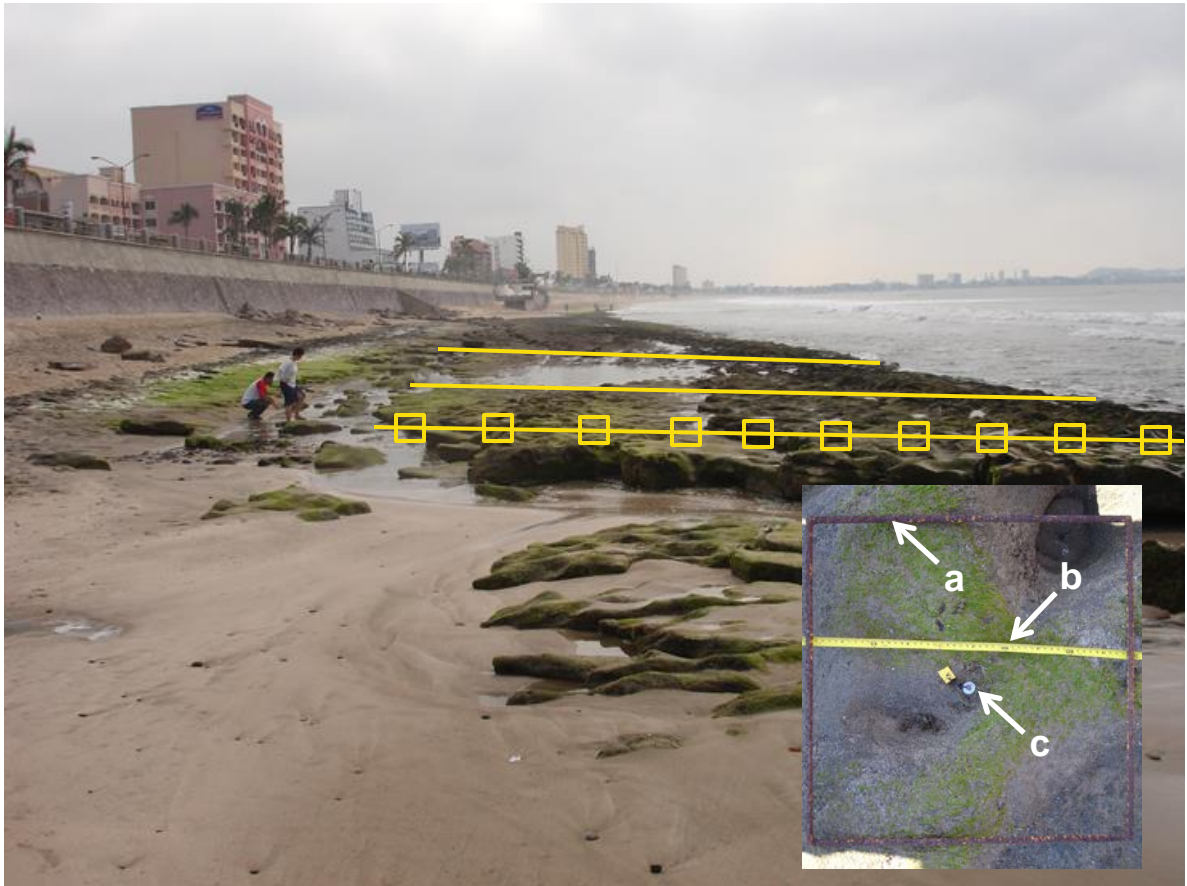
Las variables cuantificadas fueron cobertura de arena ( $\text{cm}^2 \text{ m}^{-2}$ ) y profundidad de la capa de arena. Para ello, durante cada muestreo mensual, sobre cada una de las marcas de cada transecto (clavos para concreto) se posicionó un cuadrado de metal de 50 x 50 cm ( $0.25 \text{ m}^2$ ) y se le hizo una fotografía con una cámara digital Cybershot DCS-P150, se tomaron 10 fotografías por transecto (Fig. 3). Posteriormente, estas fueron analizadas utilizando el software Coral Point with Exel extention, versión 3.1 (CPCe 3.1) el cual permite

calcular áreas calibrándolo con una referencia de distancia conocida en la imagen. La cobertura de los cuadros obtenida de las fotografías se sumó para obtener la cobertura total por transecto, y posteriormente se promediaron los valores de los transectos obteniéndose así la cobertura de arena de cada sitio en cada muestreo. En total se tomaron 30 fotos por cada sitio (10 para cada transecto) por muestreo mensual. El parámetro que se presenta es la cobertura de arena promedio mensual de cada sitio, expresada en porcentaje (%) promedio  $\pm$  error estándar.

Cada mes de los tres que duró el enterramiento (febrero a abril, ver resultados), se midió el grosor de la capa de arena en 5 puntos de cada transecto enterrando una varilla de acero hasta que se encontró el sustrato duro. Las 45 mediciones de cada sitio (15 por mes) se promediaron y así se obtuvo el grosor promedio por sitio. El parámetro que se presenta es el grosor promedio por sitio, expresado en centímetros  $\pm$  error estándar. Posteriormente se multiplicó el área muestreada ( $2.5 \text{ m}^2$ ) por el grosor promedio de la capa de arena de cada sitio, para obtener el volumen en  $\text{m}^3$  que cubrió cada sitio.



*Fig. 2. Disposición de los transectos en los sitios de muestreo.*



*Fig. 3. Esquema del diseño de muestreo para el registro de la cobertura de arena, en el recuadro se observa: a) El cuadrado de metal; b) La cinta métrica (transecto) y c) La marca (clavo con etiqueta).*

#### **6.1.1.2. Análisis de datos.**

La variación de la cobertura de arena entre sitios con respecto al tiempo, se evaluó mediante un análisis de varianza de dos vías:

Factor 1: Tiempo (12 niveles).

Factor 2: Sitio (3 niveles).

Previamente se evaluó la homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran's (Krebs 1989). Cuando hubo diferencias significativas se utilizó la

prueba de comparaciones múltiples Tukey (Underwood 1997), para saber cuándo ocurrieron estas diferencias.

## **6.1.2. Resultados.**

### **6.1.2.1. Variación de la cobertura de arena.**

La cobertura de arena presentó la misma tendencia en los tres sitios (ANOVA  $F_{33,96}=30.071$ ;  $p<0.05$ ). Durante los primeros tres meses, los sustratos rocosos se fueron cubriendo de arena progresivamente hasta que fueron enterrados completamente. Este enterramiento ocurrió en los meses de febrero a abril en S1 y de marzo a abril en S2 y S3. Posteriormente, cuando se realizó el muestreo de mayo, la arena se había retirado, descubriendo los sustratos rocosos casi por completo, iniciándose el ciclo nuevamente (Fig. 4a). No sabemos si la retirada de la arena fue un evento súbito (de un día para otro) o progresivo.

Además de las diferencias temporales, también hubo diferencias entre los sitios. A excepción de febrero, la superficie cubierta por arena en S1 siempre fue menor que en S2 y S3, aunque el análisis de comparaciones múltiples solo lo hizo evidente en los dos primeros y dos últimos meses (prueba Tukey  $p<0.05$ ).

Durante el enterramiento la capa de arena no fue homogénea, ya que, en algunos puntos se registró hasta 60 cm de grosor (S1), y en otros se registraron 4 cm (S2). S3 se cubrió con una capa de arena más gruesa  $37.73 \pm 3.86$  cm (promedio  $\pm$  ES), aunque sin mucha diferencia con S1 ( $36.67 \pm 4.35$  cm), mientras que S2 se cubrió con una capa de arena más delgada  $13.11 \pm 3.04$  cm (Fig.4b).

El volumen de arena que cubrió los sitios de muestreo fue de 0.92 m<sup>3</sup> en S1, 0.33 m<sup>3</sup> en S2 y 0.94 m<sup>3</sup> en S3.

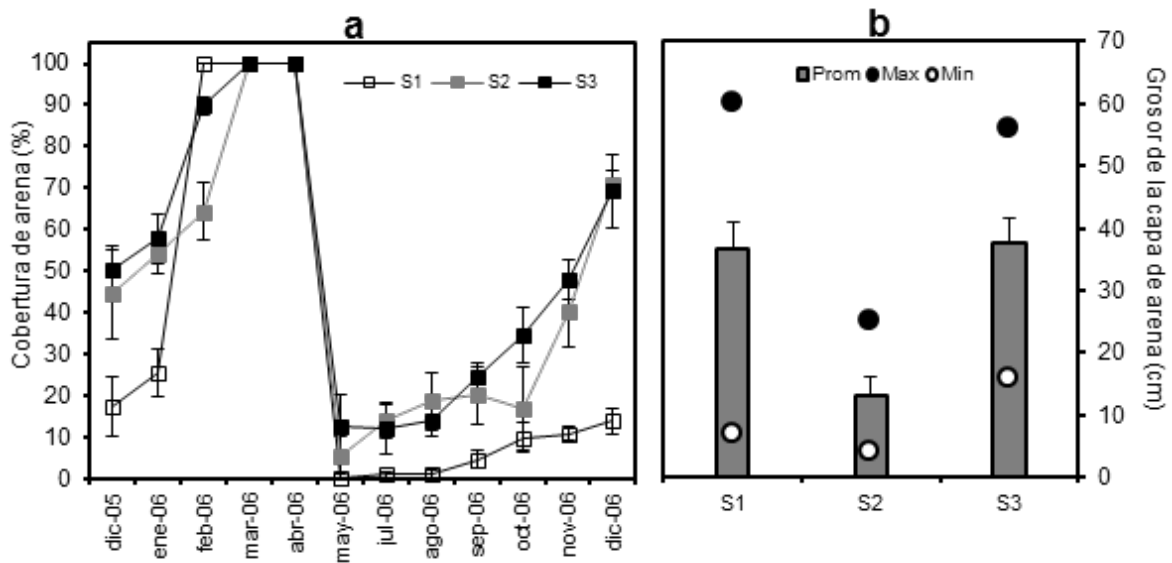


Fig. 4. a. Variación de la cobertura de arena (%) y b. Grosor de la capa de arena (cm) durante el enterramiento. Los valores se expresan como promedio  $\pm$  ES.

### 6.1.2.2. Extensión del enterramiento a lo largo de la costa.

Aunque no fue objetivo de esta investigación cuantificar la extensión del enterramiento a lo largo de la costa, pudimos hacer observaciones de otros sitios que también presentan desplazamiento de grandes cantidades de arena, aparte de Isla de la Piedra y Playa Brujas antes registrados por Peraza-Vizcarra en 1985 y Montaña-Ley y Peraza-Vizcarra en 1986.

Entre estos sitios encontramos la playa de Isla Venados, la cual cuenta con una lengua de arena que cambia sus dimensiones durante los meses que registramos el enterramiento (febrero-abril 2005) en Playa Norte. Esta lengua de



arena se fotografió desde el mismo punto en lo alto de la isla durante tres meses consecutivos y a pesar de que no se cuenta con el ciclo completo se puede apreciar un cambio en su morfología (Fig. 5).



Fig. 5. Variación morfológica de la playa de arena de isla Venados de febrero a abril de 2005 (meses en los que ocurrió el enterramiento).

Otro sitio es la playa Los Sábalos, la cual cuenta con varios espigones que tienen una altura aproximada de 2 metros y un grosor de 3 metros, estas estructuras se cubren con arena casi por completo cíclicamente, durante los meses de marzo a abril (obs. pers.). Un sitio más es la playa de Las Labradas, ubicada a 80 km al norte de Mazatlán, este sitio cuenta con grandes rocas esparcidas por la playa que tienen tallados petroglifos de gran atractivo turístico. Estas rocas también se cubren con arena casi por completo al menos durante el mes de abril (obs. pers.).

Como podemos observar al menos regionalmente, desde la playa de Isla de la Piedra hasta Las Labradas (Fig. 6), ocurre desplazamiento de grandes cantidades de arena, lo que provoca enterramiento de zonas de sustrato rocoso.

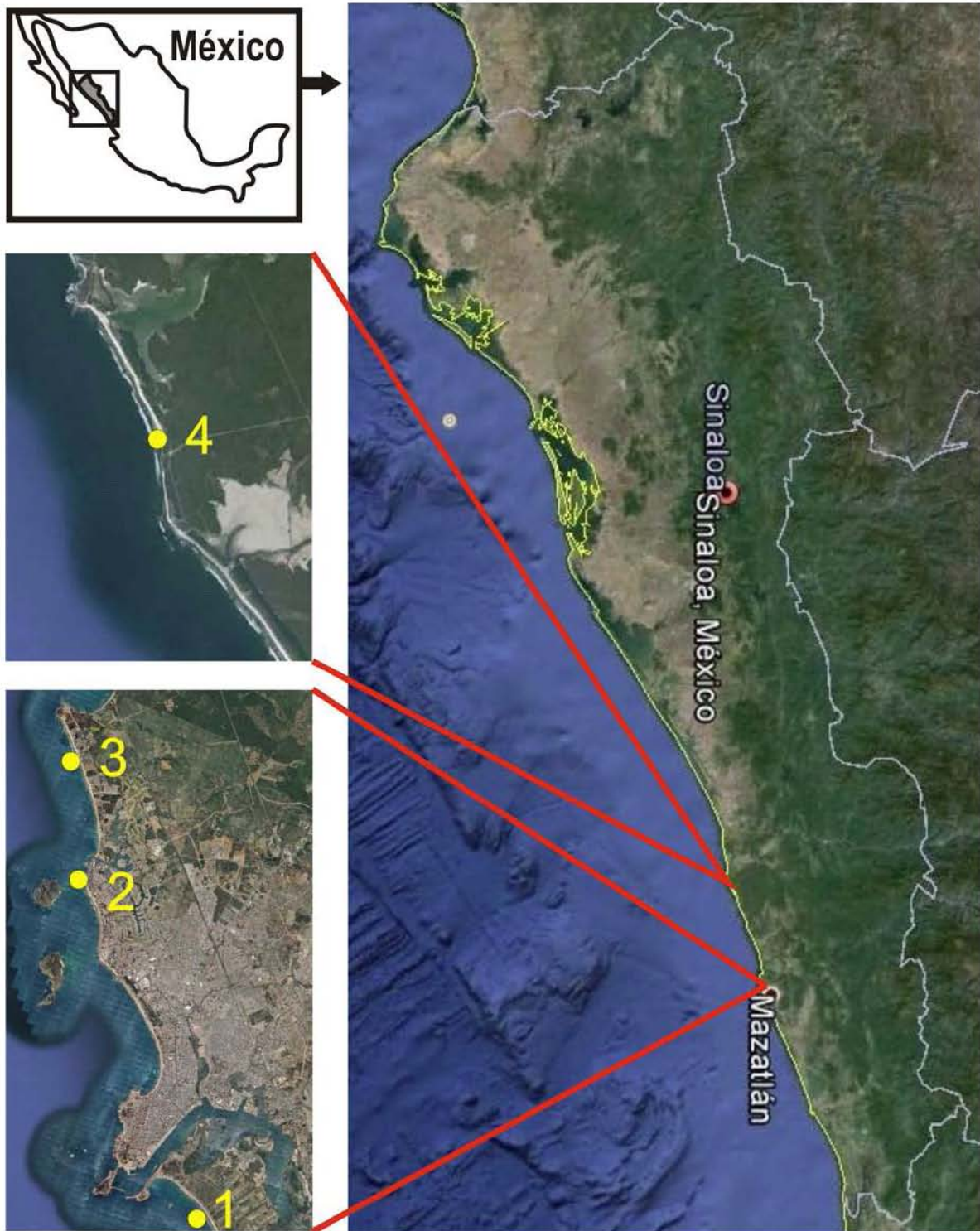


Fig.6. Sitios donde ocurre enterramiento al norte y sur de Mazatlán: 1) Isla de la Piedra; 2) Los Sábalos; Playa Brujas; 4) Las Labradas.

## **6.2. Parte 2: Respuesta de la comunidad al enterramiento.**

### **6.2.1. Materiales y Métodos.**

#### **6.2.1.1. Diseño experimental (estrategia de muestreo).**

Esta parte del estudio se realizó en la localidad 2 (Playa Norte), siguiendo la misma metodología descrita en el apartado anterior (apartado 6.1.) (Fig. 2 y 3), con la diferencia de que se añadió otro sitio cercano que nunca se cubre con arena, al que se le denominó sitio control (SC). Esto se hizo con el fin de estudiar la variación natural de las comunidades que no son afectadas por este proceso de enterramiento.

De las fotografías que se tomaron para obtener el área cubierta por arena, también se obtuvo el área ocupada por las especies de organismos que se encontraron en ellas. De esta manera observamos como variaron las comunidades, en relación a la variación del área cubierta con arena. En el sitio control se muestreó de la misma manera que en los sitios expuestos al enterramiento.

El parámetro que se obtuvo fue la cobertura promedio en cada sitio, de cada una de las especies y de todas ellas en conjunto expresada en  $\text{cm}^2 \text{m}^{-2}$ , y transformada a % (promedio  $\pm$  error estándar).

Posteriormente con este parámetro se calcularon los índices univariantes: número de especies  $S$ , diversidad  $H'$  ( $\log_e$ ), equitatividad  $J'$ , y fueron utilizados para examinar la estructura de las comunidades.

#### **6.2.1.2. Análisis de datos.**

La variación de la cobertura y los índices univariantes: número de especies  $S$ , diversidad  $H'$  ( $\log_e$ ), equitatividad  $J'$ , entre sitios y con respecto al tiempo, fueron evaluados mediante un análisis de varianza de dos vías:

Factor 1: Sitio (4 niveles).

Factor 2: Tiempo (12 niveles).

Previamente se evaluó la homogeneidad de varianzas de estos parámetros mediante la prueba de Cochran's (Krebs 1989). Cuando hubo diferencias significativas se utilizó la prueba de comparaciones múltiples Tukey (Underwood 1997).

La estructura de las comunidades también fue analizada por medio de métodos multivariantes (PRIMER). Los métodos multivariantes que se utilizaron, fueron el análisis de clasificación jerarquizada, el análisis de ordenación nMDS (Non-Metric Multi-Dimensional Scaling) y el análisis ANOSIM (Kruskal y Wish 1978).

#### **-Análisis de clasificación jerarquizada:**

La matriz para el análisis de clasificación jerarquizada se generó a partir de los datos de cobertura de cada transecto previa transformación por raíz cuarta (Warwick y Clarke 1991) a la cual se le aplicó el índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957), el cual no considera las dobles ausencias. Para generar el dendrograma se empleó como algoritmo de agrupación la media ponderada de cada par de muestras (método UPGMA) (Sneath y Sokal 1973). Posteriormente, se

determinaron las especies que más contribuyeron a la separación de los diferentes grupos representados en el dendrograma mediante el análisis SIMPER (Similarity Percentage) (Warwick et al. 1990, Clarke y Ainsworth 1993).

**-Análisis de ordenación nMDS:**

El análisis nMDS se realizó a partir de la matriz de similitud previamente calculada para el análisis de clasificación. Para determinar el grado de significación de la representación de los datos, se utilizó el valor de estrés de Kruskal (Clarke y Ainsworth 1993).

**-Análisis ANOSIM:**

La prueba no paramétrica ANOSIM (análisis de similitud) valora la significación estadística de las diferencias entre réplicas, verificando si las similitudes entre las repeticiones dentro de un sitio son significativamente diferentes a las similitudes entre las repeticiones de los otros sitios (Clarke y Ainsworth 1993). Este análisis está basado en el orden de importancia de las similitudes establecidas en la matriz de similitud construida mediante el índice de Bray-Curtis sobre las abundancias medias (Clarke y Ainsworth 1993). En base a los resultados obtenidos en este análisis se calcula el nivel de significación ( $p$ ) y el estadístico  $R$ , el cual varía entre 0 y 1, y nos indica el grado de diferenciación entre los sitios.

## 6.2.2. Resultados.

### 6.2.2.1. Descripción de la comunidad.

#### -Variación de la cobertura.

En el sitio control (SC), la cobertura osciló entre 72.9±8.8% (Agosto-06) y 94.2±1.2% (Diciembre-06), sin embargo, a pesar de esta variación, no hubo diferencias significativas (prueba Tukey  $p<0.05$ ), debido a la variación que hubo entre las réplicas de los diferentes muestreos (Fig. 7).

Por otro lado, los sitios afectados por el enterramiento si tuvieron variaciones significativas en el tiempo ( $F_{33,96} = 19.987$ ;  $p<0.05$ ). Oscilaron entre 0% durante los meses de enterramiento y 95.8±1.2% en S1, 69.1±4.3% en S2 y 78.2±3.2% en S3 (Mayo-06, valor máximo en los tres sitios) (Fig. 7). Además de las diferencias temporales, también hubo diferencias entre los sitios, S1 presentó valores más altos que S2 y S3, en los meses de Julio, Agosto, Noviembre y Diciembre-06 (prueba Tukey  $p<0.05$ ).

Como era de esperar, conforme aumentó la extensión del enterramiento disminuyó la cobertura de organismos, y posteriormente, conforme se fue retirando la arena (Mayo-06) fue recuperándose paulatinamente la cobertura de los organismos (Fig. 7). Es importante mencionar que después del periodo de enterramiento la cobertura de la comunidad alcanzó valores similares a los de SC (Fig. 7).

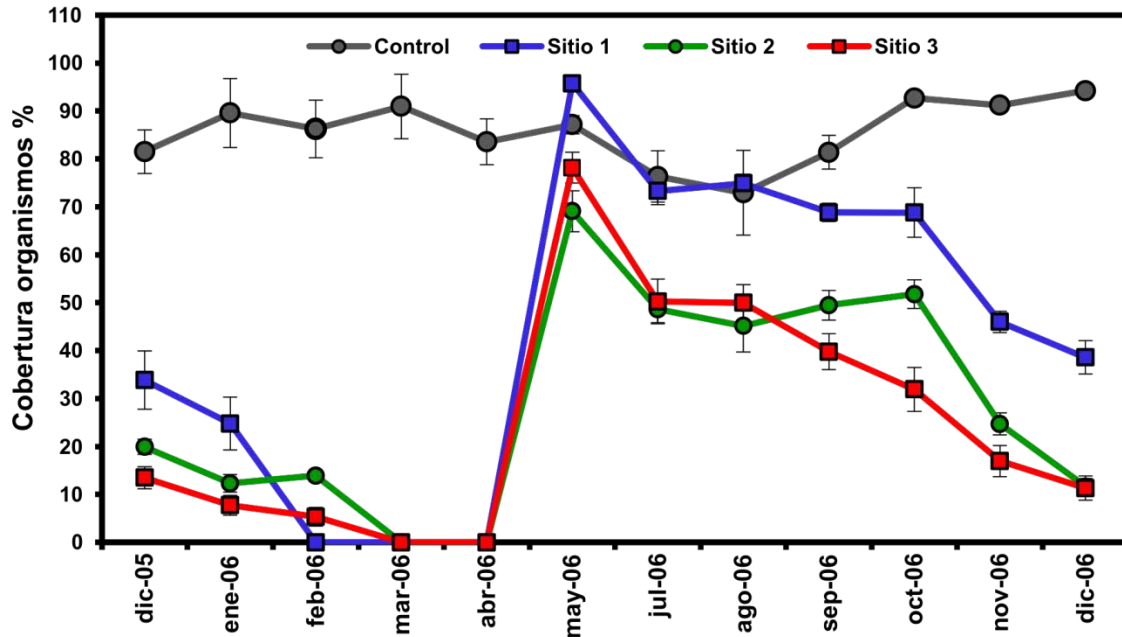


Fig. 7. Variación de la cobertura total de los organismos (media  $\pm$  ES).

Los grupos que más contribuyeron a la cobertura fueron las algas (principalmente de especies del género *Ulva*), los moluscos (principalmente especies de mejillones del género *Mytilus*), los crustáceos (especies de balanos del género *Chthamalus*), los poliquetos (especies de poliquetos de tubo del género *Phragmatopoma*), y las anémonas (especies del género *Anthopleura*) (Fig. 8). Antes del enterramiento ninguno de estos grupos dominó en ninguno de los sitios, pero después del enterramiento, se observó una dominancia de las algas (principalmente especies del género *Ulva*), que llegó a ocupar hasta el 95% del espacio disponible en S1. La dominancia de las algas disminuyó gradualmente conforme iba aumentando el recubrimiento por arena, pasando de 95 a 19.5% en S1, 43 a 5.8% en S2 y 76 a 6.3% en S3, y llegando a equipararse su cobertura con la de otros grupos en los meses finales del estudio (Fig. 8).

En el sitio control (SC), la comunidad fue totalmente diferente, ya que los crustáceos (especies de balanos del género *Chthamalus*) fueron los más abundantes, seguido por los moluscos (especies de mejillones del género *Mytilus*), ocupando ambos grupos más del 60% del espacio disponible. El tercer grupo fueron las algas (principalmente especies de los géneros *Chaetomorpha* y *Ulva*), pero en conjunto ocuparon menos del 10% del espacio disponible. El grupo menos abundante fue el de las anémonas (principalmente especies del género *Palythoa*) el cual ocupó menos del 0.5% (Fig. 8).



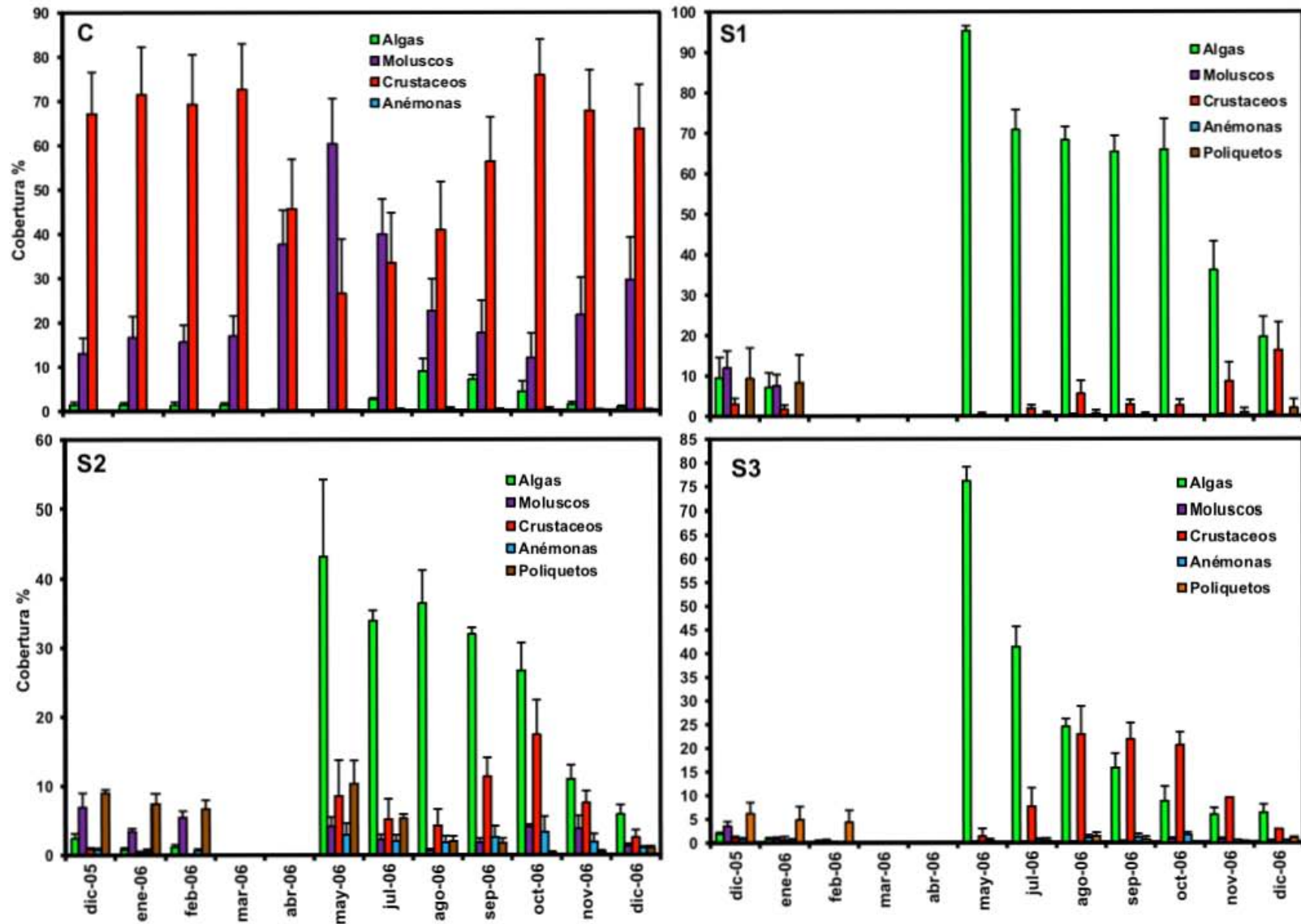


Fig. 8. Variación de la cobertura por grupos de organismos, expresado en % (media  $\pm$  ES): Control (C), Sitio 1 (S1), Sitio 2 (S2) y Sitio 3 (S3).

### **-Descriptores ecológicos y análisis de la estructura de la comunidad.**

Todos los descriptores ecológicos variaron de forma significativa en función de los cambios en la magnitud del enterramiento; diversidad  $H'$  ( $F_{33,96}=9.9823$ ),  $p<0.05$ ; número de especies  $S$  ( $F_{33,96}=7.1664$ ,  $p<0.05$ ); equitatividad  $J'$  ( $F_{33,96}=7.6930$ ,  $p<0.05$ ).  $H'$  y  $J'$  presentan un comportamiento casi idéntico en los sitios de muestreo, sin diferencias previo al periodo de enterramiento, y con los valores más altos en S2 después del enterramiento (*Tukey*  $p<0.05$ ) (Fig. 9). En el caso de  $S$ , ocurre lo mismo que para  $H'$  y  $J'$  previo al enterramiento, pero después de este, es en S1 donde se presentan los valores más altos (*Tukey*  $p<0.05$ ) (Fig. 9).

Lo anterior se confirmó al correlacionar  $H'$  vs  $J'$  y vs  $S$ , (*correlación de rango de Spearman*  $p<0.05$ ). La correlación más alta se presentó entre  $H'$  y  $J'$  (Fig.10), lo cual indica que los cambios en la diversidad dependieron de los cambios en la proporción más que de la variación en el número de especies.

En el sitio control los índices ecológicos ( $H'$ ,  $J'$  y  $S$ ), no variaron de forma importante. Solo se observó un ligero aumento en verano, alcanzado valores máximos en Agosto-06 ( $H'=1$ ,  $J'=0.55$  y  $S=2.67\text{esp}/\text{m}^2$ ). Los mínimos se presentaron en Diciembre-05 ( $H'=0.52$  y  $J'=0.30$ ), y en Mayo-06 ( $S=1.60\text{ esp}/\text{m}^2$ ) y solo se observaron diferencias significativas entre los valores máximos y los mínimos de cada índice (*Tukey*  $p<0.05$ ) (Fig. 9).

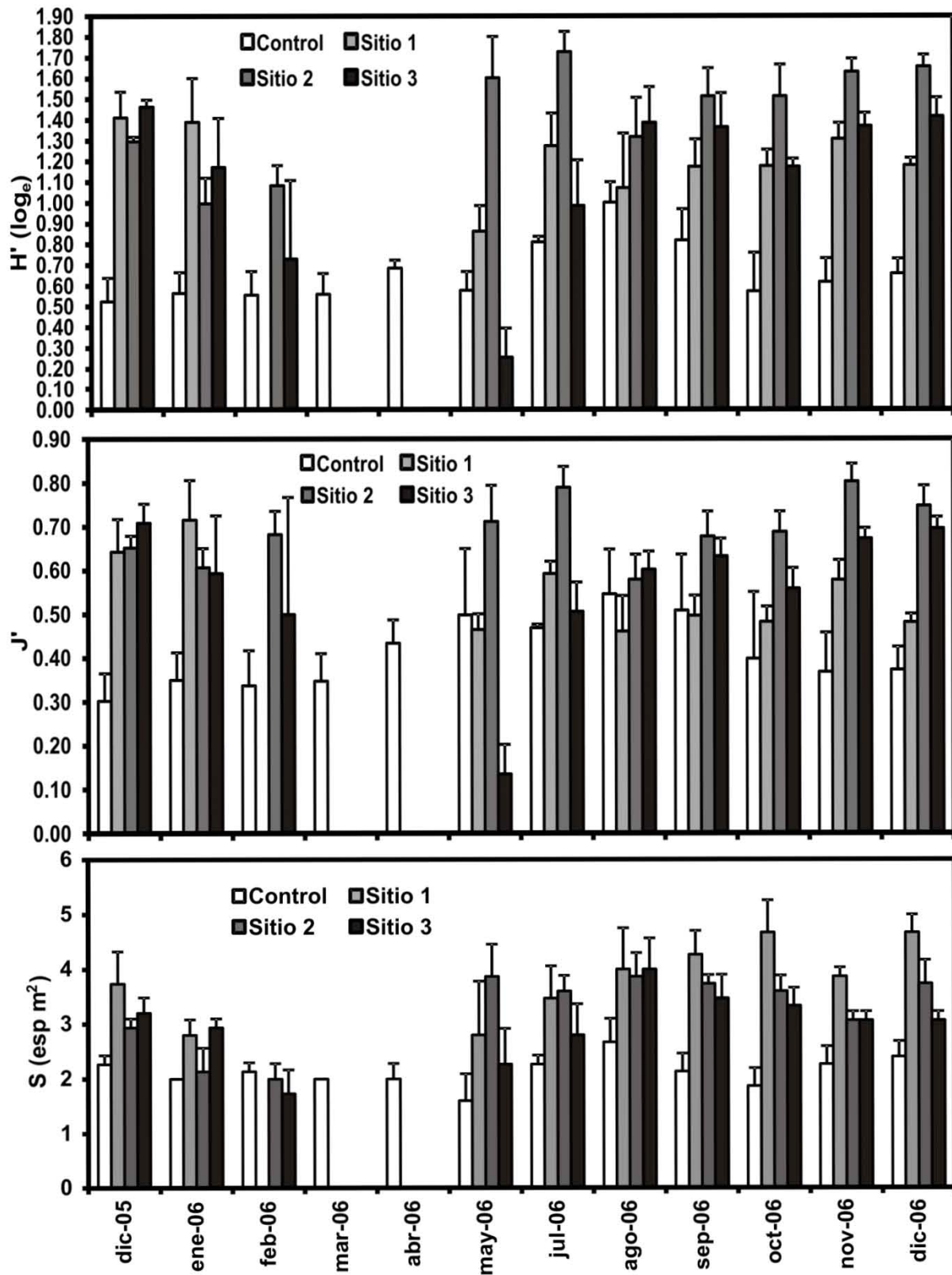


Fig. 9. Variación de los índices ecológicos diversidad ( $H'$ ), equitatividad ( $J'$ ) y número de especies ( $S$ ). Media  $\pm$  ES

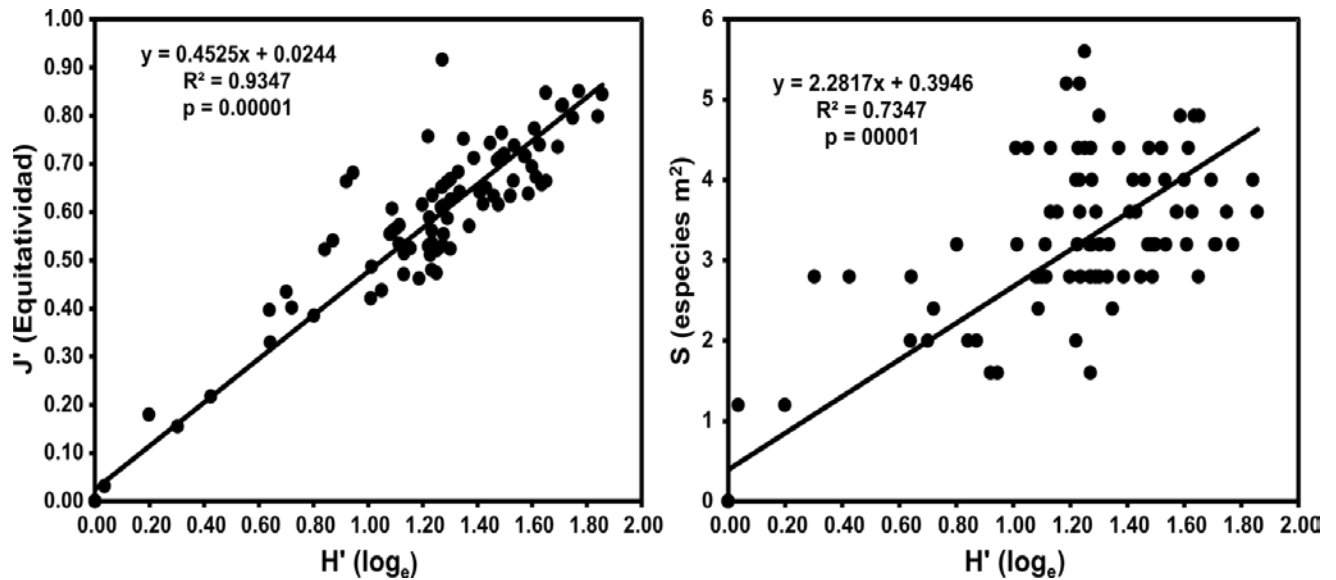


Fig. 10. Análisis de regresión entre la diversidad ( $H'$ ) vs la equitatividad ( $J'$ ) y diversidad ( $H'$ ) vs número de especies ( $S$ ). Se muestra la línea de tendencia y su ecuación, el coeficiente de correlación ( $R^2$ ) y el nivel de significación ( $p$ ).

#### -Estructura de la comunidad.

Los métodos multivariantes (análisis de clasificación jerarquizada y MDS), separaron las comunidades de SC de S1, S2 y S3 (*prueba ANOSIM*;  $R=0.64$ ), y también la de antes y después del enterramiento (*prueba ANOSIM*;  $R=0.71$ ).

El análisis de clasificación separó dos grandes grupos; uno (recuadro rojo 76.11% de similitud) agrupó a todos los meses de SC, y el otro donde se encuentran todos los meses de S1, S2 y S3, subdividiendo a su vez en los meses previos al enterramiento Diciembre-05 a Febrero-06 (recuadro verde 58.18% de similitud) y los meses posteriores al enterramiento Mayo a Diciembre-06 (recuadro amarillo 46.03% de similitud) (Fig.11 CLUSTER).

La ordenación en el eje horizontal del MDS representa las diferencias entre el control y los sitios afectados por el enterramiento, mientras que en el eje vertical se observan las diferencias en las comunidades antes y después del enterramiento (Fig.11 MDS).

Las especies responsables de la separación (*SIMPER*; 61.04% de *disimilitud*) entre el sitio control y los afectados por el enterramiento fueron *Chthamalus* sp., *Mytilus* sp. y *Ulva intestinalis* Linnaeus, 1753, y las especies responsables de la separación (*SIMPER*; 56.54% de *la disimilitud*) entre antes y después del enterramiento fueron *Ulva intestinalis*, *Chaetomorpha antennina* (Bory de Saint-Vincent) Kützing, 1847, *Chthamalus* sp. y Alga 2.

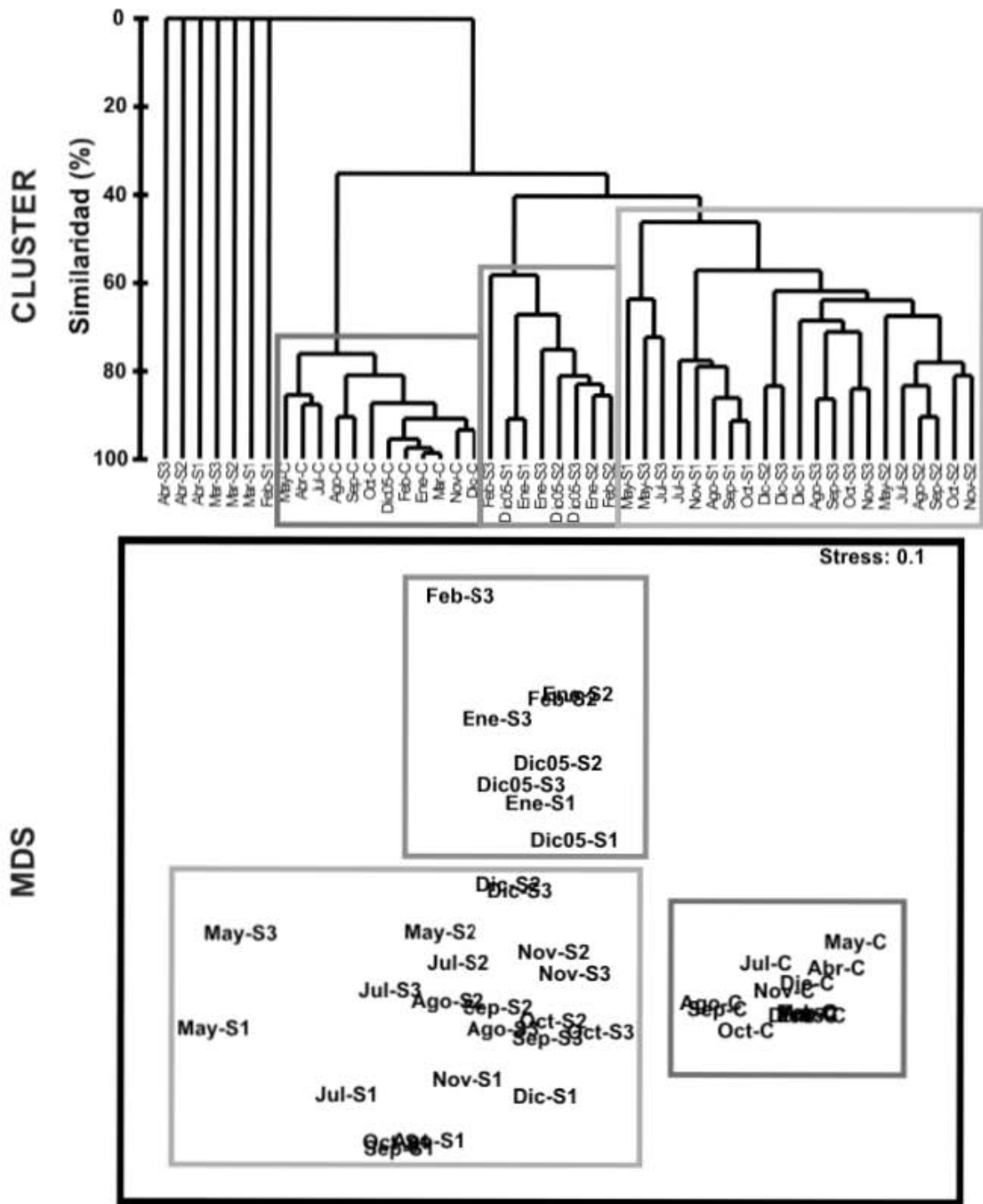


Fig. 11. Análisis de clasificación jerarquizada (arriba) y Análisis de ordenación MDS (abajo), basados en la cobertura ( $\text{cm}^2 \text{m}^{-2}$ ) mensual promedio. Los recuadros de color indican las diferentes comunidades: Rojo SC; Verde S1, S2 y S3 previo al enterramiento; Amarillo S1, S2 y S3 después del enterramiento. Los datos se clasifican y ordenan en función del % de similitud (índice de similitud de Bray-Curtis).

### **-Relación entre el grado de enterramiento y los índices ecológicos (H' y S).**

Se hicieron correlaciones entre la cobertura de arena y los índices ecológicos: diversidad (H') y número de especies (esp m<sup>2</sup>), posteriormente se graficó esta relación y se evaluó su ajuste a varios modelos mediante el análisis de regresión. El modelo polinomial de segundo orden fue el que presentó mayor correlación y ajuste significativo ( $p < 0.05$ ) (Fig. 12 y 13).

De los tres sitios, S1 fue el que presentó la correlación más alta tanto de H' vs cobertura de arena como de S vs cobertura de arena ( $r = -0.8809$  y  $r = -0.8933$  respectivamente). Mientras que S3 presentó las más bajas ( $r = -0.4398$  y  $r = -0.6847$  respectivamente). En S1 la diversidad (H') más alta se da con un 23% de enterramiento, mientras que la S más alta se da con un 5% de enterramiento. En S2 la H' más alta se da entre 8 y 13% de enterramiento y la S más alta se da entre 4 y 7% de enterramiento. En S3 la H' y S más altas se dan a 19% de enterramiento (Fig. 12 y 13).

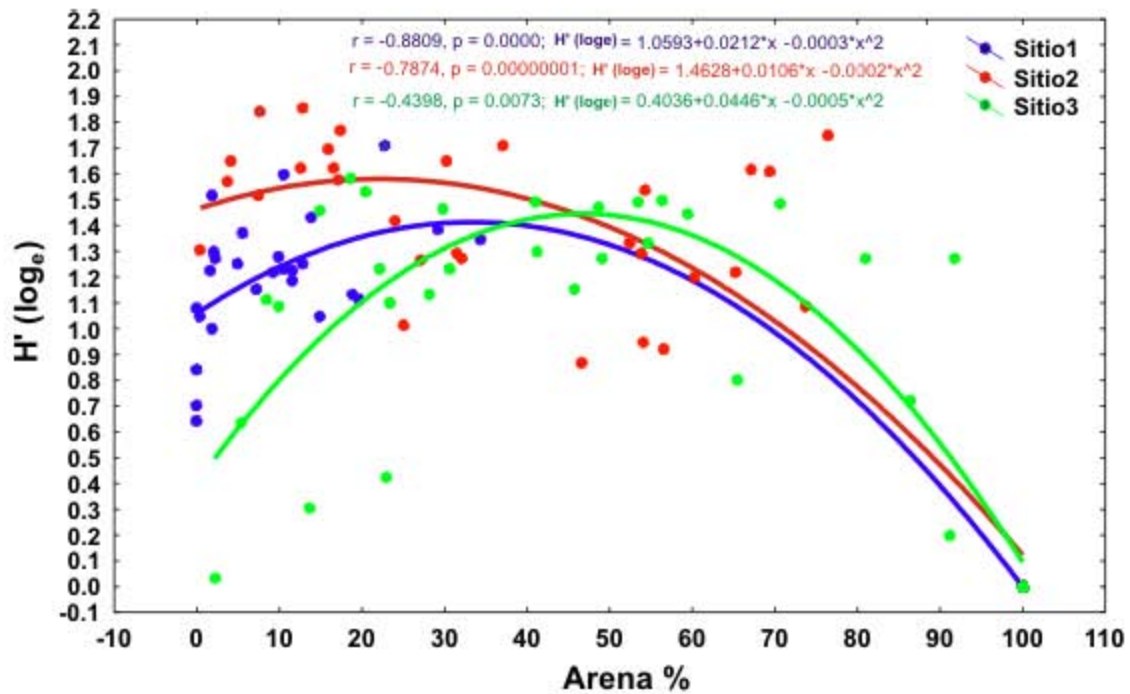


Fig. 12. Análisis de regresión entre la cobertura de arena (expresada en %) y la diversidad ( $H'$ ). Se muestran los valores del coeficiente de correlación ( $r$ ), el nivel de significación ( $p$ ) y la ecuación.

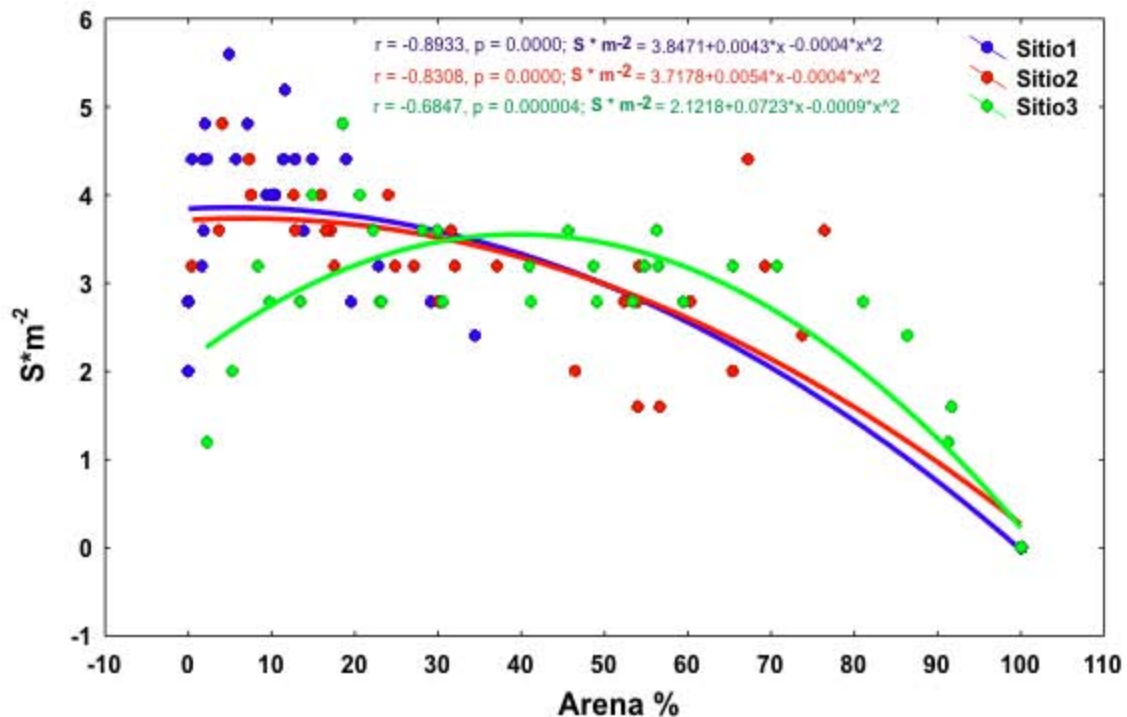


Fig. 13. Análisis de regresión entre la cobertura de arena (expresada en %) y el número de especies ( $S$ ). Se muestran los valores del coeficiente de correlación ( $r$ ), el nivel de significación ( $p$ ) y la ecuación.



### **6.2.3. Discusión.**

#### **-Proceso de enterramiento.**

En el presente trabajo se estudió la variación anual del enterramiento de un intermareal rocoso, proceso común en costas de todo el mundo (Airoldi 2003).

El desplazamiento de la arena está en función de la costa y por ende de la hidrodinámica local, y puede ser perpendicular o paralelo a la costa (Storlazzi y Field 2000). El desplazamiento perpendicular, es decir, de la costa hacia mar adentro o viceversa, se da por las corrientes generadas por el oleaje de tormenta (Montaño-Ley y Gutierrez-Estrada 1987). Mientras que el desplazamiento paralelo, es decir, a lo largo de la costa, también conocido como transporte litoral, se da por las corrientes que se generan por la incidencia de los vientos predominantes (Montaño-Ley 1985). En nuestro caso de estudio, el enterramiento coincidió con la temporada de vientos más fuertes conocidos como noroestes (por su dirección de incidencia), y el desenterramiento ocurrió justo cuando esta temporada termina y se da el cambio de dirección de vientos, predominando a partir de ese momento y durante todo el verano los vientos del oeste y suroeste. Estudios anteriores hechos en playas cercanas a Mazatlán, donde se midió la variación de perfiles de playa (Montaño-Ley y Gutierrez-Estrada 1987, Montaño-Ley et al. 1988) y el transporte litoral de arenas (Montaño-Ley 1985, Montaño-Ley y Peraza-Vizcarra 1986), demuestran que el mayor desplazamiento de arena se da paralelo a la costa por transporte litoral, más que perpendicular a la costa.

En nuestro estudio la acumulación de arena en los ecosistemas rocosos fue gradual hasta que se alcanzó un enterramiento total entre febrero y abril, y

posteriormente en mayo empiezan a descubrirse. Este patrón es similar al observado en Dutch Harbor, Isla de San Nicolás California (el estudio se realizó en intermareal medio y alto), en donde se registraron porcentajes de cobertura de arena altos (por encima del 35% y hasta 96.2%) en invierno y primavera, y bajos (0 y 6.3%) en verano (Littler et al. 1983). Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados en el Pacífico Noroeste: intermareal bajo de playas de San Diego California (Stewart 1983), intermareal bajo y submareal adyacente de la Bahía de Carmel en la Península de Monterrey California (Storlazzi y Field 2000), intermareal medio de playas al norte de Oregón (Markham 1973) y playas semiexpuestas en Glacier Point Columbia Británica Canadá (Mathieson 1982) muestran que la mayor acumulación de arena suele darse durante los meses de verano.

Mathieson (1982) y Stewart (1983), observaron que hábitats adyacentes (intermareal alto y bajo), son sujetos simultáneamente a diferentes ciclos de deposición de arena. Es decir, en una misma playa el ciclo de enterramiento puede ocurrir en una época en la zona intermareal alta y en otra época en la zona intermareal baja. Esto tiene que ver con la disipación de la energía de las olas al retirarse de la zona de rompiente.

En otras regiones del atlántico: zona intermareal semiprotegida por rompeolas en Bound Rock Hampton New Hampshire, el patrón es similar al observado en el Pacífico Noroeste, con niveles de arena máximos en el verano y mínimos durante el otoño y primavera (Daly y Mathieson 1977). Por otro lado, en Sudáfrica: en la Bahía de Plettenberg (Zardi et al. 2006) y en Noordhoek en Cabo

Península (Anderson et al. 2008), el patrón de enterramiento es similar al encontrado por nosotros, con niveles de arena altos de febrero-abril y bajos (o ausencia total de arena) entre julio y octubre. En el primer sitio la cobertura de arena presenta cambios verticales de hasta 175 cm (Zardi et al. 2006), mientras que en el segundo, el sustrato rocoso se puede cubrir con una capa de entre 0.3 y 1.0 m (Anderson et al. 2008).

Es importante mencionar que encontramos variaciones entre los sitios estudiados; el Sitio 1 (S1) presentó una menor cobertura de arena durante los meses previos al enterramiento y posteriores al desenterramiento, pero fue el primero en cubrirse por completo. Otro punto a resaltar es que durante el periodo de enterramiento la capa de arena fue más delgada en el Sitio 2 (S2).

Está demostrado que la estructura geológica local, el régimen hidrodinámico y la configuración de la costa son determinantes en la distribución de los sedimentos (Daly y Mathieson 1977). La dirección de incidencia de los vientos y olas predominantes determinan la dirección primaria del transporte, pero la batimetría y la orientación de la línea de costa refracta o refleja estas olas, generando corrientes que determinan la distribución final de los sedimentos en las playas (Storlazzi y Field 2000). En base a lo anterior, podemos explicar las variaciones entre nuestros sitios de estudio. El S1, es el que se encuentra ubicado más al norte, adyacente a una plataforma de roca (sobre la cual está construido el Valentinós). Alba-Cornejo et al (1979), observaron que al menos hasta Marzo, en esta plataforma de roca las olas chocan y son reflejadas hacia el sur, permitiendo que los sedimentos se acumulen más rápido en la misma sección donde nosotros

ubicamos el S1, que en donde estaban ubicados S2 y S3. Ahora bien, con respecto a las variaciones del grosor de la capa de arena, a pesar de que en este estudio no medimos los perfiles de los tres sitios, S2 podría tener una mayor elevación debido a un banco de moluscos que se encuentra ahí (Alba-Cornejo et al. 1979), y por ende el grosor de la capa de arena ser menor.

#### **-Variación de las comunidades en función del grado de enterramiento.**

Como ya se mencionó, un ciclo de deposición y remoción de arena ocurre anualmente con máximas entre febrero y mayo (Fig.4a), y el patrón de la abundancia de especies está estrechamente ligado al grado de inundación con arena en los sitios muestreados.

En 1978 Vermeij propuso un modelo para categorizar a las especies en función de sus estrategias de vida: 1. Oportunistas, muestran altas tasas de reproducción, una historia de vida corta, alta dispersabilidad, habilidades competitivas a largo plazo reducidas y ocupan hábitats efímeros o perturbados. 2. Formas estrés-tolerantes, pueden tolerar estrés fisiológico crónico, tienen bajas tasas de recolonización, tienden a ser organismos de vida larga con tasas de crecimiento lentas, y por consiguiente, son generalmente pobres competidores. 3. Formas biótico-competentes, por lo general viven en ambientes favorables fisiológicamente, son organismos de vida larga, son buenos competidores, y tienen evolucionados mecanismos de para reducir la depredación.

En los sitios que se inundaron periódicamente con arena las especies predominantes fueron algas del género *Ulva*, *Chthamalus* sp., *Mytilus* sp. y *Phragmatopoma* sp. (Fig.8). Estas son de las denominadas como oportunistas en

el modelo de Vermeij, ya que cuentan con estrategias reproductivas (Littler y Murray 1974, Hines 1978) que les permiten colonizar rápidamente espacio nuevo o que ha sido disponible por una perturbación (Littler et al. 1983). La coexistencia de macrofitas altamente productivas y macroinvertebrados con estrategias oportunistas denota un alto nivel de inmadurez (subclimax) de las comunidades, promovido por el recurrente enterramiento con arena.

En el sitio control (SC), se observaron comunidades dominadas principalmente por *Chthamalus* sp. y *Mytilus* sp. (Fig. 8). Aunque los balanos del género *Chthamalus* son catalogados como oportunistas por su estrategia de vida, en el SC hubo una mayor proporción de organismos adultos que de jóvenes reclutas. Mientras que en los sitios afectados por el enterramiento con arena, los organismos fueron mayormente jóvenes reclutas (Obs. Pers.). En el caso de *Mytilus* sp., se sabe que los organismos de este género tienen estrategia biótico-competente, alcanzan biomásas relativamente altas y son de crecimiento lento (Hunt y Scheibling 1998). Las anteriores son características típicas de comunidades en estados de desarrollo tardíos (maduras) (Connell 1975).

### **-Modelo ecológico.**

A lo largo de los años se han postulado varias hipótesis que tratan de explicar el mantenimiento de la diversidad biológica, y que han influenciado el desarrollo de la teoría ecológica (Townsend y Scarsbrook 1997; Shea et al. 2004). Las perturbaciones mantienen a las comunidades en un equilibrio dinámico, y entre las principales hipótesis que consideran a las perturbaciones como eje central en el mantenimiento de la diversidad, está la Hipótesis de la Perturbación

Intermedia (HPI) (Buckling et al. 2000). La HPI propone picos de diversidad bajo regímenes de perturbación intermedios, basados en la tensión entre especies competitivamente superiores y especies que pueden colonizar rápidamente espacio que se hace disponible después de una perturbación. Pero una perturbación alta puede provocar extinción local de todas las especies (Dial y Roughgarden 1998). Otra de las premisas principales de la HPI es que al realizar un análisis de regresión entre la perturbación (expresada como intensidad o como frecuencia de la perturbación) y parámetros que hacen referencia a la diversidad (número de especies, índices de diversidad y equitatividad entre otros), los datos se deben ajustar a un modelo polinomial de segundo orden (Molis et al. 2003; Lenz et al. 2004).

Las comunidades influenciadas por enterramiento con arena estudiadas por nosotros cumplen con las premisas de la HPI antes descritas. En la figura 9 se resume el cumplimiento de dichas premisas. Se observa un ajuste significativo y una buena correlación tanto para la diversidad ( $H'$ ,  $r=-0.6588$  y  $p=0.000$ ) como para el número de especies ( $S_m^2$ ,  $r=-0.8158$  y  $p=0.000$ ). A pesar de que parece que el modelo no se completa (alta variabilidad del número de especies y diversidad cuando casi no hay arena cubriendo el sustrato), esto se debe a que después del desenterramiento hay muchas especies oportunistas (principalmente algas) que aprovechan todo el espacio que acaba de quedar disponible. Esto expresa una vez más del grado tan inmaduro de las comunidades.

Desde que Connell acuñó el término de Hipótesis de la Perturbación Intermedia en 1978, la HPI, ha sido apoyada por estudios en el campo (Sousa

1979; Floder y Sommer 1999) y estudios en laboratorio (Gaedeke y Sommer 1986, Weider 1992). Shea y colaboradores (2004), realizaron una amplia revisión de 33 estudios donde se ha encontrado el patrón de la HPI, de los cuáles 17 fueron observacionales y el resto experimentales. En esa revisión también se enlistan 13 estudios teóricos de la HPI. A pesar de esta extensa cantidad de estudios, el presente es el primero en el que se aplica la HPI para explicar la variación de las comunidades intermareales afectadas por procesos de enterramiento con arena.

### **-Importancia de los procesos de enterramientos en la productividad pesquera.**

Las comunidades bentónicas juegan un papel fundamental en la transferencia de energía del fitoplancton a niveles tróficos más altos. La pérdida de los ecosistemas rocosos junto con la gran diversidad de organismos bentónicos que albergan, también afecta a otras especies que utilizan estos ecosistemas como refugio o como fuente de alimento, entre las cuales se pueden encontrar especies de importancia comercial. Por esta razón, es importante conocer los efectos de perturbaciones tanto naturales como antropogénicas sobre estas comunidades (Newell et al. 1998).

Como ejemplo de pesquerías afectadas por el desplazamiento y acumulación de grandes cargas de sedimento tenemos la del salmón (Birtwell 1999) en Canadá y la de abulón en costas de Japón (Onitsuka et al. 2008). En ambos casos, la acumulación de sedimentos afecta el reclutamiento de estas especies de interés comercial, ya que disminuye o impide la fijación o asentamiento de huevos y larvas en el fondo. Además, a nivel de comunidad

también se observan los efectos, ya que, los organismos se dispersan buscando sitios con menores cargas de sedimento, lo cual conlleva que la diversidad sea menor en los sitios afectados (Birtwell 1999).

Datos preliminares sobre la productividad y diversidad costera a lo largo de la costa de Sinaloa, indican que la diversidad de juveniles de peces disminuye drásticamente durante los meses en los que vastas extensiones de ecosistemas rocosos se entierran debido al transporte litoral de sedimentos (Fig. 14 A). Este proceso, también puede ser en parte responsable de las bajas tasas de capturas de peces que aparecen como fauna de acompañamiento en redes de arrastre de barcos camareros (Información aún no publicada, proporcionada por el responsable del laboratorio de Ictiología del ICMYL-UNAM-UAM) (Fig. 14 B). Durante el tiempo que los ecosistemas rocosos están enterrados, la fauna acompañante típicamente compuesta por peces de diversas especies, cambia claramente, pasando a estar formada por organismos asociados a sustratos arenosos como estrellas y galletas de mar. Este cambio en la comunidad hacia especies arena-tolerantes, adaptadas a vivir en sustratos inestables como la arena u otros sedimentos finos, ya sea sobre o enterrados en ellos ha sido documentado previamente (Logan 2007).



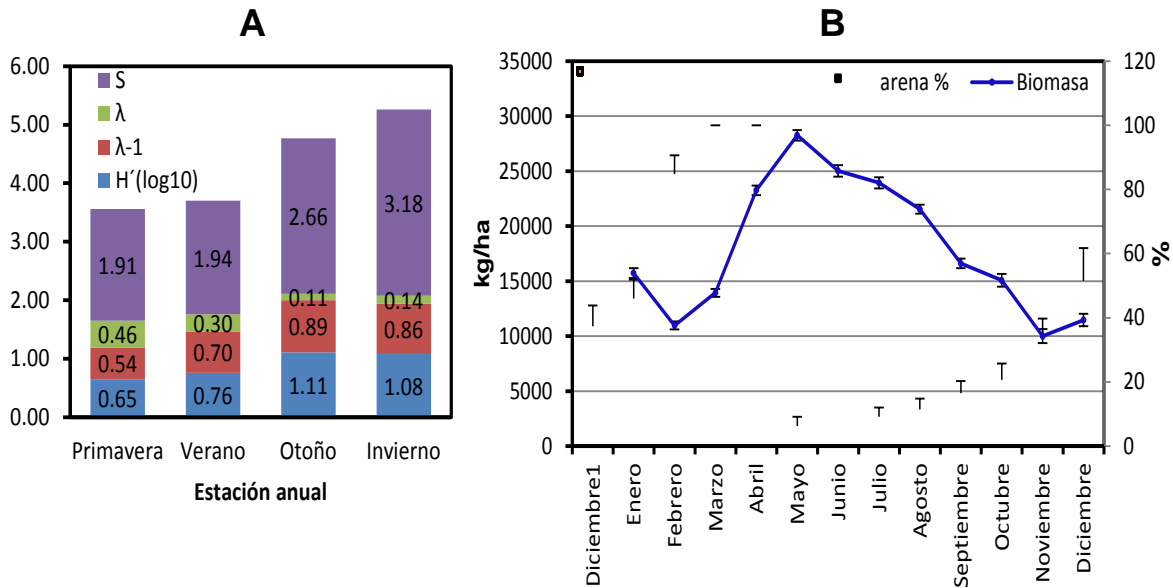


Fig. 14. A) Índices de diversidad de juveniles de peces en Teacapán; B) Biomasa de peces capturados como fauna de acompañamiento en pesca de camarón en costas de Sinaloa (ciclo 2002 a 2007) y variación de la cobertura de arena en el presente estudio.

Por otro lado, aunque no se ha documentado, la pesquería de las langostas, consideradas como especies clave en los ecosistemas donde habitan (Eddy et al. 2014), también podría estar siendo afectada por este proceso. El ciclo de vida de las langostas comprende un periodo de vida planctónica como larva filosoma y posteriormente pasa al bentos como puérulo, juvenil y adulto donde se mantiene por el resto de su vida habitando grietas y oquedades en sustratos rocosos o camufladas entre las macroalgas (Phillips y Booth 1994). El asentamiento y reclutamiento de las langostas está regulado por la disponibilidad de hábitats rocosos donde encuentran refugio y alimento (Butler y Herrnkind 2001). En la bahía de Mazatlán se han realizado estudios para evaluar la

intensidad de asentamiento de estas larvas en ciclos consecutivos 2009-2010 (Estrada-Barrón 2010) y 2010-2011 (Becerra-Arroyo 2013). La mayor abundancia de postlarvas se detecta entre noviembre y febrero, y posteriormente esta disminuye, registrándose los valores más bajos entre marzo y abril que coincide con los momentos de enterramiento de vastas extensiones de ecosistemas rocosos litorales. Los autores explican que estas variaciones se relacionan principalmente con la variación de temperatura, sin embargo, la disminución de la abundancia, que pasa de aproximadamente 100 organismos colectados a menos de 10 entre febrero y marzo, coincide con los meses de enterramiento registrados por nosotros. Pensamos, que además de la temperatura del agua, al perderse inmensas superficies de ecosistemas rocosos durante los meses que duran los enterramientos, también se pierde el hábitat que sirve de refugio y alimento para los reclutas de las langostas que son más vulnerables a la depredación que de por sí ya es alta en fases larvarias (Phillips et al. 2003).

Desde hace tiempo se sabe que diferentes actividades humanas ocasionan una creciente degradación de hábitats y pérdida de la biodiversidad (Loreau et al. 2001). Entre este tipo de actividades se encuentran las que implican movimiento de grandes cantidades de sedimento en zonas costeras, por ejemplo, construcción de diques, extracción/deposición de sedimento en operaciones de dragados, etc., que podrían alterar el proceso de transporte litoral, dejando grandes extensiones de ecosistema rocoso cubiertas permanentemente con sedimentos. Esto podría tener consecuencias graves (disminución o desaparición) para algunas pesquerías importantes. Por lo tanto podemos decir que este tipo de estudios, además de

proporcionarnos información sobre la capacidad de asentamiento y reclutamiento, va más allá, porque de alguna manera podría explicar parte de la variación en la productividad de especies comerciales que viven asociadas a estos ecosistemas.

## **7. CAPÍTULO 2: Recuperación de las comunidades macrobénticas después de un enterramiento experimental.**

### **7.1. Hipótesis.**

La acumulación de arena por el transporte litoral, así como la exposición a altos niveles de oleaje son considerados procesos de perturbación importante que pueden alterar la estructura y el funcionamiento de las comunidades bentónicas litorales (Littler et al. 1983, McQuaid y Branch 1985, Thrush y Whitlatch 2001). En función de esto planteamos la siguiente hipótesis:

“Por si solos, la acumulación de grandes cantidades de arena y la alta exposición al oleaje son factores de perturbación importantes, por consiguiente, su efecto combinado maximiza la perturbación, ya que por efecto de la abrasión pueden arrancar partes u organismos completos o puede impedir el asentamiento de propágulos afectando el reclutamiento. Por lo tanto, se puede esperar que el sitio con mayor exposición al oleaje presentara una recolonización más lenta del espacio que se hace disponible después de un proceso de enterramiento”.

### **7.2. Material y Métodos.**

#### **7.2.1. Diseño experimental.**

El objetivo del experimento fue imitar un evento de enterramiento en dos lugares con diferente grado de exposición. Para ello, en la localidad 1 (El Faro) se seleccionaron dos sitios con diferente grado de exposición al oleaje. Ambos sitios

están separados por 200 m y de aquí en adelante serán referidos como sitio protegido (SP) y expuesto (SE).

Para demostrar que existía diferencias en cuanto al grado de exposición al oleaje previamente a realizar el experimento se colocaron en cada sitio dos grupos de cuatro esferas de yeso de 5 cm de diámetro durante una semana (Gambi et al. 1989). Los resultados demostraron que el porcentaje de disolución fue significativamente más alto en SE que en SP (ANOVA; sitio:  $F_{1,6} = 6.29$ ;  $P < 0.05$ ).

El sedimento utilizado en el experimento fue arena extraída de un río cercano de igual composición y granulometría que la arena depositada naturalmente por las olas y tormentas (29.4 % arena fina, 60.76% arena media y 10% arena gruesa). Esta arena se expuso al sol para secarla por completo durante 10 días para garantizar que no contuviera esporas, huevos o larvas de animales o plantas que colonizaran las parcelas experimentales y pudieran enmascarar el reclutamiento natural una vez concluido el periodo de enterramiento.

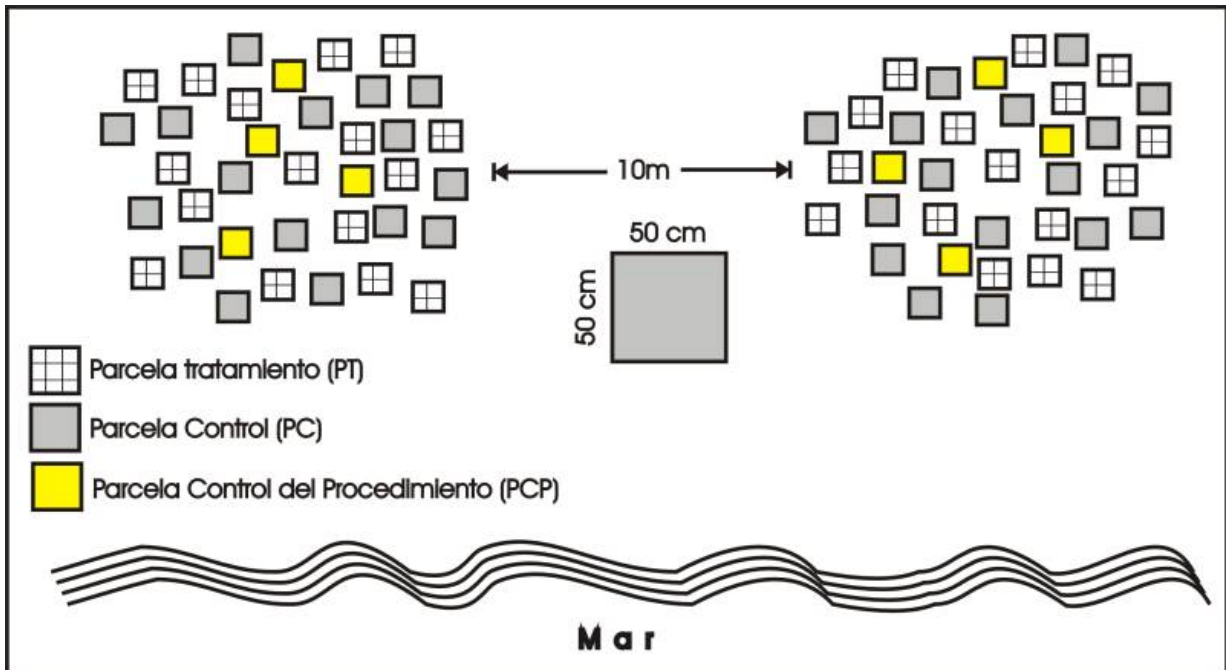
Una vez comprobado la idoneidad del lugar para la realización del experimento, se colocaron durante el periodo de marea baja (octubre 12-14, 2004) 40 parcelas experimentales de 50 x 50 cm en cada uno de los sitios (Fig. 15); que se describen a continuación.

*Parcelas Tratamiento (PT):* Cada parcela se delimitó con marcos de madera de 0.5 x 0.5 m y con 10 cm de altura, los cuales se fijaron al sustrato mediante tornillos y alambre inoxidable. En cada sitio (SE y SP) se colocaron 20 de estas

estructuras (Fig. 15) las cuales se mantuvieron llenas de arena durante 20 días para provocar la mortalidad de toda la comunidad debajo de ellas.

*Parcelas control (PC)*: Estas parcelas fueron seleccionadas al lado (1.5 m aproximadamente) de cada PT, en una zona sin perturbar. Estas parcelas tuvieron las mismas dimensiones que las PT (Fig. 15).

*Parcelas control del procedimiento (PCP)*: Debido a que el marco de madera podría alterar la comunidad fue incluido un control del procedimiento. Para ello, 3 marcos similares a los utilizados en las parcelas tratamientos, pero sin arena, denominadas *parcelas control del procedimiento (PCP)*, fueron colocados en cada sitio (Fig. 15). El efecto del marco de madera fue probado comparando las comunidades en el control del procedimiento, controles y tratamientos en el día 0. Adicionalmente, 4 parcelas controles del mismo tamaño fueron muestreados en ambos sitios antes de que se comenzara con el experimento para poder caracterizar las comunidades naturales.



*Fig 15. Disposición de las parcelas para el experimento de enterramiento en la zona intermareal.*

Después de 20 días que duró el enterramiento, el marco de madera se quitó (día 0) y el sedimento que quedó fue removido por las olas en el sitio expuesto o permaneció parcialmente en las parcelas (pequeñas áreas de sedimento de menos de 2 cm de espesor) en el sitio protegido.

Se hicieron muestreos a los 0, 7, 15, 45 y 95 días después de quitar los marcos y la arena. Las parcelas tratamientos designados para cada tiempo se eligieron al azar.

El experimento estaba diseñado para poder muestrear 4 parcelas de cada tipo en cada tiempo de muestreo, pero durante el experimento una tormenta destruyó 5 parcelas tratamiento en el sitio expuesto, de tal manera que en el sitio

expuesto sólo se pudieron muestrear 6 parcelas (3 tratamientos y 3 controles) en cada tiempo.

### **7.2.2. Estrategia de muestreo.**

El muestreo fue destructivo ya que se raspó completamente la superficie de cada parcela con una espátula. Las muestras se colocaron dentro de bolsas plásticas etiquetadas y fueron llevadas posteriormente al laboratorio. Los invertebrados fueron examinados en un microscopio estereoscópico para separarlos, secarlos y pesarlos. Para estimar la biomasa (g de peso seco / 0.25m<sup>2</sup>), todos los organismos fueron secados a 60°C hasta alcanzar peso constante.

Una vez identificadas, las muestras fueron secadas en una estufa a 60 °C hasta alcanzar peso constante (Downing y Anderson 1985). La biomasa de cada grupo se estimó como gramos de peso seco por unidad de área (g de peso seco/ 0.25m<sup>2</sup>) (Schaffelke y Klumpp 1997, Airoidi y Virgilio 1998). El parámetro calculado fue la biomasa promedio de cada grupo, por sitio y tiempo de muestreo.

### **7.2.3. Tratamiento de la información.**

#### **-Métodos univariantes.**

La biomasa, junto con los índices univariantes: diversidad  $H'(\log_e)$ , equitatividad  $J'$  y el número de especies, fueron usados para examinar la estructura de las comunidades macrobénticas.



Los cambios en estos parámetros fueron investigados en cada sitio por separado, mediante un análisis de varianza ortogonal de dos vías:

Factor 1: Tratamiento (2 niveles) factor fijo

Factor 2: Tiempo (5 niveles) factor al azar

Antes del análisis, se evaluó la homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran's (Winer et al. 1991), cuando las varianzas no fueron homogéneas, los datos fueron transformados mediante la raíz cuadrada. Posteriormente se realizó una prueba de comparaciones múltiples SNK (Underwood 1997).

Debido a que las comunidades naturales y el número de réplicas fueron diferentes entre sitios, todos los análisis estadísticos se hicieron por separado para cada uno de ellos.

#### **-Métodos multivariantes.**

La estructura de las comunidades también fue analizada utilizando técnicas multivariantes. Los cambios en las comunidades de macrofauna fueron evaluados con un análisis ortogonal no paramétrico de dos factores, PERMANOVA (actualmente NP-MANOVA; Anderson 2001), con una comparación múltiple *a posteriori*, basada en una medida de (di)similitud de Bray Curtis calculada de datos transformados por raíz cuadrada.

Para ver gráficamente las diferencias entre los tratamientos y la posible influencia de algún gradiente ambiental se realizó un dendrograma (análisis de clasificación jerarquizada) y un análisis de ordenación nMDS respectivamente, después de transformar los datos con raíz cuadrada. Esta transformación reduce los efectos de las especies muy abundantes relativas a las especies raras, y disminuye la posibilidad de que las diferencias sean significativas entre sitio/tiempo, etc., solo por el hecho de que la biomasa sea altamente variable entre las especies (Field et al. 1982, Underwood y Chapman 1998). El coeficiente de estrés de Kruskal fue utilizado para evaluar la adecuación de la ordenación obtenida por el nMDS (Clarke 1993). Las especies que contribuyeron más a la disimilitud/similitud entre/dentro de los tratamientos fueron identificados utilizando el análisis SIMPER (Clarke 1993).

### **7.3. Resultados.**

#### **7.3.1. Comunidades naturales.**

Las comunidades encontradas inicialmente en el sitio protegido y expuesto fueron diferentes ( $F = 11.61$ ,  $p = 0.006$ ). Estas diferencias fueron debidas principalmente a 4 especies de algas (*Gymnogongrus leptophyllus* J. Agardh, 1876, *Amphiroa valonioides* Yendo, 1902, *Gelidium sclerophyllum* Taylor, W. R. 1945, y *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753), y a 4 especies de invertebrados (los moluscos *Cerithium menkei* Carpenter, 1857, *Nerita funiculata* Menke, 1851 y *Thais (Stramonita) biserialis* Blainville, 1832, y el erizo de mar *Echinometra vanbrunti* Agassiz, 1863), que explicaron el 82 % de la disimilaridad entre los

sitios. *G. leptophyllum*, *G. sclerophyllum*, *C. menkei* y *N. funiculata*, fueron las especies más abundantes en el sitio protegido, mientras que *A. valonioides*, *U. lactuca*, *E. vanbrunti* y *T. (S.) biserialis*, fueron las más abundantes en el sitio expuesto. Herbívoros tales como *Littorina aspera* Philippi, 1846 y Acmaeidae sp. fueron comunes en ambos sitios, aunque fueron ligeramente más abundantes en el sitio expuesto. Los mejillones del género *Modiolus* sp. fueron muy abundantes en ambos sitios, pero no monopolizaron el espacio.

### **7.3.2. Diversidad y patrones de la estructura de las comunidades.**

#### **-Índices univariantes, composición de especies y biomasa.**

La diversidad fluctuó considerablemente entre los tratamientos (0 – 1.20 en el sitio protegido y 0 – 1.19 en el expuesto), y en los controles (1.12 – 1.67 en el sitio protegido y 0.35 – 1.51 en el expuesto), mostrando la variación natural de las comunidades a lo largo del tiempo (Fig. 16a, b). En el sitio protegido, la diversidad prácticamente no varió a partir del día 7, mientras que en el sitio expuesto la diversidad disminuyó constantemente a lo largo del tiempo (Fig. 16a, b). Además, la diversidad de los controles en el sitio protegido, no presentó diferencias significativas con los tratamientos, excepto para el día 0 (interacción significativa Tratamiento x Tiempo;  $F_{4,30} = 40.59$ ;  $p < 0.001$ ; Fig. 16a). Mientras que en el sitio expuesto, la diversidad fue consistentemente menor en los tratamientos que en los controles durante todo el estudio ( $F_{4,20} = 18.34$ ;  $p < 0.001$ ; Fig 16b).

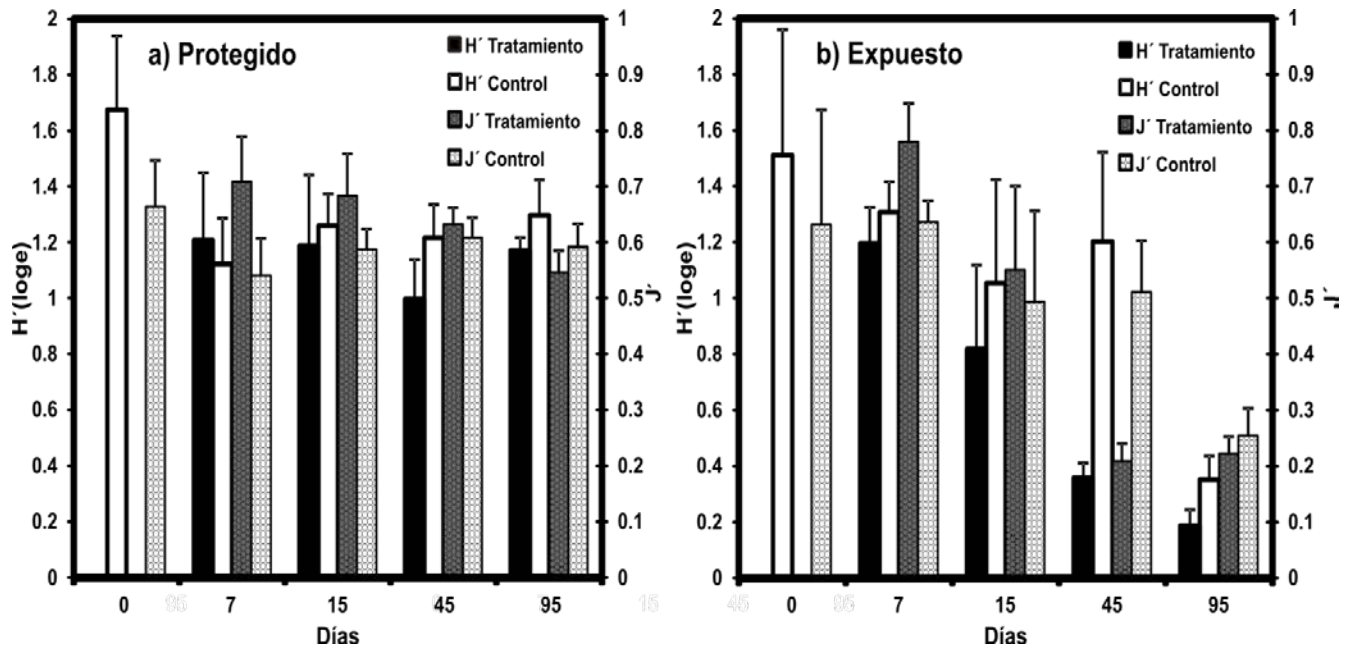


Fig. 16. Variación de la diversidad, ( $H'$ ) y equitatividad ( $J'$ ) ( $\pm EE$ ); (a) Sitio protegido; (b) Sitio expuesto.

Hubo una relación lineal significativa entre  $H'$  vs  $J'$  para el sitio expuesto ( $y = 0.3757x + 0.0422$ ;  $R^2 = 0.951$ ;  $p < 0.01$ ) y el sitio protegido ( $y = 0.3852x - 0.0001$ ,  $R^2 = 0.8837$ ;  $p < 0.01$ ), pero no se encontró una correlación significativa entre  $H'$  diversidad y número de especies. Esto sugiere que la mayoría de los cambios en las comunidades fueron debidos a las variaciones en la equitatividad, más que a las variaciones en el número de especies. Sin embargo, también hubo pérdida y sustitución de especies. Por ejemplo, en el sitio protegido, *Chaetomorpha antennina* desapareció en el día 15, y *Amphiroa valonioides* y *Ulva lactuca*, aparecieron al final del experimento (día 95). En el sitio expuesto *Echinometra vanbrunti*, desapareció el día 7, e *Isognomon janus* Carpenter, 1857, *Acantholobulus mirafloresensis* Abele y Kim, 1989 y *Nereidae* sp., desaparecieron en el día 95.

En el sitio protegido, el número de especies fue diferente entre tratamientos y controles, pero esta respuesta no fue constante a través del tiempo (interacción significativa Tratamiento x Tiempo;  $F_{4,30} = 6.24$ ;  $p < 0.001$ ). De hecho, los controles y tratamientos solo fueron significativamente diferentes en el tiempo 0 (Controles = Tratamientos, prueba SNK;  $p > 0.05$ ; Fig. 17a). La composición de especies fue diferente entre tratamientos y controles. Por ejemplo, especies como *Ulva intestinalis*, *Grateloupia filicina* (J.V. Lamouroux) C. Agardh, 1822, *Chiton articulatus* Sowerby, 1832, *Isognomon janus*, *Stenoplax sonorana* Berry, 1956, *Acantholobulus mirafloresensis* y *Pachygrapsus transversus* Gibbes, 1850, solo aparecieron en los controles. Ninguna especie fue exclusiva de las parcelas tratamiento en este sitio.

En el sitio expuesto, el número de especies presentó diferencias significativas entre tratamientos y controles en todos los tiempos de muestreo, excepto para el día 95 (interacción significativa Tratamiento x Tiempo;  $F_{4,20} = 9.02$ ;  $p < 0.001$ ; Fig. 17b). El análisis SIMPER reveló que las especies responsables de estas diferencias fueron tres especies de algas (*Ulva lactuca*, *Amphiroa valonioides*, *Gelidium sclerophyllum* y el invertebrado *Thais (Stramonita) biserialis*. En el sitio expuesto también hubo diferencias en la composición de especies entre tratamientos y controles en todos los tiempos de muestreo. Por ejemplo, las algas *G. sclerophyllum*, *Grateloupia abbreviata* Kylin, 1941 y *Gymnogongrus leptophyllus*, solo aparecieron en las parcelas control, mientras que el alga *Ulva intestinalis*, el molusco *Nerita funiculata* y el erizo de mar *Echinometra vanbrunti*, solo aparecieron en los tratamientos.

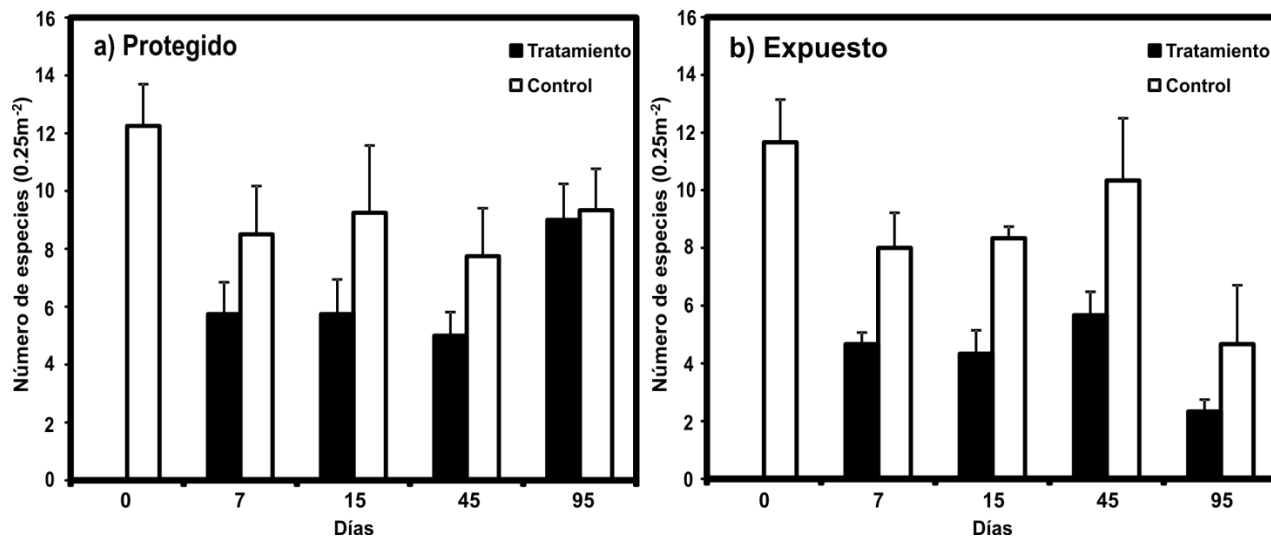


Fig. 17. Variación del número de especies ( $\pm EE$ ). (a) Sitio protegido; (b) Sitio expuesto.

En el sitio protegido, la biomasa total en los controles fue significativamente más alta que en los tratamientos en todos los días de muestreo, excepto en el día 95 (interacción significativa Tratamiento x Tiempo;  $F_{4,30} = 27.67$ ,  $p < 0.01$ ; prueba SNK,  $p < 0.05$ ; Fig. 18a). La biomasa en los controles disminuyó a partir del día 15, tendencia que se mantuvo hasta el final del experimento. Por el contrario, la biomasa en los tratamientos incrementó constantemente a través del tiempo. Algunas especies como *Cerithium menkei*, *Nerita funiculata*, *Acmaeidae* sp. y *Cerithium* sp., fueron las responsables de este incremento, cuya biomasa incrementó alcanzando valores similares a los observados en los controles (ilustrados por *C. menkei* y *N. funiculata*; Fig. 19a y b).

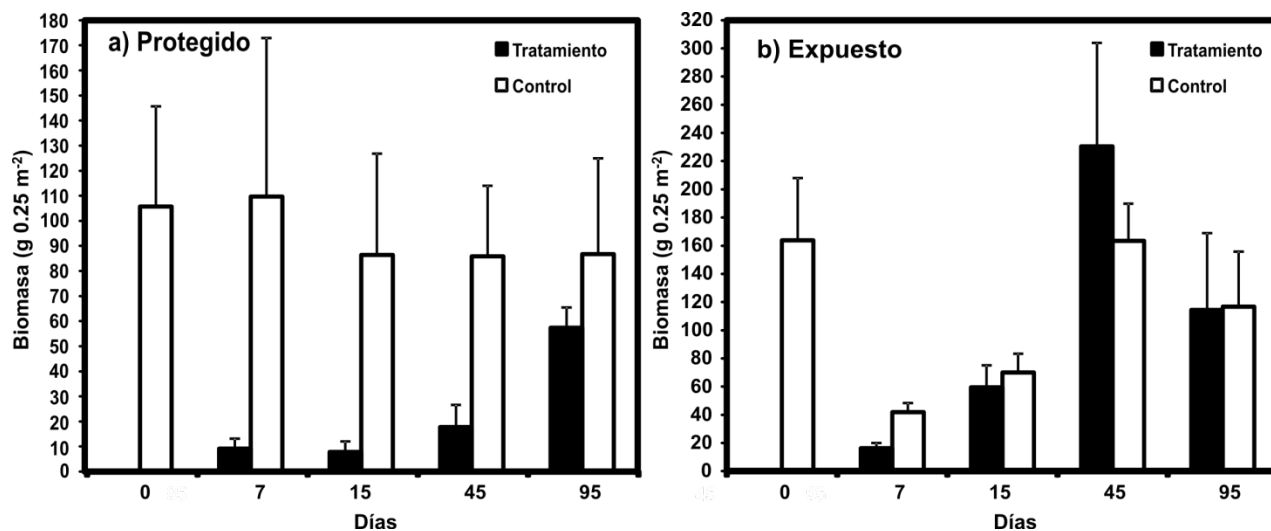


Fig. 18. Variación de la biomasa total en los tratamientos y controles a través del tiempo ( $\pm EE$ ). (a) Sitio protegido; (b) Sitio expuesto.

Por el contrario, la biomasa de las especies de algas más abundantes (*Gelidium sclerophyllum* y *Gymnogongrus leptophyllus*), siempre fue menor en los tratamientos que en los controles, excepto el día 95, cuando la biomasa fue similar en controles y tratamientos;  $< 1 \text{ g } 0.25\text{m}^{-2}$  (Fig. 19c y d).

En el sitio expuesto, la biomasa en los tratamientos y controles fue significativamente diferente a los 0 y 7 días (interacción significativa Tratamiento x Tiempo;  $F_{4,20} = 17.59$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 18b). Para el día 15, la biomasa en los tratamientos se recuperó alcanzando valores similares que los de los controles (prueba SNK;  $p < 0.05$ ). El alga *Ulva lactuca* fue la especie responsable de este

incremento de biomasa en los tratamientos. La biomasa de esta especie presentó un patrón complejo en los tratamientos, que fue diferente al presentado en los controles. En los tratamientos la biomasa de *U. lactuca*, se incrementó durante los primeros 45 días, registrándose el mayor incremento entre el día 15 y 45, seguido por una disminución. Sin embargo, la biomasa en los controles se incrementó linealmente a lo largo del tiempo (Fig. 20a). Aparte de *U. lactuca*, *Chaetomorpha antennina* y *Thais (Stramonita) biserialis*, que mostraron una biomasa más alta en los tratamientos que en los controles en el día 45 (ilustrado por *U. lactuca* y *T. (S.) biserialis* en la figura 20a y b), las otras especies abundantes mostraron una biomasa menor en los tratamientos que en los controles durante todo el experimento (ilustrado por *Grateloupia abbreviata* y *Amphiroa valonioides* en la figura 20c y d).



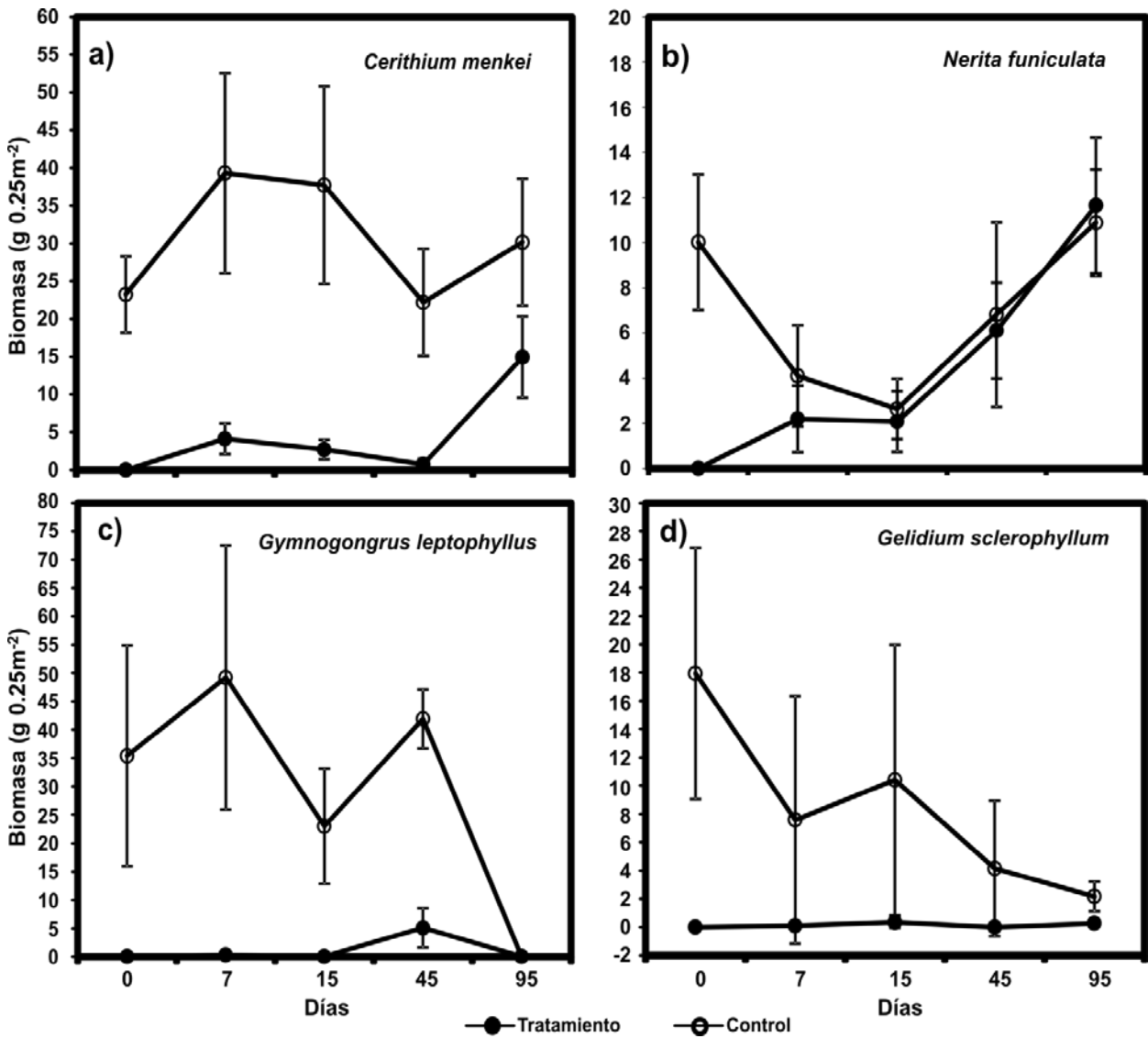


Fig. 19. Variación de la biomasa de algunos taxos específicos, en los tratamientos y controles del sitio protegido, durante los 95 días del periodo de estudio.

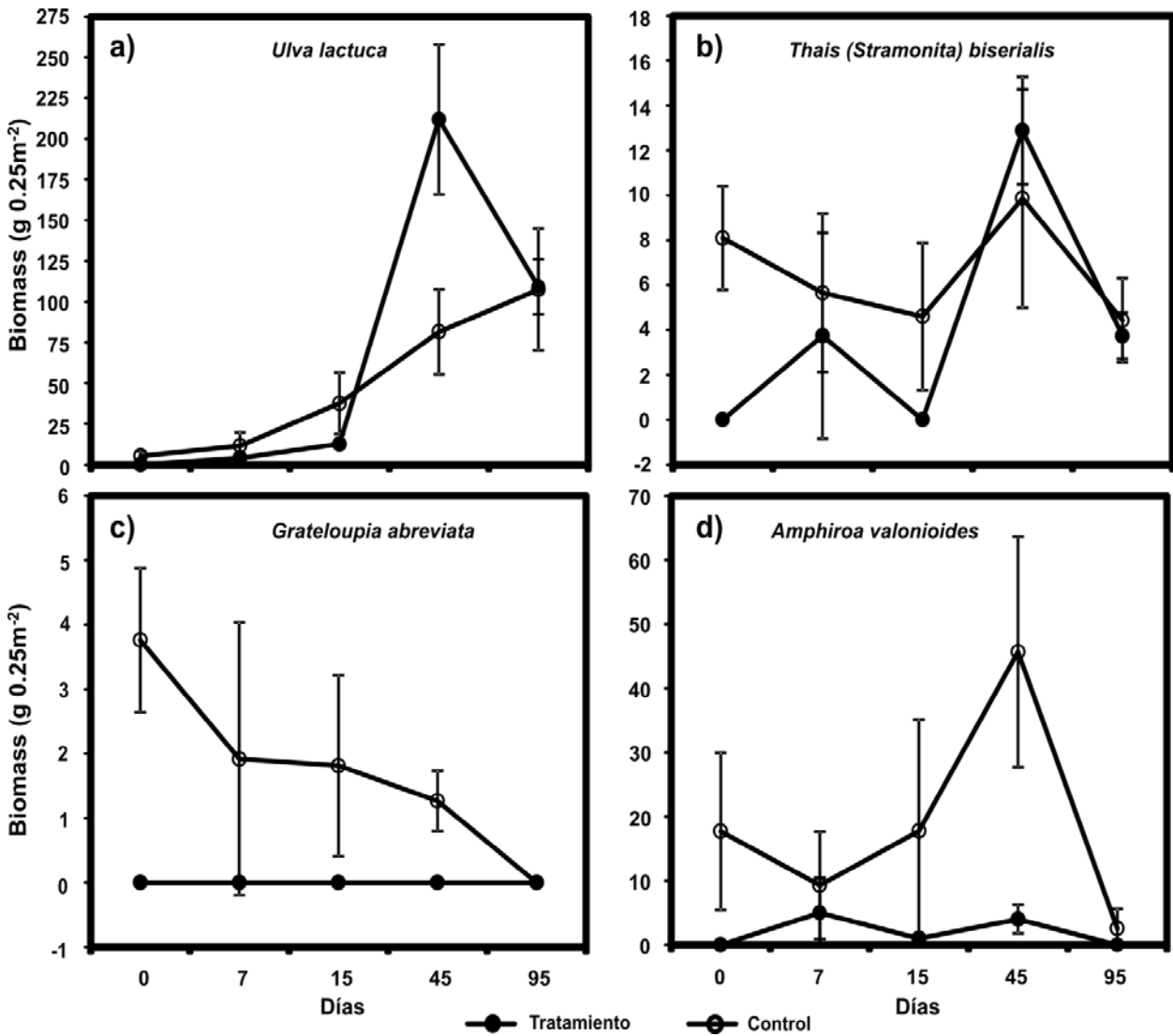


Fig. 20. Variación de la biomasa de algunos taxa específicos en los tratamientos y controles del sitio expuesto durante los 95 días del periodo de estudio.

### **-Análisis multivariantes.**

El marco de madera no tuvo efectos sobre la estructura de las comunidades (PERMANOVA comparando las comunidades en las parcelas control del procedimiento, control y tratamiento  $F = 4.55$ ,  $p = 0.019$  en el sitio protegido; y  $F = 2.76$ ,  $p = 0.03$  en el sitio expuesto). El control del procedimiento fue similar al control y diferente al tratamiento en ambos sitios (prueba SNK,  $p < 0.05$ ; control del procedimiento = control  $\neq$  tratamiento).

Las comunidades en los controles fueron diferentes a las de los tratamientos, en ambos sitios, pero estas diferencia variaron a través del tiempo (interacciones significantes Tratamiento x Tiempo;  $F_{4,30} = 2.45$ ,  $p < 0.001$  en el sitio protegido;  $F_{4,20} = 2.44$ ,  $p < 0.001$  en el sitio expuesto). La prueba de comparación múltiple mostró que las comunidades en los controles de ambos sitios fueron diferentes durante todo el estudio, excepto el día 95, momento en el cual ya no hay diferencias significativas. Estos resultados fueron confirmados por el análisis de clasificación (Fig. 21a) y el análisis nMDS (Fig. 21b), los cuáles diferenciaron claramente entre sitios protegido y expuesto y entre controles y tratamientos en cada sitio. La ordenación a través del eje horizontal, separó claramente el sitio expuesto del protegido, y la ordenación a lo largo del eje vertical mostró el efecto del enterramiento con arena. En el sitio protegido (a la derecha del nMDS), las comunidades en las parcelas tratamiento y control fueron diferentes hasta el día 45, después del cuál, las comunidades en los tratamientos comenzaron a parecerse a las del control (observar la cercanía entre ST3 y los controles). Sin embargo, la recuperación no fue completa hasta el día 95, cuando los controles

(SC4) fueron similares a los tratamientos (ST4, 83.5% de similitud). Lo mismo aplica para el sitio expuesto.

Otro resultado notorio, fue que el enterramiento experimental, interrumpió claramente la secuencia sucesional, aunque la interrupción fue más evidente en los tratamientos del sitio expuesto (divergencia distinta en el espacio de ordenación entre ET2 y ET3, vea el grado de seriación obtenido por la unión de puntos sucesivos a través del tiempo en el nMDS de la figura 21b).

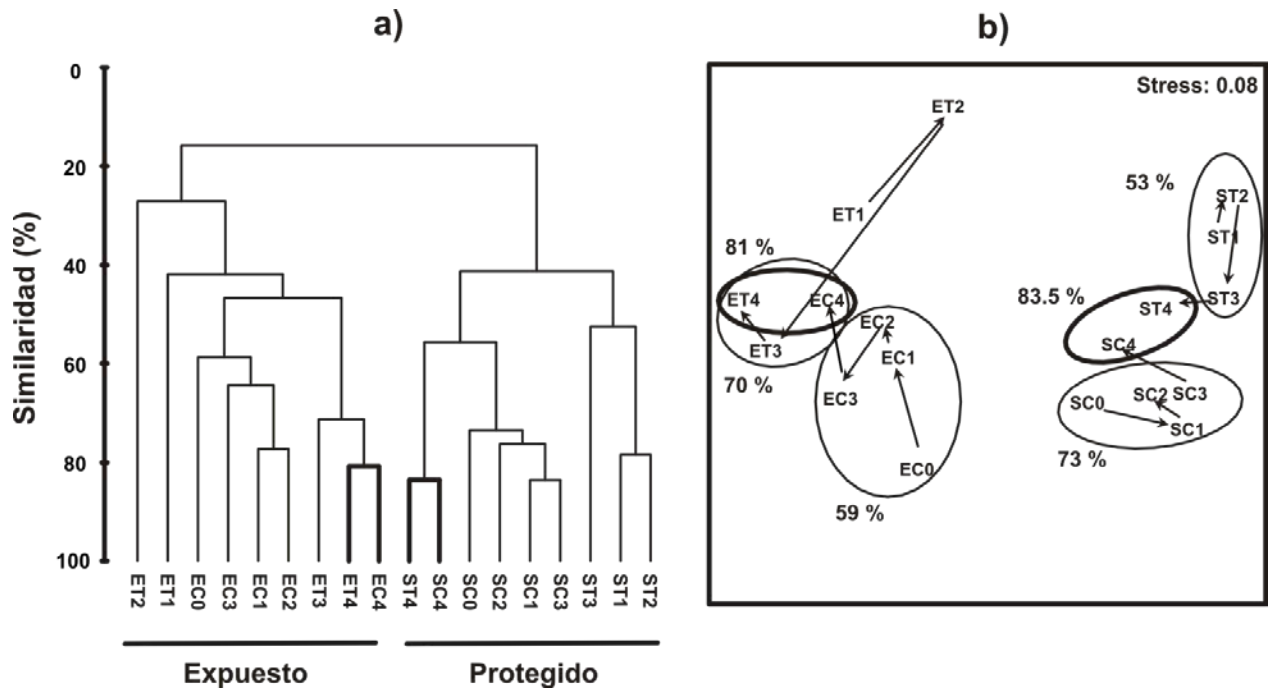


Fig. 21. (a) Dendrograma de los grupos promedio, clasificados por la similitud de Bray-Curtis. Las líneas más gruesas en el dendrograma muestran las comunidades de los controles y tratamientos en el tiempo 4. (b) MDS mostrando cambios en la estructura de las comunidades de los tratamientos y controles a través del tiempo en ambos sitios. (S) sitio protegido; (E) sitio expuesto; (T) tratamiento; (C) control. (0) después de 0 días; (1) después de 7 días; (2) después de 15 días; (3) después de 45 días; (4) después de 95 días. Cada punto representa el promedio de 3 o 4 réplicas de cada sitio. Las líneas en el MDS indican el grado de seriación por la unión de puntos sucesivos a través del tiempo de 0 a 95 días. También se muestran los grupos del dendrograma y los niveles de similitud.

#### 7.4. Discusión.

Los patrones de recuperación tras un proceso de enterramiento son dependientes de la escala de la perturbación, y pueden involucrar diferentes tipos de colonizadores, larvas (en cualquiera de sus estadios), juveniles previamente asentados y adultos (Norkko et al. 2001). Después de 20 días de enterramiento, la biota presente en las parcelas experimentales desapareció completamente. Sin embargo, la recuperación fue rápida y las comunidades en ambos sitios se recuperaron a los 95 días después de haber eliminado la arena. La recuperación de los invertebrados después de eventos de deposición de arena, pueden ocurrir a través de migración activa y pasiva de las áreas aledañas no perturbadas o a través de colonización larvaria, y parece que los estadios larvales pueden dominar después de una perturbación a gran escala, mientras que los estadios postlarvales juegan un papel más importante cuando la escala de la perturbación es pequeña (Günther 1992). En este experimento, sin embargo, la mayoría de los invertebrados colonizaron las áreas experimentales como adultos provenientes de áreas no perturbadas. Las especies dominantes de invertebrados (e.g., *N. funiculata*, *C. menkei*, *T. (S.) biserialis*, etc.) son altamente móviles y pueden colonizar las áreas perturbadas rápidamente. En el caso de las macroalgas, el crecimiento vegetativo o los propágulos provenientes de áreas cercanas también son sus principales mecanismos de colonización (Airoldi 1998, 2000), como se observó en las especies *Ulva lactuca*, *Amphiroa valonioides* y *Chaetomorpha antennina* las cuales presentaron crecimiento vegetativo como mecanismo de colonización (e.g.) (observaciones personales).

Por otra parte, el proceso de recuperación fue diferente en el sitio protegido respecto del expuesto. El número de especies se recuperó rápidamente en el sitio protegido (día 7), pero este proceso fue mucho más lento en el sitio expuesto (día 95). Por el contrario, la biomasa alcanzó los niveles del control el día 45 en el sitio protegido, mientras que en el sitio expuesto lo alcanzó tras 15 días de retirar el sedimento. Es importante subrayar que la recuperación de la diversidad y de la biomasa en ambos sitios fue debida a la recuperación de las comunidades de invertebrados más que a la recuperación de las comunidades de algas. De acuerdo a las comunidades naturales residentes y su localización, puede haber diferentes caminos para recuperarse de una perturbación (Schiel 2004), y obviamente, las respuestas de los invertebrados y las algas a la perturbación son muy diferentes (ver Turner 1985, Menge y Sutherland 1987).

La biomasa de las algas no alcanzó los niveles del control hasta el final del experimento, i.e., 95 días (aparte de *Ulva lactuca*; Figura 20a), para este tiempo la biomasa de las poblaciones naturales de algas había caído dramáticamente, ( $< 1 \text{ g } 0.25\text{m}^{-2}$ ). Esta caída en la biomasa en las comunidades naturales pudo estar relacionada con la historia de vida de las especies de algas, más que con cualquier tipo de perturbación (Tabla 1). Las respuestas de las algas colonizadoras a la acumulación de sedimento también pudieron haberse complicado por una variación en sus tasas de crecimiento, relacionadas con la época del año en que comenzó la colonización (Airoldi y Cinelli 1997, Airoldi y Virgilio 1998, Hutchinson y Williams 2003). De hecho, la muerte de las algas en el invierno en costas tropicales ocurre en periodos de tiempo relativamente cortos

(Hutchinson y Williams 2003). La baja biomasa de las especies de algas tales como *G. sclerophyllum* y *G. leptophyllum* en los tratamientos pueden también estar relacionado con la influencia negativa de la deposición de sedimento en el asentamiento y reclutamiento de las esporas (ver Renaud et al. 1996).

La recuperación depende de la composición y estructura de las comunidades naturales de cada sitio (Foster et al. 2003), pero también es importante tener en cuenta las diferencias físicas entre las zonas debido a las diferencias en la exposición al oleaje. Estas diferencias podrían haber causado una variación en el suministro de colonizadores y dar inicio a diferentes patrones de recuperación entre ambos sitios, a pesar de que estaban localizados a algunos metros de distancia (Underwood y Jernakoff 1984, Petraitis et al. 1989, Kendrick 1991, Menge 1991, Kaehler y Williams 1997, Minchinton 1997, Hunt y Scheibling 1998, Williams et al. 2000, Hutchinson y Williams 2003).

Otros factores dependientes del sitio, tales como los gradientes en la intensidad de los procesos biológicos, como la depredación y/o el pastoreo, probablemente tuvieron un efecto sobre la recuperación de los mismos (Littler et al. 1983, Sousa 1984, Engledow y Bolton 1994, Hutchinson y Williams 2003, Prathep et al. 2003). Las diferencias en el proceso de recuperación entre los dos sitios pueden estar relacionadas con la dispersión como un factor que regula la dinámica de la población y comunidades locales. Las interacciones biológicas locales (depredación/ pastoreo y competencia) que estructuran las comunidades marinas, son influenciadas por la dispersión regional (Palmer et al. 1996). El sitio expuesto es un sistema que experimenta niveles más altos de perturbación (e.g.

impactos de olas) que el sitio protegido, y por consiguiente, la estructura de las comunidades en el sitio expuesto, sería muy variable, tendría una tasa de recambio alta, y estaría determinada de gran manera por los efectos azarosos de la llegada y establecimiento de especies. Por el contrario, el sitio protegido experimenta niveles de perturbación (exposición al oleaje) más bajos, lo que permite que las interacciones locales, tales como, la depredación o competencia puedan jugar un papel más sustancial. De hecho, la recuperación en el sitio protegido fue gradual, mostrando un incremento lineal en la biomasa y en el número de especies a través del tiempo. En contraste, este proceso en el sitio expuesto exhibió fluctuaciones estocásticas (ver Figuras 17b y 18b). La característica de la recuperación más dominante en este último sitio, fue la rápida colonización de las parcelas tratamiento por el alga *Ulva lactuca*. Esta especie también fue la que dominó en las comunidades naturales del sitio expuesto y monopolizó el espacio, contribuyendo mucho con el proceso de recuperación en términos de biomasa. Pero con esta alta capacidad de reclutar, crecer, y reproducirse rápidamente (Cruz-Ayala et al. 2001), esta especie efímera y oportunista ha mostrado que inhibe la colonización de otras especies de algas (Sousa 1979); y probablemente fue responsable del bajo número de especies y biomasa en el sitio expuesto durante el proceso de recuperación. En el modelo de inhibición, las especies que llegan tardíamente no pueden reclutar y madurar en la presencia de colonizadores tempranos (*U. lactuca*) hasta que ocurre una perturbación física y/o biológica.



**Tabla 1.** Distribución general/hábitat y algunos aspectos de la historia de vida de las principales especies. P: sitio protegido; E: sitio expuesto.

Especies	Sitio	Distribución/Hábitat	Aspectos de la historia de vida
<i>Amphiroa valonioides</i> Yendo 1902	P/E	Aguas tropicales y subtropicales <sup>6,20</sup> , habitan en el intermareal rocoso expuesto <sup>12</sup> .	Esta especie ha sido reportada presente durante todo el año en algunas localidades <sup>1</sup> . Se reproduce por medio de cistocarpos <sup>12</sup> o biesporangios <sup>1</sup> .
<i>Chaetomorpha antennina</i> (Bory de Saint-Vincent) Kützing 1847	P/E	Aguas tropicales y subtropicales <sup>20</sup> , habitan en el intermareal rocoso expuesto <sup>12</sup> . Algunas especies de este género son dominantes en áreas que se entierran con arena rutinariamente <sup>18</sup> .	Las especies de este género se pueden reproducir de forma vegetativa por fragmentación y de forma sexual por medio de gametos biflagelados <sup>8,13</sup> . La reproducción por fragmentación les permite repoblar espacio rápidamente después de mortalidades debidas al enterramiento <sup>18</sup> .
<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus 1753	P/E	Este género es cosmopolita, con especies en todos los océanos y estuarios del mundo también en hábitats de agua dulce <sup>13</sup> . Adheridas al sustrato sólido o formando tapetes enredados en fondos lodosos o arenosos <sup>13</sup> . Algunas especies de este género son dominantes en áreas que se entierran con arena rutinariamente <sup>18</sup> , y han sido clasificadas de sensitivas a tolerantes a los sedimentos <sup>7,18,2</sup> y también pueden retener sedimento <sup>2</sup> .	Las especies de este género se pueden reproducir de forma vegetativa por fragmentación o por crecimiento de un talo nuevo a partir de células basales y/o discos de fijación persistentes. La historia de vida típica una alternancia entre gametofitos haploides unisexuales isomórficos y esporofitos diploides <sup>8,13</sup> . La reproducción por fragmentación les permite repoblar rápidamente el espacio después de mortalidades debidas al enterramiento <sup>18</sup> .
<i>Gelidium sclerophyllum</i> Taylor W. R. 1945	P/E	Aguas tropicales y subtropicales <sup>12,24,9</sup> , habita el intermareal rocoso expuesto <sup>12</sup> . Algunas especies de este género han sido clasificadas como sensitivas a tolerantes a sedimentos y también pueden atrapar sedimentos <sup>2</sup> .	Las especies de este género tienen reproducción vegetativa por fragmentación <sup>21</sup> o por cistocarpos o tetrasporas <sup>13</sup> .
<i>Grateloupia abbreviata</i> Kylin 1941	E	Tropical <sup>12</sup> , habita el intermareal rocoso expuesto <sup>12,24</sup> .	Se reproduce por medio de cistocarpos o tetrasporas <sup>1</sup> .
<i>Grateloupia filicina</i> (J.V. Lamouroux) C. Agardh 1822	P/E	Tropical <sup>12,20</sup> , habita el intermareal rocoso expuesto <sup>12</sup> .	En algunos lugares esta especie ha sido reportada presente durante todo el año <sup>1</sup> . La reproducción es por medio de cistocarpos o tetrasporas durante el invierno <sup>1</sup> .
<i>Gymnogongrus leptophyllus</i> J. Agardh 1876	P/E	Aguas frías a subtropicales, comúnmente encontrada como perenne en rocas asociadas con arena <sup>10</sup> . Algunas especies de este género pueden sobrevivir al enterramiento con arena hasta por seis meses <sup>2</sup> .	Especies perenes <sup>10</sup> . La reproducción es por medio de cistocarpos o tetrasporas <sup>13,10</sup> .
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus 1753	P/E	Estas especies pueden ser consideradas cosmopolitas, habitan aguas intermareales y submareales, libres o adheridos a diversos sustratos <sup>24</sup> . Algunas especies de este género son dominantes en áreas rutinariamente enterradas por arena <sup>7</sup> , y han sido clasificados como tolerantes a los sedimentos <sup>18</sup> y también pueden atrapar sedimento <sup>2</sup> .	Esta especie tiene reproducción vegetativa por fragmentación o por crecimiento de talos nuevos erectos desde células basales y/o discos de fijación persistentes. La historia de vida típica es una alternancia de gametofitos isomórficos unisexuales haploides y por esporofitos diploides <sup>13</sup> . La reproducción por fragmentación les permite repoblar rápidamente el espacio después de mortalidades debidas al

<i>Cerithium menkei</i> Carpenter 1857	P/E	Aguas tropicales y subtropicales, habita bolsas de arena entre las rocas en zonas intermareales medias y bajas <sup>4</sup> .	enterramiento <sup>7,18</sup> . Reproducción sexual. Los estadios larvales son libres nadadores <sup>16</sup> . Las especies de este género son herbívoros generalistas, alimentándose de algas pequeñas <sup>4</sup> .
<i>Cerithium</i> sp. Bruguière 1789	P	Las especies de este género están distribuidas en aguas tropicales y subtropicales. Habita bolsas de arena entre rocas en el intermareal rocoso medio y bajo <sup>4</sup> .	Reproducción sexual. Los estadios larvales son libres nadadores <sup>16</sup> . Las especies de este género son herbívoros generalistas, alimentándose de algas pequeñas <sup>4</sup> .
<i>Columbella</i> sp. Lamarck 1799	P	Las especies de este género están distribuidas en aguas tropicales o subtropicales. Habitan debajo o entre rocas y en fosas de marea en zonas intermareales medias y bajas <sup>4</sup> .	Reproducción sexual. En algunas especies las hembras tienen la habilidad de ingerir espermatozoos dentro de su cavidad pericárdica. Las cápsulas del huevo son pequeñas y están generalmente fijadas a algas. La larva veliger puede ser libre nadadora o ser suprimida. Las especies de este género son herbívoras generalistas <sup>4</sup> .
<i>Littorina aspera</i> Philippi 1846	P/E	Aguas tropicales y subtropicales, habita el intermareal rocoso y el supralitoral <sup>4</sup> .	Reproducción sexual. Los estadios larvales son libre nadadores <sup>16</sup> . Las especies de este género son herbívoras generalistas <sup>4</sup> . Las especies de este género pueden prevenir la acumulación de sedimentos <sup>3</sup> .
<i>Nerita funiculata</i> Menke 1851	P/E	Aguas tropicales y subtropicales, habita el intermareal rocoso expuesto <sup>17</sup> .	Reproducción sexual. Esta especie tiene una larva veliger. Herbívora, se alimenta principalmente de algas costrosas <sup>17</sup> .
<i>Thais</i> ( <i>Stramonita</i> ) <i>biserialis</i> Blainville 1832	P/E	Aguas tropicales y subtropicales, habita el intermareal rocoso <sup>4,15</sup> .	Reproducción sexual. Las especies de este género depositan cápsulas de huevos atractivas e intrincadas sobre y debajo de las rocas. En muchas especies la larva veliger libre nadadora es suprimida y el desarrollo ocurre enteramente en la cápsula del huevo. Esta larva entonces se metamorfosea en caracoles juveniles que eclosionan de la cápsula. Las especies de este género son carnívoras, se alimentan de otros moluscos, balanos y mejillones <sup>4</sup> .
Acmaeidae	P/E	Las especies de esta familia están distribuidas en aguas tropicales y subtropicales. Habitan rocas, algas u otras conchas de moluscos en la zona intermareal <sup>4</sup> .	Reproducción sexual. Esta familia tiene una larva trocófora libre nadadora. Las especies de esta familia son herbívoros generalistas. Raspan algas con su rádula <sup>4</sup> .
Fissurellidae	P/E	Las especies de esta familia están distribuidas en aguas tropicales y subtropicales. Habitan rocas, algas u otras conchas de moluscos en la zona intermareal <sup>4</sup> .	Reproducción sexual. Esta familia tiene una larva veliger libre nadadora y una larva trocófora. Las especies de esta familia son herbívoros generalistas. Raspan algas con su rádula <sup>4</sup> .
<i>Isognomon janus</i> Carpenter 1857	P/E	Aguas tropicales y subtropicales, habitan planicies de marea y regiones intermareales lodosas o rocosas y mar adentro en aguas muy someras <sup>4</sup> .	Reproducción sexual. Las especies de este género tienen una larva veliger libre nadadora <sup>16</sup> . Son filtradores sésiles <sup>19</sup> .
<i>Modiolus</i> sp. Lamarck 1799	P/E	Las especies de este género están distribuidas en aguas	Reproducción sexual. Las especies de este género tienen una

<i>Chiton articulatus</i> Sowerby 1832	P	tropicales a aguas frías. Habitan la zona intermareal, en rocas o medio enterrados en el lodo <sup>4</sup> . Aguas tropicales y subtropicales. Habita superficies rocosas y oquedades en el intermareal expuesto <sup>15</sup> .	larva libre nadadora <sup>11</sup> . Son filtradores sésiles y tienden a agregarse en grandes masas <sup>4</sup> . Reproducción sexual <sup>4</sup> . Esta especie tiene una larva trocófora libre nadadora <sup>16</sup> . Herbívora, se alimenta de algas filamentosas, costrosas y diatomeas <sup>14</sup> .
<i>Stenoplax sonora</i> Berry 1956.	P	Aguas subtropicales, habita el intermareal rocoso y o debajo de rocas <sup>4,15</sup> .	Reproducción sexual <sup>4</sup> . Esta especie tiene una larva trocófora libre nadadora <sup>16</sup> . Herbívora <sup>4</sup> .
<i>Acantholobulus mirafloresensis</i> Abele y Kim 1989	P/E	Comunes en aguas templadas y tropicales. Habita lagunas costeras (raíces de mangle y sustratos duro, incluyendo bivalvos) o el intermareal rocoso <sup>23</sup> .	Reproducción sexual. Esta especie se reproduce todo el año <sup>22</sup> , tiene una larva zoea libre nadadora <sup>23</sup> .
<i>Pachygrapsus transversus</i> Gibbes 1850	P/E	Aguas tropicales y subtropicales, habita principalmente costas rocosas y en raíces de mangle. También ha sido encontrada en afloramientos de coral, playas arenosas e incluso en masas flotantes de Sargassum <sup>4</sup> .	Reproducción sexual, tiene una larva zoea libre nadadora <sup>4,23</sup> . Esta especie es principalmente herbívora <sup>4</sup> .
<i>Clibanarius albidigitus</i> Nobili 1901	P	Aguas tropicales y subtropicales, habita el intermareal rocoso, aunque también puede ser encontrado en playas arenosas con afloramientos rocosos <sup>4</sup> .	Reproducción sexual, tiene una larva zoea libre nadadora <sup>23</sup> . Esta especie se agrega en grupos debajo de rocas en marea baja y marea alta. Cuando las aguas de marea están inundando o menguando, los individuos se dispersan en el sustrato para recoger desechos y filtrar <sup>4</sup> .
Amphinomidae	P/E	Las especies de esta familia están distribuidas en aguas tropicales y subtropicales. Habitan debajo de rocas y enterrados en la arena en la zona intermareal y submareal <sup>4</sup> .	Algunas especies de esta familia se reproducen sexual y asexualmente en el verano. Algunas especies son altamente gregarias y se mueven lentamente. Se alimentan de animales de cuerpo blando y desechos de plantas y sedimentos <sup>4</sup> .
Nereidae	P/E	Especies de este género están distribuidas en aguas tropicales, subtropicales y templadas. Habitan en hendiduras de rocas, algas, planicies de arena y también están asociadas con otros animales, en la zona intermareal y submareal <sup>4</sup> .	Miembros de esta familia pasan por cambios morfológicos notables en su desarrollo sexual. El resultado final es un heteronerido que está bien adaptado para la natación. El heteronerido a menudo muere después del desove en la superficie del agua. Pueden ser carnívoros, herbívoros y omnívoros, también se pueden alimentar de detritus y material particulado <sup>4</sup> .
<i>Haliclona</i> sp. Grant 1836.	P/E	Las especies de este género son cosmopolitas, habitan el intermareal rocoso bajo y áreas submareales, especialmente en donde el agua es clara y sin mucho sedimento <sup>4</sup> .	Especies de este género pueden reproducirse sexualmente o asexualmente por medio de fragmentación. Son filtradores sésiles <sup>4,5</sup> .
<i>Echinometra vanbrunti</i> Agassiz 1863	E	Aguas tropicales y subtropicales, ocurre en la parte baja de la zona intermareal media. Prefiere oquedades y cavidades en rocas y arrecifes. Ocasionalmente se encuentra en superficies rocosas expuestas donde la	Reproducción sexual, tiene una larva libre nadadora (Echinopluteus) <sup>23</sup> . Son herbívoros, se alimentan de macroalgas <sup>4</sup> .

superficie esta calmada. Se puede encontrar solitario o en grupos<sup>4</sup>.

---

- |   |   |   |  |
|---|---|---|--|
| <sup>1</sup> Aguilar-Rosas et al., 2000 | <sup>7</sup> Daly y Mathieson, 1977         | <sup>13</sup> Guiry et al., 2007              | <sup>19</sup> Ringwood, 1991                         |
| <sup>2</sup> Airoidi, 2003              | <sup>8</sup> Dawson, 1944                   | <sup>14</sup> Holguin-Quiñones y Morfin, 2002 | <sup>20</sup> Riosmena-Rodríguez y Paul-Chávez, 1997 |
| <sup>3</sup> Bertness, 1984             | <sup>9</sup> Dawson, 1953                   | <sup>15</sup> Keen, 1971                      | <sup>21</sup> Rodríguez, 1996                        |
| <sup>4</sup> Brusca, 1980               | <sup>10</sup> DeCew y West, 1981            | <sup>16</sup> Levin y Bridges, 1995           | <sup>22</sup> Salgado-Barragán y Hendrickx, 2002     |
| <sup>5</sup> Brusca y Brusca, 2003      | <sup>11</sup> Farfan et al., 1998           | <sup>17</sup> Levings y Garrity, 1983         | <sup>23</sup> Salgado-Barragán y Ruiz-Guerrero, 2005 |
| <sup>6</sup> Casas-Valdez et al., 2000  | <sup>12</sup> Galindo-Villegas et al., 1997 | <sup>18</sup> Little et al., 1983             | <sup>24</sup> Taylor, 1945                           |

## **8. CAPÍTULO 3: Comparación de las comunidades estudiadas, evaluación de su recuperación como una medida de la adaptación al enterramiento.**

Se realizó una comparación de las comunidades sometidas a enterramientos artificiales (L1) y las sometidas a enterramientos naturales (L2). La intención de esta comparación es conocer si las comunidades que no están sometidos a estos procesos cíclicos de enterramiento se recuperarían de un evento catastrófico impredecible como el que provocamos nosotros de manera experimental.

### **8.1. Metodología.**

Se comparó el número de especies y la abundancia (biomasa en el caso de L1 y cobertura en el caso de L2) antes y después del enterramiento (1 y 3 meses después del enterramiento), y se procedió a hacer una matriz de presencia/ausencia a la cual se les aplicó el índice de Bray-Curtis para construir la matriz de similitud con la cual se procedió a realizar un análisis de ordenación NMDS.

### **8.2. Resultados.**

El MDS separa entre las comunidades de L1 y L2 (plano horizontal), es decir, las comunidades de ambas localidades son diferentes. Además nuevamente se puede observar que las comunidades del sitio Protegido y Expuesto de L1 son diferentes debido a la diferencia en exposición al oleaje (Fig. 22).

En L2, se puede observar que la comunidad es más homogénea por la cercanía en que se encuentran las muestras de los tres sitios en la ordenación. Es

decir, las especies presentes y su número fueron muy similares antes y después del proceso de enterramiento (Tabla 2). En lo que si hay diferencia es en su abundancia, la cobertura fue mayor después del enterramiento, como se describe en el apartado 6.2.2.1. (Tabla 3).

En L1, tanto en el sitio Protegido como en el expuesto las comunidades son menos homogéneas o similares, y por tanto las muestras presentan una ordenación más separada que en L2 (Fig. 22). Además se aprecia la recuperación en cuanto a las especies presentes y su número (Tabla 2) en el sitio Protegido (véase cercanía entre PT4 y PCT4). En cambio, en el sitio Expuesto no se aprecia recuperación en cuanto a las especies presentes y su número (véase separación entre ET4 y ECT4). Sin embargo, si hay recuperación en cuanto a la abundancia en ambos sitios, aunque no se expresa en el análisis (Tabla 3).

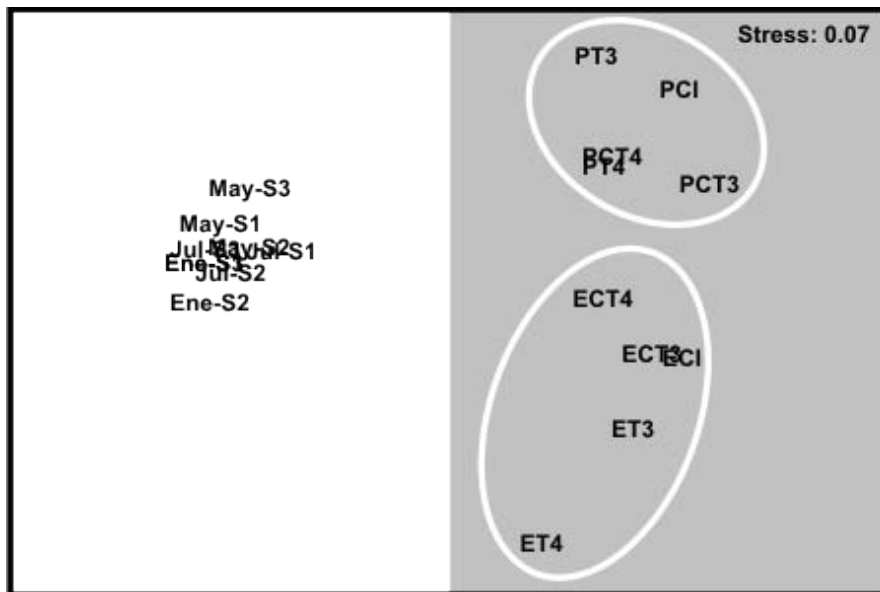


Fig. 22. MDS donde se muestra la variación de las comunidades en función del enterramiento. Para L1: antes del enterramiento (CI) y Tratamientos (T) y Controles (C) de los sitios Protegido (P) y Expuesto (E) a los 45 (T3) y 95 días (T4) después del enterramiento. Para L2: antes del enterramiento (Ene) y 1 mes (May) y 3 meses (Jul) después del enterramiento en los tres sitios estudiados (S1, S2 y S3).

**Tabla 2.** Número de especies presentes en las localidades estudiadas antes y después del enterramiento: El Faro (L1) sitio Protegido (P) y Expuesto (E) y en Playa Norte (L2), tres sitios (S1, S2 y S3).

	Antes del enterramiento	45 días después		95 días después	
		T	C	T	C
<b>L1P</b>	12	9	16	15	14
<b>L1E</b>	17	8	13	3	8
<b>L2S1</b>	10	12		11	
<b>L2S2</b>	7	13		11	
<b>L2S3</b>	11	7		9	

**Tabla 3.** Abundancia en las localidades estudiadas antes y después del enterramiento (mismas etiquetas que en la Tabla 2). En L1 la abundancia se presenta como Biomasa (gr/0.25m<sup>2</sup>) y en L2 como Cobertura (% del área muestreada).

	Antes del enterramiento	45 días después		95 días después	
		T	C	T	C
<b>L1P</b>	183.903	17.734	85.836	57.381	86.687
<b>L1E</b>	247.614	230.509	163.375	114.292	116.653
<b>L2S1</b>	24.758	95.76		73.29	
<b>L2S2</b>	12.293	69.08		48.65	
<b>L2S3</b>	7.734	78.16		50.25	

### 8.3. Discusión.

La investigación realizada en esta tesis (enterramientos naturales y experimentales), se desarrolló en hábitats intermareales, que presentan variaciones ambientales extremas relacionadas con los cambios de marea y la exposición al oleaje (Raffaelli y Hawkins 1996). Las comunidades presentes en este tipo de ambientes, están compuestas por poblaciones que tienden a tener alta variabilidad genética que permite al menos a algunos componentes de la población sobrevivir a condiciones ambientales extremas (Guillout y Hily 1983).

Una perturbación es un factor que modifica la estructura de las comunidades, entendiéndose por estructura a los componentes y sus interacciones

(Pickett et al. 1989). El enterramiento, es una perturbación para las comunidades estudiadas, puesto que modificó su estructura, al menos a nivel de componentes (número de especies y su abundancia) (Tabla 2 y 3).

La recuperación se define como el establecimiento de una comunidad sucesional que progresa hacia una comunidad que es similar en composición de especies, densidad de la población y abundancia, que presentaba previo a la perturbación o a sitios no impactados usados como referencia (Ellis y Hoover 1990). Ambas localidades presentaron comunidades compuestas por poblaciones de especies capaces de invadir o colonizar rápidamente el espacio liberado por el proceso de enterramiento. Esto permitió que se lograra una rápida recuperación en términos de número de especies (Fig. 22) y su abundancia (Tabla 2 y 3).

En la localidad 1, las comunidades no están adaptadas al enterramiento y fueron fácilmente dañadas (alteradas) por este. Esto se expresa en la distancia que hay entre las muestras en la ordenación a los 45 días después del enterramiento, debido a las diferencias en las especies presentes. A pesar de esto se observó una rápida recuperación (95 días) después de retirada la arena, esto se puede deber a la alta resiliencia que tienen las comunidades de costas rocosas (Crowe et al. 2000), así como a otros factores ya discutidos previamente, como la escala de la perturbación (Norkko et al. 2001), es decir, debido a que nuestras áreas de enterramiento experimental fueron pequeñas ( $0.25\text{m}^2$ ), los recolonizadores no tenían que desplazarse gran distancia para asentarse en las áreas perturbadas.



Las perturbaciones se pueden clasificar como crónicas (que operan a bajos niveles durante largos periodos de tiempo) o agudas (son eventos catastróficos individuales) (Crowe et al. 2000). En la localidad 2, la arena siempre está presente, aunque la cantidad varía a lo largo del año. Por lo tanto, podemos decir que es una perturbación crónica que permite a la comunidad continuar funcionando, pero la mantiene en un estado alterado (inmaduro). Esto se debe a que permite la presencia tanto de comunidades de especies oportunistas como de comunidades de especies tolerantes a cierto nivel de enterramiento, y estas comunidades convergen hacia un estado alterado (degradado) común (Crowe et al. 2000). Por este motivo podemos apreciar una ordenación más homogénea de las muestras en el MDS (Fig. 22). Es decir, las especies y su número son muy similares antes y después del enterramiento en los tres sitios.

Las perturbaciones agudas pueden afectar de gran manera a las comunidades de ecosistemas costeros, uno de estos efectos puede ser la eliminación de especies clave (Newell et al. 1998). La pérdida de especies clave después de una perturbación puede conducir a un colapso de comunidades biológicamente acomodadas, aunque las especies que las componen sean aparentemente tolerantes a perturbación ambiental (Newell et al. 1998). Cuando esto ocurre, la recuperación de la composición total de estas comunidades (volver a un estado igual al que se encontraba previo a la perturbación), puede durar muchos años, como se puede observar en los derrames de petróleo (Paine et al. 1996).

Las tormentas son promotoras del desplazamiento de sedimentos, ocasionando que el sedimento acumulado en un sitio se resuspenda, sea transportado y depositado en otros sitios (Renaud et al.1997). El cambio climático puede afectar la frecuencia, intensidad y distribución geográfica de tormentas costeras severas (Clark et al. 1998). Por lo tanto, el cambio climático podría provocar que ocurran eventos de enterramiento catastróficos incluso en áreas donde no ocurre este proceso, como consecuencia de tormentas severas. Con lo anterior podemos hacernos una idea de lo que podría pasarle a las comunidades estudiadas en esta investigación, en caso de ocurrir lo predicho con el cambio climático. Algunos de las consecuencias podrían ser largos periodos de tiempo para alcanzar una recuperación o incluso la modificación permanente o desaparición de las comunidades asociadas a extensas zonas rocosas costeras.

## 10. CONCLUSIONES.

### **-Capítulo 1.**

-En la localidad estudiada se presenta un periodo de enterramiento que abarca los meses de Febrero a Abril.

-El desplazamiento de la arena se debe principalmente al transporte litoral, asociado a los cambios en el régimen de oleaje provocados por el viento.

-El sitio control presentó una comunidad madura donde el grupo dominante fueron los crustáceos y en segundo lugar los moluscos. Se puede destacar que hay una relación inversa entre la abundancia de moluscos y crustáceos, es decir, cuando uno aumenta el otro disminuye, incluso hay una alternancia en la dominancia del espacio (mayo-06), en la que los moluscos fueron el grupo más dominante.

-Comparados con el sitio control, los sitios con enterramiento presentaron comunidades inmaduras como efecto del proceso de enterramiento.

-Las especies de mayor relevancia ecológica o claves, es decir, que la variación de las comunidades esta principalmente en función de ellas, fueron *Chaetomorpha antenina*, *Chthamalus sp.*, *Mytilus sp.*, *Ulva intestinalis* y Alga 2. De estas las que hacen las diferencias por su abundancia entre sitios perturbados y no perturbados por el enterramiento fueron *Chthamalus sp.* y *Mytilus sp.* (Sitio control) y *Ulva intestinales* (Sitios con enterramiento). Mientras que las que hacen la diferencia entre antes y después del enterramiento fueron *Ulva intestinalis*, *Chaetomorpha antenina*, *Chthamalus sp.* y Alga 2.

-El incremento gradual de la cobertura de arena afecta la diversidad de las comunidades haciendo variar principalmente la proporción de las especies más que al número de especies en sí. Es decir, las especies que colonizan el sustrato disponible después del periodo de enterramiento se mantienen porque toleran cierto grado de perturbación (grado de enterramiento), es por eso que solo varía su abundancia, hasta que su nivel de tolerancia es superado y desaparecen.

-La hipótesis de la perturbación intermedia puede ser usada para explicar la variación de las comunidades perturbadas con acumulación gradual de arena, como es el caso de este estudio.

-Al parecer, existe una relación entre el proceso de enterramiento y la productividad pesquera de los ecosistemas bentónicos costeros. Por lo tanto, estudios como el nuestro podrían utilizarse para evaluar e incluso predecir los efectos que cualquier actividad humana, que implique el movimiento de grandes cantidades de sedimentos, podría tener sobre las pesquerías en estos ecosistemas.

## ***-Capítulo 2.***

- Este experimento de campo mostró que el enterramiento por sedimento afectó la estructura de las comunidades bénticas (número de especies, composición de especies y biomasa) en ambos sitios.

-Aunque las comunidades se recuperaron 95 días después de cesar el enterramiento, el proceso de recuperación fue dependiente del sitio y varió en una escala espacial pequeña.

-Los datos sugieren que las diferencias en la exposición al oleaje pudieron haber jugado un papel importante, determinando las diferencias en el patrón de recuperación entre ambos sitios.

### **-Capítulo 3.**

-El proceso de enterramiento es una perturbación de tipo crónico, que ocasiona que las comunidades de la localidad 2 sean más homogéneas (parecidas) antes y después del enterramiento, que las de la localidad 1.

-Por su rápida recuperación (95 días) después del enterramiento podemos decir que las comunidades de la localidad 2 presentan una alta resiliencia.

-El cambio climático podría promover el desarrollo de eventos de enterramiento catastróficos (perturbación aguda), incluso en zonas donde no se presenta este proceso, que podrían tener graves consecuencias sobre las comunidades de costa rocosa.

## 11. BIBLIOGRAFÍA.

- Aguilar-Rosas, L. E., Aguilar-Rosas, R., Mendoza-González, A. C. and Mateo-Cid L. E. 2000.** Marine Algae from the Northeast Coast of Baja California, México. *Botanica Marina*. **43**: 127-139
- Airoidi, L. 1998.** Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology*. **79**: 2759-2770
- Airoidi, L. 2000.** Responses of algae with different life histories to temporal and spatial variability of disturbance in subtidal reefs. *Marine Ecology Progress Series*. **195**: 81-92
- Airoidi, L. 2003.** The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*. **41**: 161-236
- Airoidi, L. and Cinelli, F. 1997.** Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a mediterranean rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology*. **215**: 269- 288
- Airoidi, L. and Virgilio, M. 1998.** Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. *Marine Ecology Progress Series*. **165**: 271-282
- Alba-Cornejo, V. M., González-Millán, J., Herrera-Santoyo, C., Ledesma-Vázquez, J., Machado-Navarro, A., Rico-Domínguez, R., Rosales-Contreras, E. y Vera-Morán, A. 1979.** Estudio sedimentológico de la Bahía de Puerto Viejo, Mazatlán, Sinaloa. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*. **6(1)**: 97-120

- Anderson, R. J., Anderson, D. L. and Anderson, J. S. 2008.** Survival of sand-burial by seaweeds with crustose bases or life-history stages structures the biotic community on an intertidal rocky shore. *Botanica Marina*. **51**: 10-20
- Anónimo. 1988.** Calendario Gráfico de Mareas de los Puertos de Mazatlán, Sinaloa y Puerto Vallarta, Jalisco. Instituto de Geofísica de la UNAM. México, D. F.
- Anderson, M. J. 2001.** New method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Australian Journal of Ecology*. **26**: 32-46
- Anderson, F. E. and Meyer, L.M. 1986.** The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change on particulate matter quantity, texture and food quality. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **22**: 19-29
- Ávila, T. E. 2002.** Dinámica poblacional de la asociación *Sigmatocia caerulea* (Hechel, 1965) (Demospongiae, Haplosclerida) y algas rojas en la Bahía de Mazatlán (México, Pacífico Oriental). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de México. 67 pp
- Becerra-Arroyo, D. 2013.** Abundancia y distribución de postlarvas de las langostas *Panulirus spp.* (DECAPODA: PALINURIDAE), en la bahía de Mazatlán (ciclo 2010-2011). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Sinaloa. 99 pp
- Bell, J. J. and Barnes, D. K. A. 2000.** The influences of bathymetry and flow regime upon the morphology of sublittoral sponge communities. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. **80**: 707-718

- Benedetti-Cecchi, L. and Cinelli, F. 1996.** Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Marine Ecology Progress Series*. **135**: 145-161
- Bertness, M. D. 1984.** Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology*. **65**: 370-381
- Birtwell, I. K. 1999.** The effects of sediment on fish and their habitat. In: Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document 99/139. Fisheries and Oceans Canada. Ottawa 34 pp.
- Bray, R. J. and Curtis, J. L. 1957.** An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. **27**: 325-349
- Brusca, R. C. 1980.** *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*, 2nd ed. Tucson, Arizona: The University of Arizona Press
- Brusca, R. C. and Brusca, G. J. 2003.** *Invertebrates*, 2nd. U.S.A: Sinauer
- Buckling, A., Kassen, R., Bell, G. and Rainey, P. B. 2000.** Disturbance and diversity in experimental microcosms. *Nature*. **408**: 961-964
- Butler, M. J. IV and Herrnkind, W. F. 2001.** Puerulus and juvenile ecology. In: *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* 2nd ed. (eds. Phillips B.F. y J. Kittaka), Pp. 276 – 301. Blackwell Scientific Press, Oxford. (Decapoda, Palinuridae). *Crustaceana*. **22**: 147–154.
- Casas-Valdez, M., Núñez-López, R. A., Cruz-Ayala, M. B. and Sanchez-Rodríguez, I. 2000.** Biodiversity and biogeographic affinities of the algal flora of Baja California Sur: A synthesis of the literature. In: *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope* (ed. M. Munawar et al.), pp. 273-282. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers



- Clark, G. E., Moser, S. C., Ratick, S. J., Dow, K., Meyer, W. B., Emani, S., Jin, W., Kasperson, J. X., Kasperson, R. E. and Schwarz, H. E. 1998.** Assessing the vulnerability of coastal communities to extreme storms: the case of Revere, MA., USA. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. **3**: 59-82
- Clarke, K. R. 1993.** Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal Ecology*. **18**: 117-143
- Clarke, K. R. and Ainsworth, M. 1993.** A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*. **92**: 205-219
- Comisión Nacional del Agua. 2002.** Servicio Meteorológico Nacional. 2002. Datos estadísticos climáticos del observatorio meteorológico de Mazatlán, Sinaloa, México.
- Connell, J. H. 1975.** Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: Cody, M. L., Diamond, J. M. (eds.) *Ecology and evolution of communities*. Belknap Harvard Press. Cambridge, Massachusetts. p: 460-490
- Connell, J. H. 1978.** Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*. **199**: 1302-1309
- Crowe, T. P., Thompson, R. C., Bray, S. and Hawkins, S. J. 2000.** Impact of anthropogenic stress on rocky intertidal communities. *Journal of Aquatic Ecosystems Stress and Recovery*. **7**: 273-297
- Cruz-Ayala, M. B., Núñez-López, R. A. and López, G. E. 2001.** Seaweeds in the southern Gulf of California. *Botanica Marina*. **44**: 187-197

- Daly, M. A. and Mathieson, A. C. 1977.** The effects of sand movement on intertidal seaweeds and selected invertebrates at Bound Rock, New Hampshire, USA. *Marine Biology*. **43**: 45–55
- Dapples, E. C. 1967.** Diagenesis of sandstones. In: Developments in sedimentology. Volumen 8, Elsevier Publishing Company. Netherlands. p: 91-125
- Dawson, E. Y. 1944.** The marine algae of Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expedition*. **3**: 189-454
- Dawson, E. Y. 1953.** Marine red algae of Pacific Mexico. Part 1. Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoidae. *Allan Hancock Pacific Expedition*. **17**: 1-239
- DeCew, T. C. and West, J. A. 1981.** Life histories in the Phylloporaceae (Rhodophyta: Gigartinales) from the Pacific coast of North America. I. *Gymnogongrus linearis* and *G. leptophyllus*. *Journal of Phycology*. **17**: 240-250
- Dethier, M. N. 1984.** Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns. *Ecological Monographs*. **54**: 99-116
- Devlinny, J. S. and Vorse, L. A. 1978.** Effects of sediments on the development of *Macrocystis pyrifera* gametophytes. *Marine Biology*. **48**, 343–348
- Dial, R. and Roughgarden, J. 1998.** Theory of marine communities: the intermediate disturbance hypothesis. *Ecology*. **79(4)**: 1412-1424
- Dowling, J. A. and Anderson, M. R.** estimating the standing biomass of aquatic macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **42**: 1860-1869

- Eddy, T. D., Pitcher, T. J., MacDiarmid, A. B., Byfield, T. T., Tam, J. C., Jones, T. T., Bell, J. J. and Gardner, J. P. A. 2014.** Lobster as keystone: Only in unfished ecosystems?. *Ecological modeling*. **275**: 48-72
- Ellis, D. V. and Hoover, P. M. 1990.** Benthos recolonising mine tailing in British Columbia fiords. *Marine Mining*. **9**: 441-457
- Engledow, H. R. and Bolton, J. J. 1994.** Seaweed  $\alpha$ -diversity within the lower eulittoral zone in Namibia: the effects of wave action, sand inundation, mussels and limpets. *Botanica Marina*. **37**: 267-276
- Estrada-Barrón, R. G. 2010.** Asentamiento de larvas puérulos y postpuérulos de las langostas espinosas *Panulirus* spp. en la bahía de Mazatlán, Sinaloa (ciclo 2009-2010). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa. 100 pp
- Farfan, C., Espinoza, A. M. and Tapia, O. 1998.** Dilación del desove de *Modiolus capax* (Bivalvia: Mytilidae). *Revista de Biología Tropical*. **46**: 633-641
- Field, J. G., Clarke, K.R. and Warwick, M. 1982.** A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*. **8**: 37-52
- Flöder, S. and Sommer, U. 1999.** Diversity in planktonic communities: an experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnology and Oceanography*. **44**: 1114-1119
- Foster, M. S. 1975.** Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Marine Biology*. **32**: 313-329
- Foster, M. S., Nigg, E. W., Kiguchi, L. M., Hardin, D. D. and Pearse, J. S. 2003.** Temporal variation and succession in an algal-dominated high intertidal

assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **289**: 15-39

**Gaedeke, A. and Sommer, U. 1986.** The influence of the frequency of periodic disturbance on the maintenance of phytoplankton diversity. *Oecologia*. **71**: 25-28

**Galindo-Villegas, J., Gamboa, J. A. and Dreckmann, K. M. 1997.** Estudio de las macroalgas marinas del Puerto de Salina Cruz, Oaxaca; redescubrimiento de *Predaea subpeltata* y nuevo registro de *Cryptonemia angustata* para el Golfo de Tehuantepec, Pacífico tropical mexicano. *Polibotánica*. **4**: 1-9

**Gambi, M. C., Buia, M. C., Casola, E. and Scardi, M. 1989.** Estimates of water movement in *Posidonia oceanica* beds. C. F. Bourdoursque et al. (eds.), GIS Posidonie Publ., Marseille, France. p: 101-112

**Gibbs, M. M. 2001.** Sedimentation, suspensión, and resuspension in Tasman Bay and Beatrix Bay, New Zealand, two contrasting coastal environments which thermally stratify in summer. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. **35**: 951-970

**Guillou, M. and Hily, C. 1983.** Dynamics and biological cycle of a *Melinna palmate* (Ampharetidae) population during the recolonization of a dredged area in vicinity of the harbor of Brest (France). *Marine Biology*. **73**: 43-50

**Guiry, M. D. and Guiry, G. M. 2007.** AlgaeBase version 4.2. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 29 January 2007

- Günther, C. P. 1992.** Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbance of different scales?. *Netherlands Journal of Sea Research*. **30**: 45-56
- Hines, A. H. 1978.** Reproduction in three species of intertidal barnacles from central California. *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole*. **154**: 262-281
- Hiscock, K. 1983.** Water movement. In: Earll R, Erwin DG (Eds) Sublittoral ecology. The ecology of the shallow subtidal benthos. Oxford, Clarendon Press, p: 58-96
- Holguin-Quiñones, O. E. and Morfin, M. E. 2002.** Distribution, density and length-weight relationship of *Chiton articulatus* Sowerby, 1832 (Mollusca: Polypacophora) on Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Journal of Shellfish Research*. **21**: 239-241
- Hunt, H. L. and Scheibling, R. E. 1998.** Spatial and temporal variability of patterns of colonization by mussels (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) on a wave-exposed rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*. **167**: 155-169
- Hutchinson, N. & Williams, G. A. 2003.** Disturbance and subsequent recovery of mid-shore assemblages on seasonal, tropical, rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*. **249**: 25-38
- Kaehler, S. and Williams, G. A. 1997.** Do factors influencing recruitment ultimately determine the distribution and abundance of encrusting algae on seasonal tropical shores?. *Marine Ecology Progress Series*. **156**: 87-96
- Keen, A. M. 1971.** *Sea shells of Tropical West America*, 2nd ed. Stanford, California: Stanford University Press

- Kendrick, G. A. 1991.** Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **147**: 47-63
- Krebs, C. J. 1989.** Ecological methodology. Harper & Row, NY, USA
- Kruskal, J. B. and Wish, C. 1978.** Multidimensional scaling. Sage Publications Beverly Hills, California. 93 pp
- Lenz, M., Molis, M. and Wahl, M. 2004.** Testing the intermediate disturbance hypothesis: response of fouling communities to various levels of emersion intensity. *Marine Ecology Progress Series*. **278**: 53-65
- Levin, L. A. and Bridges, T. S. 1995.** Pattern and Diversity in Reproduction and Development. In *Ecology of marine invertebrate larvae* (ed. L. McEdward), Washington DC: CRC Press. p: 1-48
- Levings, S. C. and Garrity, S. D. 1983.** Diel and tidal movement of two co-occurring neritid snails; differences in grazing patterns on a tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **67**: 261-278
- Lignell, R., Heiskanen, A. S., Kuosa, H., Gundersen, K., Kuuppo-Leinikki, P., Pajuniemi, R. and Uitto, A. 1993.** Fate of a phytoplankton spring bloom: sedimentation and carbon flow in the planktonic food web in the northern Baltic. *Marine Ecology Progress Series*. **94**: 239-252
- Littler, M. M. and Murray, S. N. 1974.** The primary productivity of marine macrophytes from a rocky intertidal community. *Marine Biology*. **27**: 131-135
- Littler, M. M., Martz, D.R. and Littler, D.S. 1983.** Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate

- heterogeneity in a fluctuating environment. *Marine Ecology Progress Series*.  
**11**: 129-139
- Lively, C. M. and Raimondi, P. T. 1987.** Desiccation, predation, and mussel-barnacle interactions in the northern Gulf of California. *Oecologia*. **74**: 304-309
- Logan, O. D. 2007.** Effects of fine sediments deposition on benthic invertebrate communities. Master Thesis. University of New Brunswick. 155 pp
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P. Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. and Wardle, D. A. 2001.** Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*. **294**: 804-808
- Loya, Y. 1976.** Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican corals. *Bulletin of Marine Science*. **26(4)**: 450-466
- Lund-Hansen, L. C. 1991.** Sedimentation and sediment accumulation rates in a low-energy embayment. *Journal of Coastal Research*. **7**: 969-980
- Markham, J. W. 1973.** Observations on the ecology of *Laminaria sinclairii* on three northern Oregon beaches. *Journal of Phycology*. **9**: 336–341
- Mathieson, A. C. 1982.** Field ecology of the brown alga *Phaeostrophion irregulare* Setchell et Gardner. *Botanica Marina*. **25**: 67–85
- McClanahan, T. R. 1990.** Kenyan coral reef-associated gastropod assemblages: distribution and diversity patterns. *Coral Reefs*. **9**: 63-74
- McClanahan, T. R. and Obura, D. 1997.** Sedimentation effects on shallow coral communities in Kenya. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.  
**209**: 103–122

- McQaid, C. D. and Branch, G. M. 1985.** Trophic structure of rocky intertidal communities: response to wave action and implications for energy flow. *Marine Ecology*. **22**: 153-161
- Menge, B. A. 1991.** Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **146**: 69-100
- Menge, B. A. and Sutherland, J. P. 1987.** Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist*. **130**: 730-757
- Minchinton, T. E. 1997.** Life on the edge: conspecific attraction and recruitment of populations to disturbed patches. *Oecologia*. **111**: 45-52
- Molis, M., Lenz, M. and Wahl, M. 2003.** Radiation effects along a UV-B gradient on species composition and diversity of a shallow-water macrobenthic community in the western Baltic. *Marine Ecology Progress Series*. **263**: 113-125
- Montaño-Ley, Y. 1985.** Estudio del transporte litoral de arenas en la Isla de la Piedra, Mazatlán, Sin., usando trazadores fluorescentes. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*. **12(1)**: 15-32
- Montaño-Ley, Y. y Gutierrez-Estrada, M. 1987.** Control de perfiles de playa en el área de Mazatlán, Sinaloa, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*. **14(1)**: 1-12
- Montaño-Ley, Y. y Peraza-Vizcarra, R. 1986.** Aplicación de un modelo de tipo predictivo para cuantificar el transporte litoral de arenas en dos playas de la



costa sur de Sinaloa. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*. **13(1)**: 305-314

**Montaño-Ley, Y., Gutierrez-Estrada, M. y Aldeco-Ramírez, J. 1988.** Análisis de funciones empíricas de eigen en perfiles de playa de Mazatlán, Sinaloa, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*. **15(2)**: 121-128

**Moore, P. G. 1972.** Particulate matter in the sublittoral zone of an exposed coast and its ecological significance with special reference to the fauna inhabiting kelp holdfasts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **10**: 59-80

**Moore, P. G. 1977.** Inorganic particulate suspensions in the sea and their effects on marine animals. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. **15**: 225-363

**Nava, H. 2004.** Efecto de la complejidad del habitat sobre la distribución y estructura de las poblaciones de esponjas litorales de la Bahía de Mazatlán (Sinaloa, México). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 76 pp

**Newell, R. C., Seiderer, L. J. and Hitchcock, D. R. 1998.** The impact of dredging works in coastal waters: a review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the sea bed. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*. **36**: 127-178

**Norkko, A., Cummings, V. J., Thursh, S. F., Hewitt, J. E. and Hume, T. 2001.** Local dispersal of juvenile bivalves: implications for sandflat ecology. *Marine Ecology Progress Series*. **212**: 131-144

- Ochoa-Izaguirre, M. J., Carballo, J. L. and Páez-Osuna, F. 2002.** Qualitative changes in macroalgal assemblages under two contrasting climatic conditions in a subtropical estuary. *Botanica Marina*. **45**: 130-138
- Onitsuka, T., Kawamura, T., Ohashi, S. Iwanaga, S., Horii, T. and Watanabe, Y. 2008.** Effects of sediments on larval settlement of abalone *Haliotis diversicolor*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **365**: 53-58
- Paine, R. T. 1979.** Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *Science*. **205**: 685-687
- Paine, R. T., Ruesink, J. L., Sun, A., Soulanille, E. L., Wonham, M. J., Harley, C. D. G., Brumbaugh, D. R. and Secord, D. L. 1996.** Trouble on oiled waters: Lessons from the *Exxon Valdez* oil spills. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **27**: 197-235
- Palmer, M. A., Allan, D. and Butman, C. A. 1996.** Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology & Evolution*. **11**: 322-326
- Peinert, R., Saure, A., Stegmann, P., Stienen, C., Haardt, H. and Smetacek, V. 1982.** Dynamics of primary production and sedimentation in a coastal ecosystem. *Netherlands Journal of Sea Research*. **16**: 276-289
- Peraza, V. R. 1985.** Transporte Litoral de Arenas en Playas de la Costa Sur del Estado de Sinaloa. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de México, México D.F.
- Petraitis, P. S., Latham, R. E. and Niesenbaum, R. A. 1989.** The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology*. **64**: 393-418

- Phillips B. F and Booth, J. D. 1994.** Design, use and effectiveness of collectors for catching the puerulos stage of spiny lobster. *Review in Fisheries Science*. **2 (3):** 255-289
- Phillips, B. F., Melville-Smith, R. and Cheng, Y. W. 2003.** Measuring the effects of pueruli removals and habitat improvement in assessing sustainability of spiny lobster populations. *Fisheries Research*. **65:** 89–101
- Pickett, S. T. A., Kolasa, J., Armesto, J. J. and Collins, S. L. 1989.** The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*. **54:** 129-135
- Pocklington, R. and Leonard J. D. 1979.** Terrigenous organic matter in sediments of the St. Lawrence estuary and the Saguenay fjord. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **36:** 1250–1255
- Pond, S. and Pickard, G. L. 1983.** Introductory Dynamical Oceanography 2<sup>nd</sup> edition. Pergamon press, Oxford. 329 pp
- Prathep, A., Marrs, R. H. and Norton, T. A. 2003.** Spatial and temporal variations in sediment accumulation in an algal turf and their impact on associated fauna. *Marine Biology*. **142:** 381-390
- Raffaelli, D. and Hawkins, S. 1996.** Intertidal Ecology. Chapman and Hall, London
- Renaud, P. E., Ambrose, Jr., W. G., Riggs, S. R. and Syster, D. A. 1996.** Multi-level effects of severe storms on an offshore temperate reef system: benthic sediments, macroalgae, and implications for fisheries. *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology*. **17:** 383-398
- Renaud, P. E., Riggs, S. R., Ambrose JR, W. G., Schmid, K. and Snyder, S. W. 1997.** Biological-geological interactions: storm effects on macroalgal

communities mediated by sediment characteristics and distributions.

*Continental Shelf Research*. **17**: 37-56

**Ringwood, A. H. 1991.** Short-term accumulation of cadmium by embryos, larvae, and adults of an Hawaiian bivalve, *Isognomon californicum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **149**: 55-66

**Riosmena-Rodríguez, R. and Paul-Chávez, L. 1997.** Sistemática y biogeografía de las macroalgas de la bahía de La Paz, B.C.S. In *La Bahía de La Paz, investigación y conservación* (ed. R. J. Urbán & R. Ramírez), pp. 59-82

**Rodríguez, D. 1996.** Vegetative propagation by fragmentation of *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales, Rhodophyta). *Proceedings of International Seaweed Symposium*. **15**: 361-365

**Rogers, C. S. 1990.** Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*. **62**: 185–202

**Saiz-Salinas, J. I. and Urdangarin, I. I. 1994.** Response of sublittoral hard substrate invertebrates to estuarine sedimentation in the outer harbour of Bilbao (N. Spain). *P S Z N I: Marine Ecology*. **15**: 105-131

**Salgado-Barragán, J. and Hendrickx, M. E. 2002.** Panopeids crabs (Crustacea: Brachyura: Panopoidae) associated with proa roots of *Rhizophora mangle* L. in a tropical coastal lagoon of the SE Gulf of California, Mexico. In *Modern Approaches to the Study of Crustacea* (ed. E. Escobar-Briones & F. Alvarez), pp. 163-170

**Salgado-Barragán, J. and Ruiz-Guerrero, M. 2005.** Larval development of the eastern Pacific mud crab *Acantholobulus mirafloresensis* (Abele and Kim,

- 1989) (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) described from laboratory-reared material. *Invertebrate Reproduction and Development*. **47**: 133-145
- Santos, R. 1993.** A multivariate study of biotic and abiotic relationships in a subtidal algal stand. *Marine Ecology Progress Series*. **94**: 181–190
- Schaffelke, B. and Klumpp, D. W. 1997.** Biomass and productivity of tropical macroalgae on three nearshore fringing reefs in the central Great Barrier Reef, Australia. *Botanica Marina*. **40**: 373-383
- Schiel, D. R. 2004.** The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **300**: 309-342
- Shea, K., Roxburgh, S. H. and Rauschert, E. S. J. 2004.** Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters*. **7**: 491-508
- Sneath, P. H. A. and Sokal, R. R. 1973.** Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco. 573 pp
- Sousa, W. P. 1979.** Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*. **60**: 1225-1239
- Sousa, W. P. 1984.** Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology*. **65**: 1918-1935
- Stewart, J. G. 1983.** Fluctuations in the quantity of sediments trapped among algal thalli on intertidal rock platforms in southern California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **73**: 205–211

- Storlazzi, C. D. and Field, M. E. 2000.** Sediment distribution and transport along a rocky, embayed coast: Monterey Peninsula and Carmel Bay, California. *Marine Geology*. **170**: 289–316
- Suchanek, T. H. 1981.** The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Oecologia*. **50(2)**: 143-152
- Taylor, W. R. 1945.** Pacific marine algae of the Allan Hancock Expedition to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacific Expedition*. **12**: 1-528
- Taylor, P.R. and Littler, M. M. 1982.** The roles of compensatory mortality, physical disturbance, and substrate retention in the development and organization of a sand-influenced, rocky-intertidal community. *Ecology*. **63**: 135-146
- Thrush, S. F. and Whitlatch, R. B. 2001.** Recovery dynamics in benthic communities: balancing detail with simplification. In: Reise K (Ed) Ecological comparisons of sedimentary shores. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p 297-316
- Tood, P. A., Sidle, R. C. and Lewin-Koh, N. J. I. 2004.** An aquarium experiment for identifying the physical factors inducing morphological change in two massive scleractinian coral. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **299**: 97-113
- Townsend, C. R. and Scarsbrook, M. R. 1997.** The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*. **42(5)**: 938-949
- Turner, T. 1985.** Stability of rocky intertidal surfgrass beds: persistence, pre-emption, and recovery. *Ecology*. **66**: 83-92

- Underwood, A. J. 1997.** Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge
- Underwood, A.J. and Chapman, M. G. 1998.** Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales. *Marine and Freshwater Research*. **49**: 241-254
- Underwood, A. J. and Jernakoff, P. 1984.** Effects of interactions between algae and grazing gastropods on the structure of a low-shore intertidal algal community. *Oecologia*. **48**: 221-233
- Vermeij, G. J. 1978.** Biogeography and adaptation patterns of marine life. Harvard University Press, Cambridge
- Warwick, R. M. and Clarke, K. R. 1991.** A comparison of some methods for analysis changes in benthic community structure. *Journal of the Biological Association of the United Kingdom*. **71**: 225-244
- Warwick, R. M., Clarke, K. R. and Suharsono, L. 1990.** A statistical analysis of coral community response to the 1982-3 El Niño in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs*. **8**: 171-179
- Weider, L. J. 1992.** Disturbance, competition and the maintenance of clonal diversity in *Daphnia pulex*. *Journal of Evolutionary Biology*. **5**: 505-522
- Wesseling, I., Uychiaoco, A. J., Alino, P. M., Aurin, T. and Vermaat, J.E. 1999.** Damage and recovery of four Philippine corals from short-term sediment burial. *Marine Ecology Progress Series*. **176**: 11-15

- Williams, G. A., Davies, M. S. and Nagarkar, S. 2000.** Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. *Marine Ecology Progress Series*. **203**: 81-94
- Wilson, M. 2002.** Estacionalidad y dinámica poblacional de esponjas asociadas a ecosistemas rocosos litorales de la Bahía de Mazatlán. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 106 pp
- Winer, B. J., Brown, D. R. and Michels, K. M. 1991.** Statistical principles in experimental design, 3<sup>rd</sup> edn. McGraw-Hill, New York
- Zardi, G. I., Nicastro, K. R., Porri, F. and McQuaid, C. F. 2006.** Sand stress as a non-determinant of habitat segregation of indigenous (*Perna perna*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) mussels in South Africa. *Marine Biology*. **148**: 1031-1038



## **12. ANEXOS.**

**Anexo 1.** Yáñez, B., Carballo, J.L., Olabarria, C. and Barrón, J.J. 2008. Recovery of macrobenthic assemblages following experimental sand burial. *Oceanologia*. 50 (3): 391-420

# Recovery of macrobenthic assemblages following experimental sand burial\*

OCEANOLOGIA, 50 (3), 2008.  
pp. 391–420.

© 2008, by Institute of  
*Oceanology PAS.*

## KEYWORDS

Sand burial  
Disturbance  
Macrobenthic recovery  
Wave exposure  
Intertidal rocky shore

BENJAMÍN YÁÑEZ<sup>1a,\*</sup>  
JOSÉ L. CARBALLO<sup>1</sup>  
CELIA OLABARRIA<sup>2</sup>  
JOSÉ J. BARRÓN<sup>1a</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,  
Universidad Nacional Autónoma de México  
(Unidad Académica Mazatlán),  
Apartado Postal 811, Mazatlán 82000, México

<sup>1a</sup> Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM;  
e-mail: benjamin@ola.icmyl.unam.mx

\*corresponding author

<sup>2</sup> Departamento de Ecología e Biología Animal,  
Universidad de Vigo, Campus Lagoas-Marcosende,  
36310 Vigo (Pontevedra), Spain

Received 27 June 2008, revised 29 August 2008, accepted 5 September 2008.

## Abstract

Periodic inundation by sand is a very common feature of rocky coasts throughout the world. Even so, there have been few direct observations or experiments to investigate the role of sediments on intertidal rocky shores. We designed a field experiment in Mazatlán Bay, Mexico, to test the initial impact and subsequent

---

\* This research was supported by a fund provided by the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UNAM) and a fund provided to Celia Olabarria in 2004 and 2005 by the University of Vigo for overseas short stays.

recovery of intertidal macrobenthic assemblages exposed to sand burial at two sites of varying wave exposure. Both sites supported different natural assemblages. Treatment plots for the addition of sediment and control plots ( $50 \times 50$  cm), separated by at least 1.5 m, were randomly placed across the mid-water tidal level. The initial response of the resident macrobenthos and the subsequent recolonization was monitored over a period of 95 days. The main effect of sediment deposition at both sites was mortality and removal of biota due to smothering. The recovery process was rapid and may in part have been the result of the mechanism by which the small, disturbed patches were recolonized. Most of the invertebrates colonized the patches as adults; several seaweeds exhibited vegetative growth as the major mechanism of colonization (e.g., *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753, *Amphiroa valonioides* Yendo, 1902 and *Chaetomorpha antennina* (Borgensen) Kützinger, 1849). The rate of recovery varied between the sites, however. Recovery of species numbers proceeded quickly at the sheltered site (day 7), but took 95 days at the exposed site. In contrast, biomass reached control levels by day 45 at the sheltered site, but already by day 15 at the exposed site. By day 95, the assemblages recovered to 83.5% and 81% similarity with the controls at the sheltered and exposed sites respectively. Although differences in wave exposure could be very important in determining the different patterns of recovery at both sites, other biological processes may also play an important part.

## 1. Introduction

The worldwide increase in sediment load in coastal areas as a consequence of anthropogenic activities has increased interest in the impact of sedimentation on rocky shore ecosystems (Newell et al. 1998). Natural factors such as wind-driven waves may also influence temporal fluctuations of sand movement in coastal areas (Anderson & Meyer 1986, Lund-Hansen 1991). In fact, periodic inundations by sand as a result of coastal currents or the action of storms are a very common abiotic disturbance of rocky coasts throughout the world (e.g., Littler et al. 1983, Pineda & Escofet 1989, Evans et al. 1993, Engledow & Bolton 1994, Moring 1996, Trowbridge 1996).

Sediments are added to a rocky coast and are redistributed as a function of sediment characteristics, hydrodynamic conditions, bottom heterogeneity and biological factors (Hiscock 1983). These factors operate over a wide range of spatial and temporal scales. Thus, while at large spatial and temporal scales sediment deposition may be relatively predictable, depending on the source and magnitude of sediment loads, at small scales, patterns may be highly heterogeneous and unpredictable (Airoldi & Virgilio 1998).

The importance of sediments as a major source of spatial and temporal heterogeneity for rocky coast organisms has only recently been fully recognized (Littler et al. 1983, McQuaid & Dower 1990, Trowbridge 1996, Airoldi 1998). Sediments may occur as a thin stratum, or form deposits

from a few to tens of centimeters thick. Depending on local hydrodynamic and topographic conditions, they may accumulate locally in crevices or be trapped in algal turfs, or be resuspended and transported above the substrata (Airoldi 2003). This heterogeneity results in a variety of possible effects on rocky coast organisms. For example, excessive sedimentation affects organisms directly by smothering or scouring them, although some authors have suggested that occasional burial by sand may be an important factor in maintaining diversity by permitting the co-existence of opportunistic species on patches of cleared substrate (Foster 1975, Taylor & Littler 1982) or by enhancing habitat heterogeneity (McQuaid & Dower 1990).

Be that as it may, most papers show that high levels of sediment deposition are detrimental to species richness and the diversity of hard-bottom communities (Littler et al. 1983, McClanahan 1990, Saiz-Salinas & Isasi-Urdangarin 1994, Naranjo et al. 1996, Carballo 2006). Burial may eliminate or reduce susceptible species, but may in turn increase the abundance of tolerant species, unless it becomes too severe or too prolonged, in which case even tolerant species are eliminated (Airoldi et al. 1996, Saiz-Salinas & Urkiaga-Alberdi 1999, Wesseling et al. 1999, Airoldi 2003). In addition, burial by sand may affect behavior patterns such as feeding activity and may cause physiological stress (Marshall & McQuaid 1993). Probably the most important stress animals experience during burial relates to reduced oxygen availability, which may be caused, for example, by lowered oxygen tension of the surrounding sediment water (Marshall & McQuaid 1989, Maun 1996). On the other hand, the movement of sediments in habitats subject to strong wave action or currents can seriously affect organisms by scouring or abrading them (Airoldi 2003). Scouring may damage and remove whole organisms or their parts and, depending on the duration and intensity of the water motion, the effects can be moderate damage or severe changes to the structure of the assemblages of organisms (Airoldi et al. 1996, Airoldi 1998).

Despite the extensive body of literature, there are few direct observations and experiments to investigate the effects of sedimentation on the organisms and assemblages inhabiting intertidal rocky shores (e.g., Taylor & Littler 1982, Littler et al. 1983, Marshall & McQuaid 1989, McQuaid & Dower 1990, Airoldi 1998, Crowe et al. 2000, Hutchinson & Williams 2003, Prathep et al. 2003, Zardi et al. 2006). For this reason, predicting the magnitude of the effects that different sedimentation regimes have on intertidal rocky-coast organisms and the critical levels above which detrimental effects become manifest remains an important issue for the ecology of rocky coasts (Airoldi 2003). A first step to understanding the ecological importance of

sediment deposition events on intertidal rocky shores is to determine the rate of recovery of macrobenthic assemblages and how the recovery process is influenced by environmental and biological processes operating at different spatial scales.

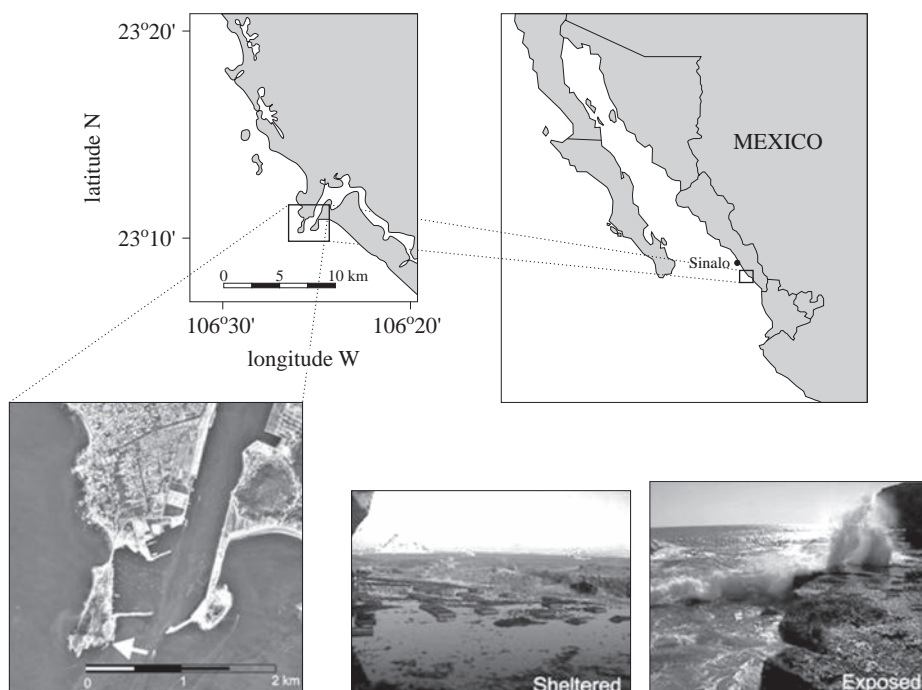
In this study we designed a field experiment to test the initial impact of sand burial on intertidal macrobenthic assemblages and their subsequent recovery at two sites on a rocky shore (Mazatlán Bay, Mexico). Both sites supported different natural assemblages and differed in wave exposure (see below). The hypotheses tested were that (1) the structure of assemblages, i.e., biomass, number and species composition and diversity, will vary as a consequence of the burial process, and that (2) the recovery process will differ between sites because of the variability in the physical and biological processes taking place at each site.

## 2. Material and methods

### 2.1. Study area

Mazatlán Bay is an open subtropical coastal embayment located on the southeast Gulf of California. The climate in the study area is warm and subhumid with wet summers and a mean annual rainfall of 800 mm (CNA 2004). In this area, we have observed that rocky intertidal ecosystems are seasonally influenced by sand deposition, partially generated by local variations in climate and fluctuations in wind-driven waves (Carballo 2006, Carballo et al. 2008). In summer, tropical waters from the south influence the bay, in contrast to sporadic wind-induced upwelling in winter. During the summer, rains coincide with the winds from the southwest (WSW) to produce a net sediment movement towards the open sea. During winter, however, most winds blow from the northwest, producing a net southward sediment movement that redistributes the sand, increasing deposition on rocky habitats (Peraza 1985). In some areas, sand deposition can produce a layer up to 60 cm thick that can remain for the whole season, i.e., 2–3 months. Local patterns of sediment deposition mostly vary on a scale of meters. For example, in Playa Norte over a distance of 10 m the sediment layer depth can vary between 16 and 50 cm (Yáñez, in preparation).

The study was done in the Cerro del Crestón (23°10'N; 106°25'W). The location selected for the study (Figure 1) is a gently sloping rocky shore ( $\sim 0 - 2^\circ$  incline), interrupted near the seaward margin by deeply cut surge channels that run perpendicular to the shoreline. The shore is exposed to direct wave action from all but the most westerly swells. Two sites 200 m apart and located on the same shore were chosen. Both

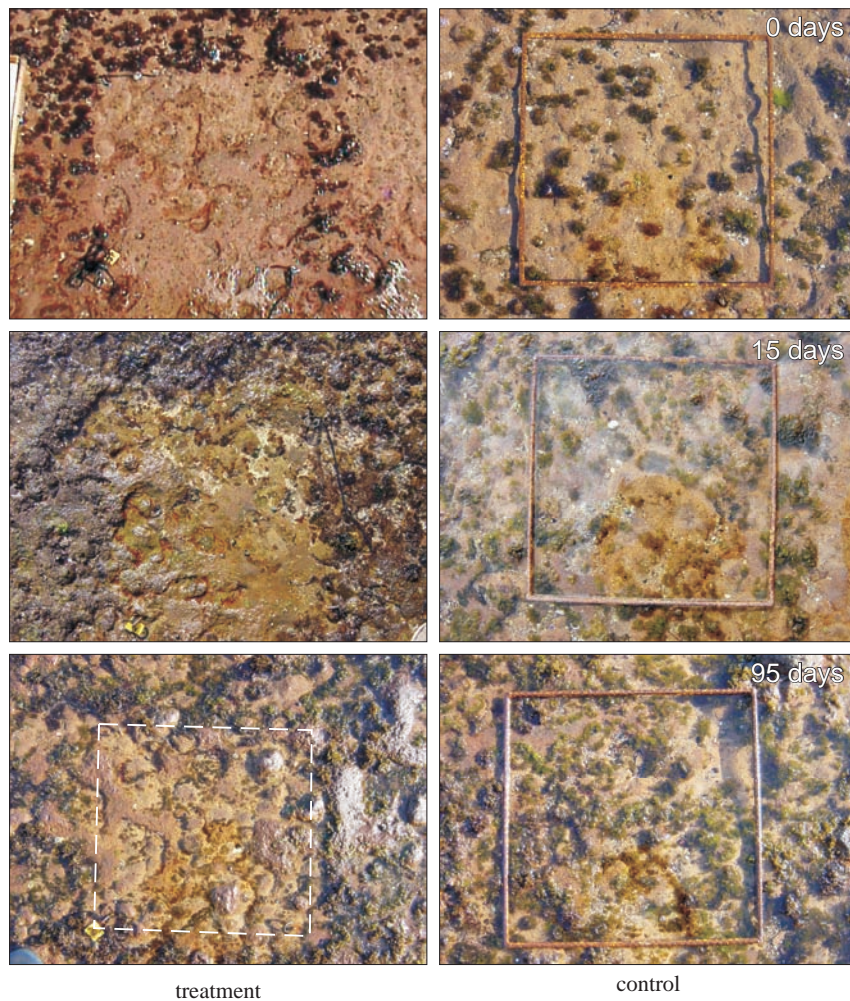


**Figure 1.** Location of the study area. The white arrow indicates the site locations

sites support different assemblages (see Results). Furthermore, both sites experience differences in wave exposure. Site 1 is located in a more sheltered position than Site 2 (hereafter referred to as the ‘sheltered’ and the ‘exposed’ site, respectively). Differences in wave action in this area were estimated using the plaster dissolution method (Gambi et al. 1989): two sets of four plaster spheres 5 cm in diameter were placed at each site during one week. The dissolution percentage was significantly higher for the exposed site than the sheltered one (ANOVA; site:  $F_{1,6} = 6.29$ ;  $P < 0.05$ ).

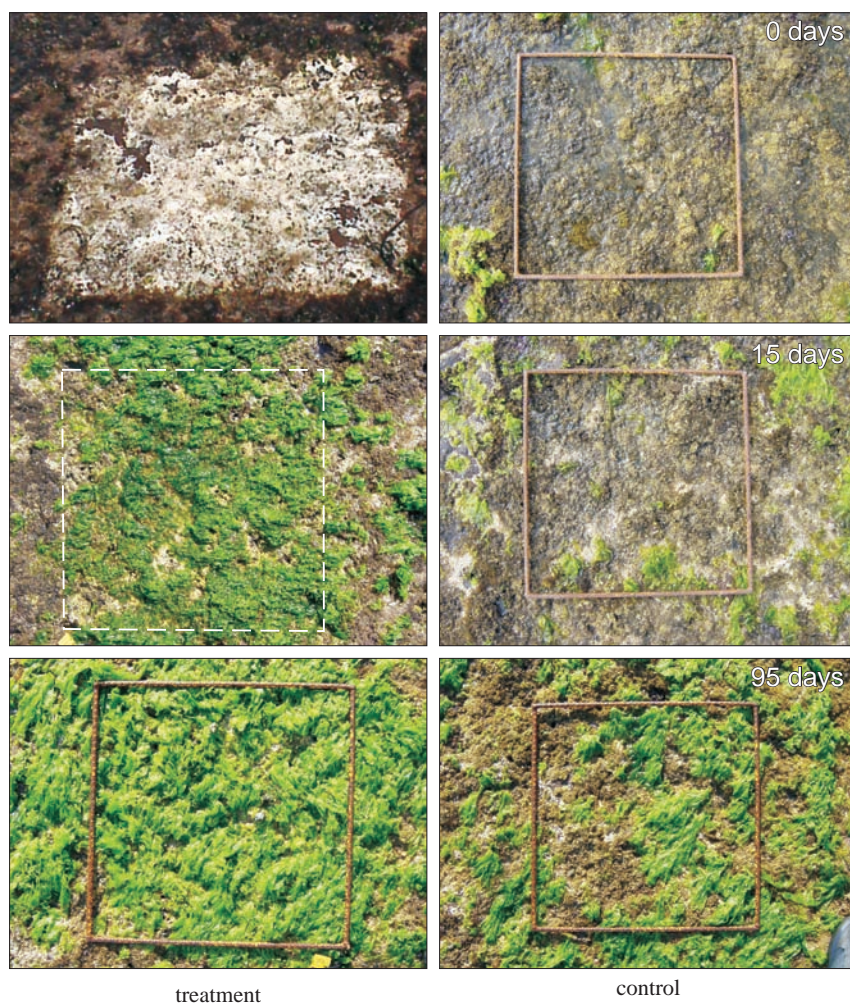
## 2.2. Experimental design

The aim of the experiment was to mimic a sedimentation event of moderate intensity when sediment is deposited on rocky shores in this area. A total of 80 experimental plots ( $50 \times 50$  cm) – 40 at each site – were established over two days (October 12–14, 2004). Treatments (20 sand addition plots) and controls (20 plots to which no sand was added), separated by at least 1.5 m, were randomly assigned and placed across the mid-water tidal level (Figures 2 and 3). All corners of both treatment and control plots were marked by stainless steel bolts drilled into the bedrock. To minimize edge effects, a band  $\sim 25$  cm wide along the margins of the treatment



**Figure 2.** Treatment and control plots after 0, 15 and 95 days at the sheltered site

plots was cleared. To retain the sediment in the treatment plots a square wooden frame (5 cm height) was attached to the rock with lag bolts and expanding lead anchors. Then, during the low-tide period, sediment was added to the treatment plots to produce a layer  $\sim 5$  cm thick and kept there for 20 days. This thickness of sand was maintained daily during the whole experiment in that the sand blown/washed away was replenished (the layer was always thicker than 4 cm). After this period, the wooden frame was removed and the remaining sediment was washed away by waves at the exposed site or remained partially in the plots (small patches of sediment less than 2 cm thick) at the sheltered site.



**Figure 3.** Treatment and control plots after 0, 15 and 95 days at the exposed site

Sediment was obtained from a nearby river. Particle size analysis of the material showed a similar composition and granulometry to the sand deposited naturally by waves and storms (fine sand 29.4% volume, medium sand 60.76% volume and coarse sand 10% volume).

Eight plots (4 treatment and 4 control) were randomly sampled on day 0, 7, 15, 45 and 95 following the deposition event. However, a storm washed away 5 treatment plots at the exposed site 20 days after the beginning of the experiment, so only 6 plots (3 treatment and 3 control) at the exposed site were sampled.



Because the wooden frame constituted a potential disturbance to macrofauna and might itself alter the assemblage, a procedural control was included: 3 frames similar to those used in the treatment plots but without sand were placed at each site. Because the wooden frame in the treatments was kept for 20 days, i.e., time 0, the effect of the wooden frame was tested by comparing assemblages in the procedural controls, controls and treatments on day 0, i.e., 20 days after the experiment had started. In addition, 4 plots of the same size were sampled at both sites before the beginning of the experiment in order to characterize the natural assemblages.

Sampling was destructive since it involved scraping the entire surface of each plot with a spatula. The samples were then taken to the laboratory. Seaweeds and invertebrates were examined under a stereomicroscope for sorting, drying and weighing. To estimate the biomass (g dry weight/0.25 m<sup>2</sup>), all organisms were oven-dried at 60°C to constant weight.

### 2.3. Data analysis

Because the natural assemblages and the number of replicates both differed between sites, all statistical analyses were done at each site separately. Biomass, together with the univariate indices H' diversity ( $\log_e$ ), J' evenness and number of species, were used to examine the structure of macrobenthic assemblages. Changes in these parameters were investigated using a 2-factor orthogonal analysis of variance. Treatments (2 levels) and Time (5 levels) were fixed and random factors, respectively. Prior to the analyses, homogeneity of variances was evaluated by using Cochran's test (Winer et al. 1991) and transformed when necessary. *A posteriori* multiple comparisons were done using SNK tests (Underwood 1997).

The structure of the assemblages was also analyzed using multivariate techniques. Changes in macrofaunal assemblages were assessed by 2-factor orthogonal non-parametric analysis, PERMANOVA (formerly NP-MANOVA; Anderson 2001), with *a posteriori* multiple comparisons, based on Bray-Curtis (dis)similarity measures calculated from square-root transformed data. A dendrogram (unweighted pair-group method algorithm) and non-metric multi-dimensional scaling (nMDS) were also used to plot the rank-order differences among treatments following square-root transformation of data. This reduced the effects of abundant species relative to rare species and thus minimized the possibility that significant differences among sites/time, etc., would be due simply to the chance abundance of highly variable species (Field et al. 1982, Underwood & Chapman 1998). The Kruskal stress coefficient was used to assess the adequacy of the ordination obtained by the nMDS (Clarke 1993). Taxa contributing most to

the dissimilarity/similarity among/within treatments were identified using SIMPER analysis (Clarke 1993).

### 3. Results

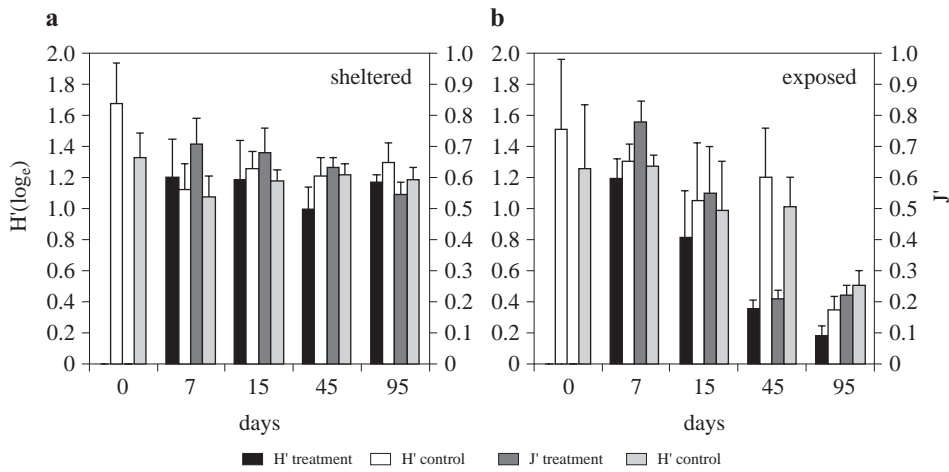
#### 3.1. Natural assemblages

The natural assemblages differed between the sheltered and exposed sites ( $F = 11.61$ ,  $P = 0.006$ ). The differences were due mainly to 4 seaweeds (*Gymnogongrus leptophyllus* J. Agardh, 1876, *Amphiroa valonioides*, *Gelidium sclerophyllum* Taylor, W. R. 1945, and *Ulva lactuca*), and 4 invertebrate species, the molluscs *Cerithium menkei* Carpenter, 1857, *Nerita funiculata* Menke, 1851 and *Thais (Stramonita) biserialis* Blainville, 1832, and the sea urchin *Echinometra vanbrunti* Agassiz, 1863, which explained 82% of the dissimilarity between sites. *G. leptophyllus*, *G. sclerophyllum*, *C. menkei* and *N. funiculata* were the most abundant at the sheltered site, whereas *A. valonioides*, *U. lactuca*, *E. vanbrunti* and *T. (S.) biserialis* were the most abundant at the exposed site. Herbivores such as *Littorina aspera* Philippi, 1846 and Acmaeidae sp. were present at both sites, and predators such as *Pachygrapsus transversus* Gibbes, 1850 and *Acantholobulus mirafloresensis* Abele & Kim, 1989 were common at both sites, though slightly more abundant at the exposed site. Mussels (*Modiolus* sp.) were quite abundant at both sites but did not monopolize space.

#### 3.2. Diversity and structure patterns of macrobenthic assemblages

##### 3.2.1. Univariate indices, species composition and biomass

Diversity fluctuated greatly in the treatments (0–1.20 at the sheltered site and 0–1.19 at the exposed site), but also in the controls (1.12–1.67 at the sheltered site and 0.35–1.51 at the exposed site) over time (Figures 4a,b). At the sheltered site, diversity remained similar from day 7 onwards, whereas at the exposed site diversity decreased steadily over time (Figures 4a,b). In addition, at the sheltered site, diversity in the controls did not differ significantly from the treatments except for day 0 (i.e., a significant Treatment  $\times$  Time interaction;  $F_{4,30} = 40.59$ ,  $P < 0.001$ ; Figure 4a), whereas at the exposed site diversity was consistently lower in the treatments than in the controls during the entire study ( $F_{4,20} = 18.34$ ,  $P < 0.001$ ; Figure 4b). There were significant linear relationships between  $H'$  vs.  $J'$  for exposed ( $y = 0.3757x + 0.0422$ ;  $R^2 = 0.951$ ;  $P < 0.01$ ) and sheltered sites ( $y = 0.3852x - 0.0001$ ,  $R^2 = 0.8837$ ;  $P < 0.01$ ), but no significant correlation was found between diversity and number of species. This suggests that most changes in the assemblages were due to variation in evenness, rather

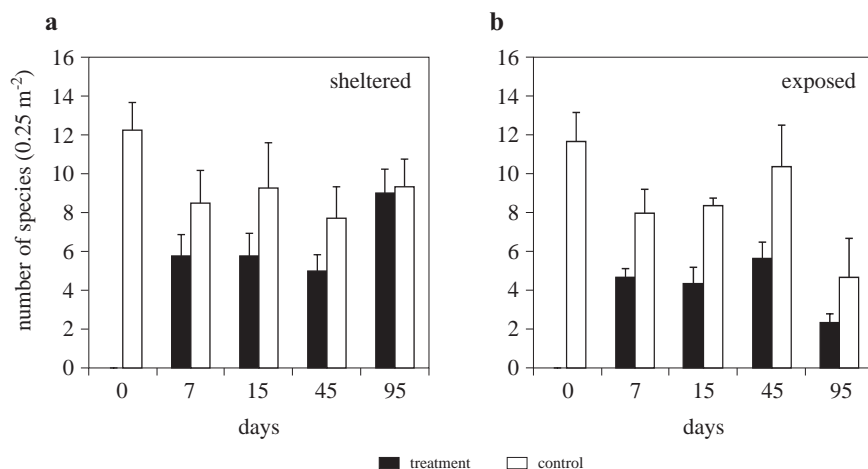


**Figure 4.** Mean variation ( $\pm$ SE) of diversity ( $H'$ ) and evenness ( $J'$ ) in treatment and control plots over time: sheltered site ( $n=4$ ) (a); exposed site ( $n=3$ ) (b)

than variation in the number of species. However, loss and substitution of species also occurred. For example, at the sheltered site, species such as *Chaetomorpha antennina* disappeared by day 15 and *Amphiroa valonioides* and *Ulva lactuca* appeared by the end of the experiment, i.e., by day 95. At the exposed site species such as *Echinometra vanbrunti* disappeared by day 7 and *Isognomon janus* Carpenter, 1857, *Acantholobulus mirafloresensis* and *Nereidae* sp. disappeared by day 95.

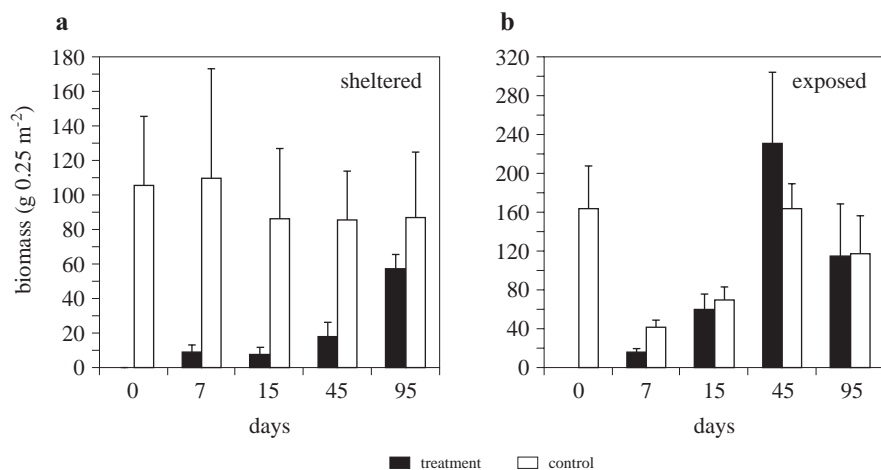
At the sheltered site, the number of species differed between treatments and controls, but this response was not constant over time (i.e., a significant Treatment  $\times$  Time interaction;  $F_{4,30} = 6.24$ ,  $P < 0.001$ ). In fact, controls and treatments only differed significantly at time 0, and after this time there were no significant differences between controls and treatments (Controls = Treatments, SNK tests  $P > 0.05$ ; Figure 5a). The composition of species differed between treatments and controls. For example, species such as *Enteromorpha* sp. (Link) Nees, 1820, *Grateloupia filicina* (J. V. Lamouroux) C. Agardh, 1822, *Chiton articulatus* Sowerby, 1832, *Isognomon janus*, *Stenoplax sonorana* Berry, 1956, *Acantholobulus mirafloresensis* and *Pachygrapsus transversus* only appeared in the controls. No species was exclusive to the treatment plots at this site.

At the exposed site, the number of species differed significantly between treatments and controls at all sampling times except for day 95 (i.e., a significant Treatment  $\times$  Time interaction;  $F_{4,20} = 9.02$ ,  $P < 0.001$ ; Figure 5b). SIMPER analysis revealed that the species responsible for these differences were three species of seaweeds and one invertebrate (*Ulva lactuca*,



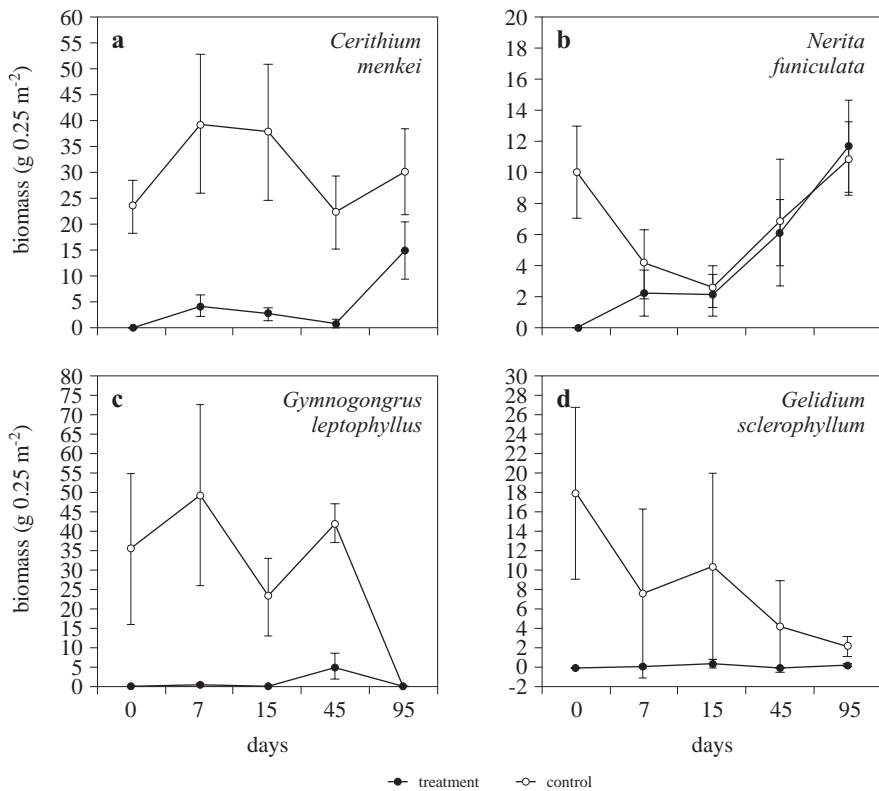
**Figure 5.** Total number ( $\pm$ SE) of species in treatment and control plots over time: sheltered site ( $n = 4$ ) (a); exposed site ( $n = 3$ ) (b)

*Amphiroa valonioides*, *Gelidium sclerophyllum* and *Thais (Stramonita) biserialis*). At the exposed site, there were also differences in the composition of species between treatments and controls at all sampling times. For example, the seaweeds *G. sclerophyllum*, *Grateloupia abbreviata* Kylin, 1941 and *Gymnogongrus leptophyllus* only appeared in the control plots, whereas the seaweed *Enteromorpha* sp., the mollusc *Nerita funiculata* and the sea urchin *Echinometra vanbrunti* only appeared in the treatment plots.



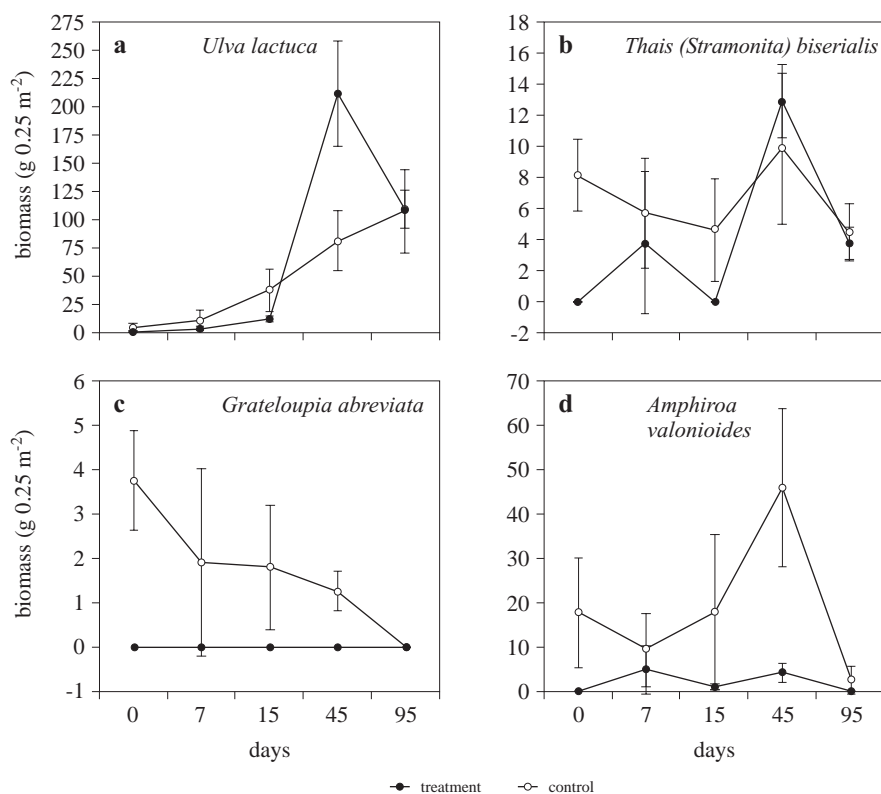
**Figure 6.** Total biomass ( $\pm$ SE) in treatment and control plots over time: sheltered site ( $n = 4$ ) (a); exposed site ( $n = 3$ ) (b)

At the sheltered site, total biomass in the controls was significantly greater than in treatments for all sampling times except day 95 (i.e., significant interaction Treatment  $\times$  Time;  $F_{4,30} = 27.67$ ,  $P < 0.001$ ; SNK tests,  $P < 0.05$ ; Figure 6a). Total biomass in the controls decreased slightly by day 15, and this trend lasted until the end of the experiment. In contrast, total biomass in the treatments increased steadily over time. Several invertebrate species such as *Cerithium menkei*, *Nerita funiculata*, Acmaeidae sp. and *Cerithium* sp. were responsible for the increase in biomass in the treatments. The biomass of these species in the treatments increased to reach values similar to those observed in the controls (illustrated by *C. menkei* and *N. funiculata*; Figures 7a,b). In contrast, the biomasses of the most abundant seaweed species, i.e., *Gelidium sclerophyllum* and *Gymnogongrus leptophyllus*, were always lower in the treatments than the controls, except for day 95 when they were similar (i.e.,  $< 1$  g per  $0.25$  m<sup>2</sup>, Figures 7c,d).



**Figure 7.** Mean biomass ( $\pm$  SE;  $n = 4$ ) of *Cerithium menkei* (a), *Nerita funiculata* (b), *Gymnogongrus leptophyllus* (c) and *Gelidium sclerophyllum* (d) in the treatment and control plots at the sheltered site over the 95 days

At the exposed site, total biomass in the treatments and controls differed significantly at the first two sampling times, i.e., 0 and 7 days (i.e., significant Treatment  $\times$  Time interaction;  $F_{4,20} = 17.59$ ,  $P < 0.001$ ; Figure 6b). By day 15 the biomass in the treatments had recovered to reach values similar to those in the controls (SNK tests;  $P > 0.05$ ). The seaweed *Ulva lactuca* was the species responsible for this increase of biomass in the treatments. The biomass of this species showed a complex pattern in the treatments which differed from that shown in the controls. In the treatments, the biomass of *U. lactuca* increased steadily during the first 15 days, then steeply until day 45, after which it decreased. However, biomass in the controls increased linearly over time (Figure 8a). Apart from *U. lactuca*, *Chaetomorpha antennina* and *Thais (Stramonita) biserialis*, which showed a higher biomass in the treatments than the controls on day 45 (illustrated by *U. lactuca* and *T. (S.) biserialis* in Figures 8a,b), the other abundant species displayed a lower biomass in the treatments than the



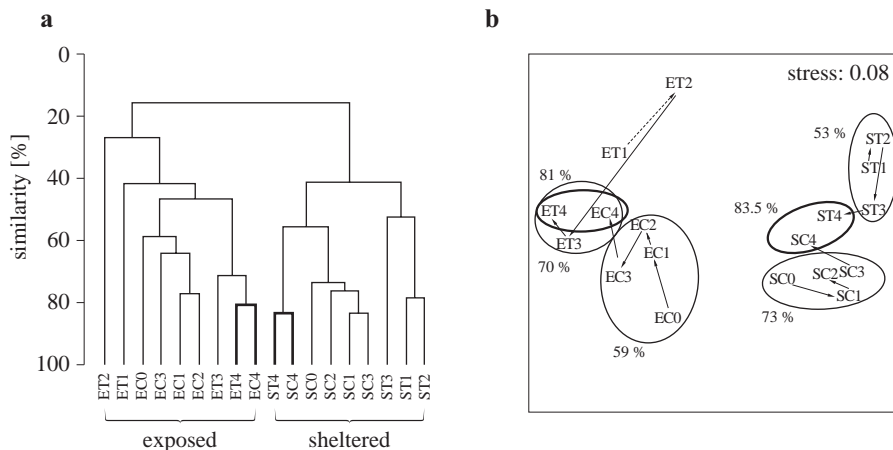
**Figure 8.** Mean biomass ( $\pm$  SE;  $n = 3$ ) of *Ulva lactuca* (a), *Thais (Stramonita) biserialis* (b), *Grateloupia abbreviata* (c) and *Amphiroa valonioides* (d) in the treatment and control plots at the exposed site over the 95 days

controls during the whole experiment (illustrated by *Grateloupia abbreviata* and *Amphiroa valonioides* in Figures 8c,d).

### 3.2.2. Multivariate analysis

The wooden frame had no effect on assemblage structure (PERMANOVA comparing assemblages in procedural control, control and treatment plots  $F=4.55$ ,  $P=0.019$  at the sheltered site:  $F=2.76$ ,  $P=0.03$  at the exposed site). Procedural control was similar to the control and differed from the treatment at both sites (SNK tests,  $P<0.05$ ; procedural control = control  $\neq$  treatment).

The assemblages in the controls differed from those in the treatments at both sheltered and exposed sites, but these differences varied over time (i.e., significant Treatment  $\times$  Time interactions;  $F_{4,30}=2.45$ ,  $P<0.001$  at the sheltered site;  $F_{4,20}=2.44$ ,  $P<0.001$  at the exposed site). Post hoc comparisons showed that the assemblages in the controls differed from those in the treatments until day 95 at both sites. These results were confirmed by the classification (Figure 9a) and nMDS (Figure 9b) analyses; these also differentiated clearly between the exposed and sheltered sites, and between the controls and treatments at each site. Ordination along the



**Figure 9.** Dendrogram of group-average clustering of Bray-Curtis similarities (a); the thicker lines in the dendrogram show the assemblages of Control and Treatment at time 4. nMDS showing changes in assemblage structure in the two different treatments over time at the sheltered and exposed sites (b). (S) sheltered site, (E) exposed site, (T) treatment, (C) control; (0) after 0 days, (1) after 7 days, (2) after 15 days, (3) after 45 days, (4) after 95 days. Each point represents the average of the 3 or 4 replicates at each site. The lines in the nMDS plot indicate the degree of seriation by linking successive points over time from 0 to 95 days. Clusters from the dendrogram and similarity levels have been superimposed

horizontal axis clearly separated the exposed from the sheltered site. The ordination along the vertical axis showed the effect of burial by sand. At the sheltered site (nMDS plot, to the right), the assemblages in the treatment and control plots were different until day 45, after which the assemblages in the treatment started to resemble those of the control (see ST3 near controls). However, recovery was not complete until day 95, when the control (SC4) was similar to the treatment (ST4, 83.5% similarity). The same applies to the exposed site.

Another striking result was that the experimental burial clearly interrupted the successional sequence, although the interruption was more in evidence in the treatments from the exposed site (i.e., a distinct divergence in the ordination space between ET2 and ET3, Figure 9b).

## 4. Discussion

### 4.1. Initial effects of sand burial on macrobenthic assemblages

No differences in the initial tolerance of resident macrobenthic species to the sedimentation event were detected between the two sites, with a catastrophic loss of all species taking place at both sites after 20 days inundation by sediment. Thus, the main effect of sand deposition was mortality and removal of biota due to smothering. Duration of burial has been regarded as one of the most important factors determining the responses of rocky coast assemblages to stress by sediments (e.g., Airolidi & Virgilio 1998, Airolidi 2003). In this study, the duration of burial (20 days) severely affected assemblages at both sites.

### 4.2. Recovery process

Recovery patterns are dependent on the spatial scale of the disturbance and can involve different types of colonists, larval stages, post-settled juveniles and adults (Norkko et al. 2001). Recovery of macrobenthic invertebrates following sand deposition events can occur through passive and active migration from surrounding undisturbed areas or through larval colonization. In the case of seaweeds, vegetative growth or propagules supplied from nearby areas are probably the main mechanisms of colonization. Moreover, different models suggest that vegetative growth may be the major mechanism of seaweed colonization of small, disturbed areas (Airolidi 1998, 2000). According to these models, small clearings should exhibit fast rates of recovery because of their closeness to undisturbed thalli and their greater perimeter/area ratio. In the case of benthic invertebrates, different conceptual models dictate that larval stages will dominate following a large-scale disturbance, whereas post-larval stages play



a more important role when the scale of a disturbance is small (Günther 1992). In this study, recovery was rapid and assemblages at both sites had recovered by day 95. This fast recovery may be in part a result of the mechanism by which small, disturbed patches are recolonized. Most of the invertebrates colonized the patches as adults, and several seaweeds exhibited vegetative growth as an important mechanism of colonization (e.g., *Ulva lactuca*, *Amphiroa valonioides* and *Chaetomorpha antennina*) (pers. obs.). The ability of seaweeds to recover from disturbance through regrowth of previously damaged tissue was considered unimportant, since disturbance denuded patches completely.

The recovery process differed between the sheltered and the exposed site, and it also depended on the composition and structure of the natural assemblages at each site (see Foster et al. 2003). According to the resident assemblages and their location, there may be different pathways to recover from a disturbance (for review, see Schiel 2004). The number of species recovered quickly at the sheltered site (by day 7) but much more slowly at the exposed site (by day 95). In contrast, biomass at the sheltered site reached the control level by day 45, whereas at the exposed site it had reached that level already by day 15. Nevertheless, it is important to highlight that recovery of diversity and biomass at both sites was due to the recovery of invertebrate assemblages rather than of seaweed assemblages. Obviously, the responses of invertebrates and seaweeds to disturbance are very different (see Turner 1985, Menge & Sutherland 1987).

The dominant invertebrate species (e.g., *N. funiculata*, *C. menkei*, *T. (S.) biserialis*, etc.) are highly mobile: they colonized disturbed patches quite quickly. Individual growth rate, mobility and dispersal of species are very important factors influencing macrobenthic succession and recovery (e.g., Menge & Sutherland 1987, Olabarria 2002). Invertebrate species with different modes of life will have different potentials to be moved by waves, and thus a combination of behavior and resistance to transport by waves may result in species-dependent differences in colonization. In this study, most of the invertebrates colonized disturbed patches as adults (personal observations), and their responses to stress were probably more closely related to body size and mobility (see Menge & Sutherland 1987).

Seaweed biomass did not reach control levels until the end of the experiment, i.e., 95 days (apart from *Ulva lactuca*; Figure 8a), by which time the biomass of natural seaweed populations had fallen dramatically, i.e., <1 g per 0.25 m<sup>2</sup>. This drop in biomass in natural assemblages may have been related to the life history of seaweed species rather than to any type of disturbance (Table 1). In fact, the winter die-off of algae on tropical shores has already been documented and occurs over a relatively

**Table 1.** General distribution/habitat and some life-history traits of the main species. S: sheltered site; E: exposed site

Species	Site	Distribution/Habitat	Life-history traits
<i>Amphiroa valonioides</i> Yendo 1902	S/E	Tropical and subtropical waters <sup>6, 20</sup> ; inhabits the exposed rocky intertidal <sup>12</sup> .	In some localities this species has been reported present during the whole year <sup>1</sup> . Reproduction is by means of cystocarps <sup>12</sup> or bisporangia <sup>1</sup> .
<i>Chaetomorpha antennina</i> (Borgensen) Kutzing 1849	S/E	Tropical waters <sup>20</sup> ; inhabits the exposed rocky intertidal <sup>12</sup> . Some species of this genus are dominant in areas routinely buried by sand <sup>18</sup> .	The species of this genus reproduce vegetatively by fragmentation and sexually by means of biflagellated gametes <sup>8, 13</sup> . Reproduction by fragmentation allows them to rapidly repopulate a space following mortality due to burial <sup>18</sup> .
<i>Enteromorpha</i> sp. (Link) Nees 1820	S/E	This genus is cosmopolitan, with species in all oceans and estuaries of the world as well as in freshwater habitats <sup>13</sup> . Attached to a solid substrate, or forms tangled mats on mud and sand flats <sup>13</sup> . Some species of this genus are dominant in areas routinely buried by sand <sup>18</sup> ; they have been ranked from sensitive to tolerant to sediments <sup>7, 18, 2</sup> and can also trap sediments <sup>2</sup> .	The species of this genus reproduce vegetatively by fragmentation or by the growth of new upright thalli from basal cells and/or persistent holdfasts. Life history typically an alternation of isomorphic, unisexual haploid gametophytes and diploid sporophytes <sup>8, 13</sup> . Reproduction by fragmentation allows them to rapidly repopulate a space following mortality due to burial <sup>18</sup> .
<i>Gelidium sclerophyllum</i> Taylor W. R. 1945	S/E	Tropical and subtropical waters <sup>12, 24, 9</sup> ; inhabits the exposed rocky intertidal <sup>12</sup> . Some species of this genus have been ranked from sensitive to tolerant to sediments and can also trap sediments <sup>2</sup> .	The species of this genus reproduce vegetatively by fragmentation <sup>21</sup> or by cystocarps or tetraspores <sup>13</sup> .
<i>Grateloupia abbreviata</i> Yilin 1941	E	Tropical <sup>12</sup> ; inhabits the exposed rocky intertidal <sup>12, 24</sup> .	Reproduction by means of cystocarps or tetraspores <sup>1</sup> .

Table 1. (continued)

Species	Site	Distribution/Habitat	Life-history traits
<i>Grateloupia filicina</i> (J. V. Lamouroux) C. Agardh 1822	S/E	Tropical <sup>12,20</sup> ; inhabits the exposed rocky intertidal <sup>12</sup> .	In some places this species has been reported present during the whole year <sup>1</sup> . Reproduction by means of cystocarps or tetraspores during winter <sup>1</sup> .
<i>Gymnogongrus leptophyllus</i> J. Agardh 1876	S/E	Subtropical to cool waters; commonly found as a perennial on rocks associated with sand <sup>10</sup> . Some species of this genus can survive sediment burial for over 6 months <sup>2</sup> .	Perennial species <sup>10</sup> . Reproduction by means of cystocarps or tetraspores <sup>13,10</sup> .
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus 1753	S/E	This species can be considered cosmopolitan; inhabits intertidal and subtidal waters, free or attached to diverse substrates <sup>24</sup> . Some species of this genus are dominant in areas routinely buried by sand <sup>7</sup> ; they have been ranked from sensitive to tolerant to sediments <sup>18</sup> and can also trap sediments <sup>2</sup> .	This species reproduces vegetatively by fragmentation or by the growth of new upright thalli from basal cells and/or persistent holdfasts. Life history typically an alternation of isomorphic, unisexual haploid gametophytes and diploid sporophytes <sup>13</sup> . Reproduction by fragmentation allows also them to rapidly repopulate a space following mortality due to burial <sup>7,18</sup> .
<i>Cerithium menkei</i> Carpenter 1857	S/E	Tropical and subtropical waters; inhabits sand pockets between rocks in the middle and low intertidal zones <sup>4</sup> .	Sexual reproduction. Larval stages are free-swimming <sup>16</sup> . Species of this genus are generalized herbivores, browsing on small algae <sup>4</sup> .
<i>Cerithium</i> sp. Bruguère 1789	S	Species of this genus are distributed in tropical and subtropical waters; they inhabit sand pockets between rocks in the middle and low intertidal zones <sup>4</sup> .	Sexual reproduction. Larval stages are free-swimming <sup>16</sup> . Species of this genus are generalized herbivores, browsing on small algae <sup>4</sup> .
<i>Columbella</i> sp. Lamarck 1799	S	Species of this genus are distributed in tropical and subtropical waters; they live under or between rocks and in tide-	Sexual reproduction. In some species the females have the ability to ingest spermatozoa within their pericardial cavity. The egg capsules are small and usually attached

Table 1. (continued)

Species	Site	Distribution/Habitat	Life-history traits
		pools in the middle and low intertidal zones <sup>4</sup> .	to seaweeds. The veliger larva can be free-swimming or suppressed. Species of this genus are generalized herbivores <sup>4</sup> .
<i>Littorina aspera</i> Philippi 1846	S/E	Tropical and subtropical waters; inhabits rocky intertidal and supralittoral <sup>4</sup> .	Sexual reproduction. Larval stages are free-swimming <sup>16</sup> . Species of this genus are generalized herbivores <sup>4</sup> . Species of this genus can prevent the accumulation of sediments <sup>3</sup> .
<i>Nerita funiculata</i> Menke 1851	S/E	Tropical and subtropical waters; inhabits the exposed rocky intertidal <sup>17</sup> .	Sexual reproduction. This species has a veliger larva. Herbivorous; feeds mainly on crustose algae <sup>17</sup> .
<i>Thais (Stramonita) biserialis</i> Blainville 1832	S/E	Tropical and subtropical waters; inhabits the rocky intertidal <sup>4, 15</sup> .	Sexual reproduction. The species of this genus deposit attractive and sometimes intricate egg capsules on and under rocks. In many species the free-swimming veliger is suppressed and development occurs entirely within the egg capsule. These larvae then metamorphose into juvenile snails which hatch out of the capsule. The species of this genus are carnivorous, feeding on other molluscs, barnacles and mussels <sup>4</sup> .
Acmaeidae	S/E	The species of this family are distributed in tropical and subtropical waters. They inhabit rocks, seaweeds or the shells of other molluscs in the intertidal zone <sup>4</sup> .	Sexual reproduction. This family has a free-swimming trochophore larva. Species of this family are generalized herbivores. They scrape off algae with their radula <sup>4</sup> .
Fissurellidae	S/E	The species of this family are distributed in tropical and subtropical waters. They inhabit rocks, seaweeds or other mollusc shells in the intertidal zone <sup>4</sup> .	Sexual reproduction. This family has free-swimming veliger and trochophore larvae. Species of this family are generalized herbivores. They scrape off algae with their radula <sup>4</sup> .

**Table 1.** (*continued*)

Species	Site	Distribution/Habitat	Life-history traits
<i>Isognomon janus</i> Carpenter 1857	S/E	Tropical and subtropical waters; inhabits tidal flats and mud-rock intertidal regions and offshore in very shallow water <sup>4</sup> .	Sexual reproduction. The species of this genus have free-swimming veliger larvae <sup>16</sup> . They are sessile filter feeders <sup>19</sup> .
<i>Modiolus</i> sp. Lamarck 1799	S/E	Species of this genus are distributed in subtropical to cool waters. They live in the intertidal zone, on rocks or half-buried in the mud <sup>4</sup> .	Sexual reproduction. The species of this genus have free-swimming larvae <sup>11</sup> . They are sessile filter feeders, and tend to aggregate in large masses <sup>4</sup> .
<i>Chiton articulatus</i> Sowerby 1832	S	Tropical and subtropical waters; inhabits rock surfaces and crevices in the exposed intertidal <sup>15</sup> .	Sexual reproduction <sup>4</sup> . This species has a free-swimming trochophore larva <sup>16</sup> . Herbivorous; feeds on crustose filamentous algae and diatoms <sup>14</sup> .
<i>Stenoplax sonorana</i> Berry 1956	S	Subtropical waters; lives in the rocky intertidal or under rocks <sup>4, 15</sup> .	Sexual reproduction <sup>4</sup> . This species has a free-swimming trochophore larva <sup>16</sup> . Herbivorous <sup>4</sup> .
<i>Acantholobulus mirafloresensis</i> Abele & Kim 1989	S/E	Common in tropical and temperate waters. Inhabits coastal lagoons (mangrove prop roots and hard substrata, including bivalves) or the rocky intertidal <sup>23</sup> .	Sexual reproduction; this species has a free-swimming zoea larva <sup>23</sup> and breeds all the year round <sup>22</sup> .
<i>Pachygrapsus transversus</i> Gibbes 1850	S/E	Tropical and subtropical waters; inhabits mainly rocky shores and the roots of mangroves. It is also found on coral outcrops, sandy beaches, and even clinging to floating clumps of Sargassum <sup>4</sup> .	Sexual reproduction; this species has a free-swimming zoea larva <sup>4, 23</sup> and is primarily herbivorous <sup>4</sup> .

**Table 1.** (*continued*)

Species	Site	Distribution/Habitat	Life-history traits
<i>Clibanarius albidigitus</i> Nobili 1901	S	Tropical and subtropical waters; inhabits the rocky intertidal, but may also be found on sandy beaches with rocky outcrops <sup>4</sup> .	Sexual reproduction; this species has a free-swimming zoea larva <sup>23</sup> . It clusters in groups under boulders at low and high tide. During the ebb- and flood-tide, individuals disperse onto substrate surfaces to scavenge and filter feed <sup>4</sup> .
Amphinomidae	S/E	Species of this family are distributed in tropical and subtropical waters. They live under boulders and buried in sand in the intertidal and subtidal zone <sup>4</sup> .	Some species of this family reproduce sexually and asexually during summer. Some species are highly gregarious and slow-moving. They feed on soft-bodied animals, plant matter and sediments <sup>4</sup> .
Nereidae	S/E	Species of this family are distributed in tropical, subtropical and temperate waters. They inhabit rocky crevices, algae, sandflats, and are also associated with other animals, in the intertidal and subtidal zones <sup>4</sup> .	Members of this family undergo a remarkable morphological change with sexual development. The end result is a heteronereid that is well adapted for swimming. The heteronereid usually dies after spawning on the surface of the water. They can be carnivorous, herbivorous or omnivorous; they can also feed on detritus and particulate matter <sup>4</sup> .
<i>Haliclona</i> sp. Grant 1836	S/E	Species of this genus are cosmopolitan, inhabiting the rocky low intertidal and subtidal areas, especially where the water is clean and devoid of excessive silt <sup>4</sup> .	Species of this genus can reproduce sexually, or asexually by fragmentation. They are sessile filter feeders <sup>4, 5</sup> .
<i>Echinometra vanbrunti</i> Agassiz 1863	E	Tropical and subtropical waters; occurs in the lower mid intertidal zone. Prefers crevices and cavities in rocks	Sexual reproduction; it has a free-swimming larva ( <i>Echinopluteus</i> ) <sup>23</sup> . Herbivorous; feeds on macroalgae <sup>4</sup> .

**Table 1.** (*continued*)

Species	Site	Distribution/Habitat	Life-history traits
		and reefs. Occasionally found on exposed rock surfaces where the surf is calm. It can be found singly or in aggregations <sup>4</sup> .	
<sup>1</sup> Aguilar-Rosas et al. (2000)		<sup>9</sup> Dawson, 1953	<sup>17</sup> Levings & Garrity (1983)
<sup>2</sup> Aioldi (2003)		<sup>10</sup> DeCew & West (1981)	<sup>18</sup> Littler et al. (1983)
<sup>3</sup> Bertness (1984)		<sup>11</sup> Farfan et al. (1998)	<sup>19</sup> Ringwood (1991)
<sup>4</sup> Brusca (1980)		<sup>12</sup> Galindo-Villegas et al. (1997)	<sup>20</sup> Riosmena-Rodríguez & Paul-Chávez (1997)
<sup>5</sup> Brusca & Brusca (2003)		<sup>13</sup> Guiry et al. (2007)	<sup>21</sup> Rodríguez (1996)
<sup>6</sup> Casas-Valdez et al. (2000)		<sup>14</sup> Holguin-Quiñones & Morfin (2002)	<sup>22</sup> Salgado-Barragán & Hendrickx (2002)
<sup>7</sup> Daly & Mathieson (1977)		<sup>15</sup> Keen (1971)	<sup>23</sup> Salgado-Barragán & Ruiz-Guerrero (2005)
<sup>8</sup> Dawson (1944)		<sup>16</sup> Levin & Bridges (1995)	<sup>24</sup> Taylor (1945)

short period of time (Hutchinson & Williams 2003). The low biomass of seaweed species such as *G. sclerophyllum* and *G. leptophyllum* in the treatments may have been related to the negative influence of sediment deposition on spore settlement and recruitment (see Renaud et al. 1996). The responses of colonizing seaweeds to sediment accumulation could also have been complicated by a potential variation in their rates of growth related to the time of year when colonization started (Airoldi & Cinelli 1997, Airoldi & Virgilio 1998, Hutchinson & Williams 2003).

### 4.3. Looking for differences between sites

Differences in wave exposure may have caused variation in the supply of colonists and given rise to different patterns of recovery between the exposed and sheltered sites, located only a few meters apart (Sousa 1979, Underwood & Jernakoff 1984, Petraitis et al. 1989, Kendrick 1991, Menge 1991, Kaehler & Williams 1997, Minchinton 1997, Hunt & Scheibling 1998, Williams et al. 2000, Hutchinson & Williams 2003).

Other site-dependent factors, such as gradients in the intensity of biological processes like predation and/or grazing, are likely to have had an effect on recovery at both sites (see Littler et al. 1983, Sousa 1984, Engledow & Bolton 1994, Hutchinson & Williams 2003, Prathep et al. 2003). In this context, an interesting model needs to be looked at: it is the one proposed by Palmer et al. (1996), in which the local biological interactions (predation/grazing and competition) that structure marine communities are influenced by regional dispersal. The differences in the recovery process between the two sites could be related to dispersal as a factor driving local population and assemblage dynamics (see Palmer et al. 1996). The exposed site is a system experiencing higher levels of disturbance (e.g., wave impacts) than the sheltered site. At the exposed site, the assemblage structure will be highly variable, have a high turnover rate, and will be determined largely by the 'lottery' effects of arrival and establishment of species. In contrast, the sheltered site experiences lower levels of disturbance, i.e., wave exposure, which permits local interactions such as predation or competition to play a more substantial role. In fact, recovery at the sheltered site was gradual, i.e., a linear increase in biomass and number of species over time. In contrast, this process at the exposed site exhibited stochastic fluctuations (see Figures 5b, 6b). The most dominant feature of recovery at this latter site was the rapid colonization of the treatment plots by the seaweed *Ulva lactuca*. This species was also the one dominant in the natural assemblages at the exposed site and monopolized space, contributing greatly to the recovery process in terms of biomass. But with its high capacity for rapid recruitment, growth, and reproduction



(Cruz-Ayala et al. 2001), this ephemeral and opportunistic species has been shown to inhibit colonization by other seaweed species (Sousa 1979); it was probably responsible for the low number of species and biomass at the exposed site throughout the recovery process. In the inhibition model, species arriving later cannot recruit and mature in the presence of earlier colonists (*U. lactuca*) until a physical and/or biological disturbance occurs.

This field experiment showed that sediment burial affected the structure of benthic assemblages (number of species, species composition and biomass) at both sites. Although the assemblages had recovered by day 95, the recovery process was site-dependent and varied at a small spatial scale. The data suggest that differences in wave exposure may have played an important role in determining the different patterns of recovery at the sheltered and exposed sites. This conclusion has to be treated with caution, however, since we would need to replicate the experiment at several exposed and sheltered sites to see whether or not wave exposure or yet other factors affecting different shores influence the recovery process. In the meantime, however, this study can be used as a working hypothesis in future studies that seek to assess the importance of community-structuring mechanisms following a natural disturbance such as sand burial.

## Acknowledgements

The authors wish to thank Ms C. Ramírez Jáuregui for her generous help with the literature, and all members of the Benthic Ecology Laboratory and J. Toto Fiscal (ICML-UNAM, Mazatlán) for their assistance with the field work.

## References

- Aguilar-Rosas L. E., Aguilar-Rosas R., Mendoza-González A. C., Mateo-Cid L. E., 2000, *Marine algae from the Northeast Coast of Baja California, México*, Bot. Mar., 43 (2), 127–139.
- Airoldi L., 1998, *Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf*, Ecology, 79 (8), 2759–2770.
- Airoldi L., 2000, *Responses of algae with different life histories to temporal and spatial variability of disturbance in subtidal reefs*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 195, 81–92.
- Airoldi L., 2003, *The effects of sedimentation on rocky coast assemblages*, Oceanogr. Mar. Biol., 41, 161–236.
- Airoldi L., Cinelli F., 1997, *Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a Mediterranean rocky shore*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 215 (2), 269–288.

- Airoldi L., Fabiano M., Cinelli F., 1996, *Sediment deposition and movement over a turf assemblage in a shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 133, 241–251.
- Airoldi L., Virgilio M., 1998, *Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 165, 271–282.
- Anderson F. E., Meyer L. M., 1986, *The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change in particulate matter quantity, texture and food quality*, Estuar. Coast. Shelf Sci., 22 (1), 19–29.
- Anderson M. J., 2001, *A new method for non-parametric multivariate analysis of variance*, Aust. J. Ecol., 26 (1), 32–46.
- Bertness M. D., 1984, *Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail*, Ecology, 65 (2), 370–381.
- Brusca R. C., 1980, *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*, 2nd edn., Univ. Arizona Press, Tucson, Arizona, 513 pp.
- Brusca R. C., Brusca G. J., 2003, *Invertebrates*, 2nd edn., Sinauer Assoc. Inc., U.S.A, 936 pp.
- Carballo J. L., 2006, *Effect of natural sedimentation on the structure of tropical rocky sponge assemblages*, Ecoscience, 13 (1), 119–130.
- Carballo J. L., Vega C., Cruz-Barraza J. A., Yáñez B., Nava H., Ávila E., Wilson M., 2008, *Short- and long-term patterns of sponge diversity on a rocky tropical coast: evidence of large-scale structuring factors*, Mar. Ecol., 29 (2), 216–236.
- Casas-Valdez M., Núñez-López R. A., Cruz-Ayala M. B., Sánchez-Rodríguez I., Vázquez-Borja R., López G. E., 2000, *Biodiversity and biogeographic affinities of the algal flora of Baja California Sur: a synthesis of the literature*, [in:] *Aquatic ecosystems of Mexico: Status and scope*, M. Munawar et al. (eds.), Backhuys Publ., Leiden, The Netherlands, 273–282.
- Clarke K. R., 1993, *Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure*, Aust. J. Ecol., 18 (1), 117–143.
- Crowe T. P., Thompson R. C., Bray S., Hawkins S. J., 2000, *Impacts of anthropogenic stress on rocky intertidal communities*, J. Aquat. Ecosyst. Stress Recov., 7 (4), 273–297.
- CNA (Comisión Nacional del Agua), 2004, *Datos estadísticos climáticos del observatorio meteorológico de Mazatlán, Sinaloa, México*, Servicio Meteorol. Nacional, México.
- Cruz-Ayala M. B., Núñez-López R. A., López G. E., 2001, *Seaweeds in the southern Gulf of California*, Bot. Mar., 44 (2), 187–197.
- Daly M. A., Mathieson A. C., 1977, *The effect of sand movement on intertidal seaweeds and selected invertebrates at Bound Rock, New Hampshire, USA*, Mar. Biol., 43 (1), 45–55.
- Dawson E. Y., 1944, *The marine algae of the Gulf of California*, Allan Hancock Pacific Expedition, Vol. 3, 189–454.

- Dawson E. Y., 1953, *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 1. Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoidae*, Allan Hancock Pacific Expedition, Vol. 17, 1–240.
- DeCew T. C., West J. A., 1981, *Life histories in the Phylloporaceae (Rhodophyta: Gigartinales) from the Pacific coast of North America. I. Gymnogongrus linearis and G. leptophyllus*, J. Phycol., 17 (3), 240–250.
- Engledow H. R., Bolton J. J., 1994, *Seaweed  $\alpha$ -diversity within the lower eulittoral zone in Namibia: the effects of wave action, sand inundation, mussels and limpets*, Bot. Mar., 37 (3), 267–276.
- Evans S. M., Gill M. E. Hardy F. G., Seku F. O. K., 1993, *Evidence of change in some rocky shore communities on the coast of Ghana*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 172 (1–2), 129–141.
- Farfán C., Espinoza Peralta A. M., Tapia Vázquez O., 1998, *Dilación del desove de Modiolus capax (Bivalvia: Mytilidae)*, Rev. Biol. Trop., 46 (3), 633–641.
- Field J. G., Clarke K. R., Warwick R. M., 1982, *A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 8, 37–52.
- Foster M. S., 1975, *Algal succession in a Macrocystis pyrifera forest*, Mar. Biol., 32 (4), 313–329.
- Foster M. S., Nigg E. W., Kiguchi L. M., Hardin D. D., Pearse J. S., 2003, *Temporal variation and succession in an algal-dominated high intertidal assemblages*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 289 (1), 15–39.
- Galindo Villegas J., Gamboa J. A., Dreckmann K. M., 1997, *Estudio de las macroalgas marinas del puerto de Salina Cruz, Oaxaca; redescubrimiento de Predaea subpeltata y nuevo registro de Cryptonemia angustata para el golfo de Tehuantepec, pacífico tropical mexicano*, Polibotánica, 4, 1–9.
- Gambi M. C., Buia M. C., Casola E., Scardi M., 1989, *Estimates of water movement in Posidonia oceanica beds: a first approach*, [in:] Second International Workshop on Posidonia beds, C. F. Boudouresque et al. (eds.), GIS Posidonie Publ., Marseille, (France), 101–112.
- Günther C.-P., 1992, *Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbance of different scales?*, Neth. J. Sea Res., 30, 45–56.
- Guiry M. D., Guiry G. M., 2007, *AlgaeBase version 4.2. World-wide electronic publication*, Nat. Univ. Ireland, Galway, [<http://www.algaebase.org>].
- Hiscock K., 1983, *Water movement*, [in:] *Sublittoral ecology. The ecology of the shallow sublittoral benthos*, R. Earll & D. G. Erwin (eds.), Clarendon Press, Oxford, 58–96 pp.
- Holguín Quiñones O. E., Michel-Morfin J. E., 2002, *Distribution, density and length-weight relationship of Chiton articulatus Sowerby, 1832 (Mollusca-Polypacophora) on Isla Socorro, Revillagigedo Archipiélago, Mexico*, J. Shellfish Res., 21 (1), 239–241.
- Hunt H. L., Scheibling R. E., 1998, *Spatial and temporal variability of patterns of colonization by mussels (Mytilus trossulus, M. edulis) on a wave-exposed rocky shore*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 167, 155–169.

- Hutchinson N., Williams G. A., 2003, *Disturbance and subsequent recovery of mid-shore assemblages on seasonal, tropical, rocky shores*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 249, 25–38.
- Kaehler S., Williams G. A., 1997, *Do factors influencing recruitment ultimately determine the distribution and abundance of encrusting algae on seasonal tropical shores?*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 156, 87–96.
- Keen A. M., 1971, *Sea shells of Tropical West America*, 2nd edn., Stanford Univ. Press, Stanford, California, 1064 pp.
- Kendrick G. A., 1991, *Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 147 (1), 47–63.
- Levin L. A., Bridges T. S., 1995, *Pattern and diversity in reproduction and development*, [in:] *Ecology of marine invertebrate larvae*, L. McEdward (ed.), CRC Press, Washington DC, 1–48 pp.
- Levings S. C., Garrity S. D., 1983, *Diel and tidal movement of two co-occurring neritid snails; differences in grazing patterns on a tropical rocky shore*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 67 (3), 261–278.
- Littler M. M., Martz D. R., Littler D. S., 1983, *Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 11, 129–139.
- Lund-Hansen L. C., 1991, *Sedimentation and sediment accumulation rates in a low-energy embayment*, J. Coastal Res., 7, 969–980.
- Marshall D. J., McQuaid C. D., 1989, *The influence of respiratory responses on the tolerance to sand inundation of the limpets *Patella granularis* L. (*Prosobranchia*) and *Siphonaria capensis* Q. et G. (*Pulmonata*)*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 128 (3), 191–201.
- Marshall D. J., McQuaid C. D., 1993, *Differential physiological and behavioural responses of the intertidal mussels, *Choromytilus meridionalis* (Kr.) and *Perna perna* L., hypoxia and air: a basis for spatial separation*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 171 (2), 225–237.
- Maun M. A., 1996, *The effects of burial by sand on survival and growth of *Calamovilfa longifolia**, Ecoscience, 3, 93–100.
- McClanahan T. R., 1990, *Kenyan coral reef-associated gastropod assemblages: distribution and diversity patterns*, Coral Reefs, 9 (2), 63–74.
- McQuaid C. D., Dower K. M., 1990, *Enhancement of habitat heterogeneity and species richness on rocky shores inundated by sand*, Oecologia, 84 (1), 142–144.
- Menge B. A., 1991, *Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 146 (1), 69–100.
- Menge B. A., Sutherland, J. P., 1987, *Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment*, Am. Nat., 130, 730–757.

- Minchinton T. E., 1997, *Life on the edge: conspecific attraction and recruitment of populations to disturbed patches*, *Oecologia*, 111, 45–52.
- Moring J. R., 1996, *Short-term changes in tidepools following two hurricanes*, *Hidrobiología*, 328, 155–160.
- Naranjo S. A., Carballo J. L., García-Gómez J. C., 1996, *Effects of environmental stress on ascidian populations in Algeciras Bay (southern Spain). Possible marine bioindicators?*, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 144, 119–131.
- Newell R. C., Seiderer L. J., Hitchcock D. R., 1998, *The impact of dredging works in coastal waters: a review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the sea bed*, *Oceanogr. Mar. Biol.*, 36, 127–178.
- Norkko A., Cummings V. J., Thursh S. F., Hewitt J. E., Hume T., 2001, *Local dispersal of juvenile bivalves: implications for sandflat ecology*, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 212, 131–144.
- Olabarria C., 2002, *Role of colonization in spatio-temporal patchiness of microgastropods in coralline turf habitat*, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 274 (2), 121–140.
- Palmer M. A., Allan D., Butman C. A., 1996, *Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates*, *Trends Ecol. Evol.*, 11 (8), 322–326.
- Peraza V. R., 1985, *Transporte litoral de arenas en playas de la Costa Sur del Estado de Sinaloa*, M. S. thesis, Univ. Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Petraitis P. S., Latham R. E., Niesenbaum R. A., 1989, *The maintenance of species diversity by disturbance*, *Q. Rev. Biol.*, 64 (4), 393–418.
- Pineda J., Escofet A., 1989, *Selective effects of disturbance on populations of sea anemones from northern Baja California, Mexico*, *Mar. Ecol. Prog.-Ser.*, 55, 55–62.
- Prathep A., Marrs R. H., Norton T. A., 2003, *Spatial and temporal variations in sediment accumulation in an algal turf and their impact on associated fauna*, *Mar. Biol.*, 142 (2), 381–390.
- Renaud P. E., Ambrose Jr. W. G., Riggs S. R., Syster D. A., 1996, *Multi-level effects of severe storms on an offshore temperate reef system: benthic sediments, macroalgae, and implications for fisheries*, *Mar. Ecol.-PSZNI*, 17 (1–3), 383–398.
- Ringwood A. H., 1991, *Short-term accumulation of cadmium by embryos, larvae, and adults of an Hawaiian bivalve, *Isognomon californicum**, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 149 (1), 55–66.
- Riosmena-Rodríguez R., Paul-Chávez L., 1997, *Sistemática y biogeografía de las macroalgas de Bahía de La Paz, B.C.S.*, [in:] *La Bahía de La Paz. Investigación y conservación*, R. J. Urbán-Ramírez & R. Ramírez (eds.), 59–82.

- Rodríguez D., 1996, *Vegetative propagation by fragmentation of Gelidium sclerophyllum (Gelidiales, Rhodophyta)*, Proc. Int. Seaweed Symp., 15, 361–365.
- Saiz-Salinas J.I., Isasi-Urdangarin I., 1994, *Response of sublittoral hard substrate invertebrates to estuarine sedimentation in the outer harbour of Bilbao (N. Spain)*, Mar. Ecol.-PSZNI, 15 (2), 105–131.
- Saiz-Salinas J.I., Urkiaga-Alberdi J., 1999, *Faunal responses to turbidity in a man-modified bay (Bilbao, Spain)*, Mar. Environ. Res., 47 (4), 331–347.
- Salgado-Barragán J., Hendrickx M.E., 2002, *Panopeids crabs (Crustacea: Brachyura: Panopoidae) associated with proP roots of Rhizophora mangle L. in a tropical coastal lagoon of the SE Gulf of California, Mexico*, [in:] *Modern approaches to the study of Crustacea*, E. Escobar-Briones & F. Alvarez (eds.), 163–170.
- Salgado-Barragán J., Ruiz-Guerrero M., 2005, *Larval development of the eastern Pacific mud crab Acantholobulus mirafloresensis (Abele and Kim, 1989) (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) described from laboratory-reared material*, Invertebr. Reprod. Dev., 47 (2), 133–145.
- Schiel D.R., 2004, *The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 300(1–2), 309–342.
- Sousa W.P., 1979, *Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity*, Ecology, 60 (6), 1225–1239.
- Sousa W.P., 1984, *Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession*, Ecology, 65 (6), 1918–1935.
- Taylor W.R., 1945, *Pacific marine algae of the Allan Hancock Expedition to the Galapagos Islands*, Allan Hancock Pacific Expedition, Vol. 12, 1–528.
- Taylor P.R., Littler M.M., 1982, *The roles of compensatory mortality, physical disturbance, and substrate retention in the development and organization of a sand-influenced, rocky-intertidal community*, Ecology, 63 (1), 135–146.
- Trowbridge C.D., 1996, *Demography and phenology of the intertidal green alga Codium setchellii: the enigma of local scarcity on sand-influenced rocky shores*, Mar. Biol., 127 (2), 341–351.
- Turner T., 1985, *Stability of rocky intertidal surfgrass beds: persistence, pre-emption, and recovery*, Ecology, 66 (1), 83–92.
- Underwood A.J., 1997, *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 504 pp.
- Underwood A.J., Chapman, M.G., 1998, *Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales*, Mar. Freshwater Res., 49 (3), 241–254.
- Underwood A.J., Jernakoff P., 1984, *Effects of interactions between algae and grazing gastropods on the structure of a low-shore intertidal algal community*, Oecologia, 48 (2), 221–233.

- Wesseling I., Uychiaoco A. J., Aliño P. M., Aurin T., Vermaat J. E., 1999, *Damage and recovery of four Philippine corals from short-term sediment burial*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 176, 11–15.
- Williams G. A., Davies M. S., Nagarkar S., 2000, *Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory*, Mar. Ecol.-Prog. Ser., 203, 81–94.
- Winer B. J., Brown D. R., Michels K. M., 1991, *Statistical principles in experimental design*, 3rd edn., McGraw-Hill, New York, 928 pp.
- Yáñez B., *Efecto del enterramiento por transporte litoral de arenas sobre la estructura de las comunidades bentónicas marinas asociadas a ecosistemas rocosos litorales*. Ph.D. thesis, Inst. de Ciencias del Mar y Limnología, Univ. Nacional Autónoma de México, (in preparation).
- Zardi G. I., Nicastro K. R., Porri F., McQuaid C. D., 2006, *Sand stress as a non-determinant of habitat segregation of indigenous (*Perna perna*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) mussels in South Africa*, Mar. Biol., 148 (5), 1031–1038.

**Anexo 2.** Carballo, J.L., Vega, C., Cruz-Barraza, J.A., Yáñez, B., Nava, H., Ávila, E. and Wilson, M. 2008. Short- and long-term patterns of sponge diversity on a rocky tropical coast: evidence of large-scale structuring factors. *Marine Ecology*. 29: 216-236



## ORIGINAL ARTICLE

**Short- and long-term patterns of sponge diversity on a rocky tropical coast: evidence of large-scale structuring factors**

Jose Luis Carballo, Cristina Vega, José Antonio Cruz-Barraza, Benjamin Yáñez, Héctor Nava, Enrique Ávila & Miroslava Wilson

Laboratorio de Ecología del Bentos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mazatlán, México

**Keywords**

Disturbance; diversity; long-term; persistence; sediment deposition; sponge assemblages; stability; wind stress.

**Correspondence**

J.L. Carballo, Laboratorio de Ecología del Bentos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Avenida Joel Montes Camarena s/n, Apartado Postal 811, Mazatlán 82000, México.  
E-mail: jlcarballo@ola.icmyl.unam.mx

Accepted: 2 February 2008

doi:10.1111/j.1439-0485.2008.00228.x

**Abstract**

The importance of a long-term ecological perspective is well documented, yet long-term data are not widely available. This paper represents the first quantitative description of sublittoral sponge assemblages over long temporal scales (6 years) along the coast of the East Pacific Ocean (Mazatlan Bay), with the goal of describing their levels of intra- and inter-annual variability, and their relationship to changing environmental conditions. It was possible to detect an apparent short-term pattern (intra-annual), with a highly diverse and stable structure, usually in the drought season, which was consistent most of the years. However, only a few species showed regular (predictable) seasonal cycles. The species per square meter (from 0.1 to 0.5), total species per sampling (14–21), and  $H'$  diversity using  $\log_e$  (1.4–2) also fluctuated greatly between years, suggesting that although a consistent short-term pattern was found most of the years, the inter-annual variability was also high. The univariate and multivariate results and regression models indicated that local winds played a key role in this short-term pattern (intra-annual). During the rainy season, or during the transition between the drought and rainy season, the winds coming from the southwest (WSW) produced an increase in the net sediment movement, which was an important factor for diversity. The long-term fluctuations (annual pattern of diversity) also correlated positively with wind speed (88% of the variance observed) and with sediment deposition (69% of the variance observed). In addition, the results indicated the existence of large-scale structuring factors, as the annual pattern of diversity also was correlated positively with the Southern Oscillation (SOI) and Multivariate ENSO (MEI) indices (82% and 88% of the observed variance, for MEI and SOI, respectively). In conclusion, this study suggests that sponge assemblages in Mazatlán Bay are extremely dynamic, and changes in this community are associated with processes that occur over the short- and long-time scales (several months to several years). The significant positive relationship between wind speed and sediment deposition showed that the main factors controlling the diversity in these shallow rocky ecosystems are the winds and the swell. A high proportion of coarse sand also indicated a very high energy in the environment, which, combined with the effect of silting, abraded and removed sponges and other organisms. These features contribute to the instability of the community by producing dramatic fluctuations in species abundance and preventing competitive processes from producing a more stable community.

## Problem

Many ecological studies have remarked on the need for long-term investigations (>5 years) (Buchanan & Moore 1986; Barry *et al.* 1995; Southward *et al.* 1995; Dye 1998; Estacio *et al.* 1999), yet much of the information about benthic ecosystems is derived from relatively short-term studies (Likens 1989). Thus, the temporal perspective in our understanding of marine benthic ecosystems is often a short one (Gray & Christie 1983).

The length of a study contributes significantly to its conclusions, generalizations and/or predictions, because longer studies have a greater probability of observing or helping to explain slow, rare or complex changes in natural systems (Fromentin *et al.* 1997; Levin 1992; Lundälv *et al.* 2004). With this perspective, long-term studies have a great potential for testing the generality of underlying mechanisms that structure the natural world (Buchanan *et al.* 1974; Ricciardi & Bourget 1999). In addition to contributing significantly to our general understanding of temporal stability in natural populations and communities, these studies have provided an invaluable perspective on fauna responses to habitat modification, flow regulation, climate change and introduced species (Likens 1989; Gido *et al.* 2004). Thus, they provide insights into other important long-term processes on marine ecosystems which could not be detected by short-term studies, such as the effects of global climatic fluctuations, anthropogenic disturbances and stochastic events (Fromentin *et al.* 1977; Hartnoll & Hawkins 1980; Lundälv & Christie 1986; Likens 1989).

Rocky marine assemblages are generally variable through space and time in an unpredictable manner. This variability is an integral part of the dynamics of all natural systems, making the prediction of ecological patterns very imprecise. In this sense, long-term studies are important for establishing confident predictions about the consistency of processes from one time to the next, and for understanding the variability of these natural systems (Levin 1992; Lundälv *et al.* 2004).

Although long-term (>5 years) studies of rocky systems are not common, the few that exist have illustrated the complex dynamics which characterize these environments (Pearson *et al.* 1986; Barry *et al.* 1995; Dye 1998; Kröncke *et al.* 1998). Several studies have quantitatively related long-term faunal changes to environmental variables such as temperature, storms and currents (Barry *et al.* 1995; Kröncke *et al.* 1998; Lundälv *et al.* 2004). Most of them indicate the existence of large-scale structuring factors probably linked to climatic events and climate variability (Lundälv & Christie 1986; Barry *et al.* 1995; Lundälv *et al.* 2004), or the interrelationship between these large factors and biological processes such as competition, predation

and chemical defence (Lundälv *et al.* 2004). In addition, biological processes such as recruitment strategies and patterns have also been documented to influence long-term community trends (Lundälv & Christie 1986).

Sponges are widespread and abundant in benthic assemblages across different habitats, and are one of the most important groups in sublittoral rocky environments, where a number of factors control species distribution and assemblage structure (Sarà & Vacelet 1973; Bergquist 1978). In shallow-water coastal systems, these factors include hydrodynamic processes or sediment characteristics, which play a definitive role in structuring benthic assemblages (Carballo 2006; Carballo & Nava 2007). Sponges are ideal for studies of climate-driven community change because they are constantly exposed to the environment to an extent which is unique in the animal kingdom (Carballo & Naranjo 2002). There exist some data that have also related ENSO events and climatic changes directly to dramatic population change in sponges (Vicente 1989, 1990; Fromont & Garson 1999). Sponges also have the potential to provide unusually detailed information about oceans, and thus climate variations in the past (Ellwood & Kelly 2003a,b). In addition, sponges can be considered a model taxon to compare ecological processes across large spatial scales. Because they can influence other benthic organisms and ecosystem characteristics, this second aspect is also interesting as not much is known about the effect of large-scale environmental factors on the benthic community in the East Pacific Ocean.

Until recently, most research has been focused on short-term studies, or on local-scale explanations of community patterns (Wilkinson & Cheshire 1989; Diaz *et al.* 1990; Muricy 1991; Zea 1994; Sarà 1966; Bell & Barnes 2000a,b; Wulff 2005; Carballo 2006; Carballo & Nava 2007). Thus, the long-term dynamics of sponge assemblages are generally unknown, apart from broad responses to the physical environment (Sarà & Vacelet 1973; Bergquist 1978; Bakus & Green 1987; Barnes 1999; Carballo 2006). Only a few studies have considered long-term samplings or large-scale factors. The results of some recent ecological works about sponges (Bell *et al.* 2006; Carballo 2006; Carballo & Nava 2007) suggest that these assemblages are more dynamic than previously thought. This clearly contrasts with observations that the structure and dynamics of sponge communities exhibit an extremely slow rate of change in the Mediterranean area (Pronzato & Manconi 1995; Garrabou & Zabala 2001), even on a long-term scale (up to 10 years) (Pansini & Pronzato 1990; Marquez 2006; Corriero *et al.* 2007). The longest continuous study known for sponges also showed that the sponge community remained relatively constant over 16 years (Caribbean) (Hughes 1996). In contrast, another long-term study also undertaken in the Caribbean

(14 years long) showed the disappearance of a high number of species during the study period (Wulff 2001, 2006). However, all the long-term sponge studies have been undertaken in Caribbean coral reefs and in rocky substrata from the Mediterranean Sea, and care should be taken when considering the dynamics of these assemblages because they may be different for Eastern Pacific rocky or coral reef ecosystems. Thus, there is a real need to describe the structure and dynamics of sponge assemblages across relevant temporal and spatial scales to ensure the validity, representativeness and generality of results.

In the Pacific Ocean, the preliminary results of a 16-month study showed that important short-term structural changes occurred in rocky littoral ecosystems from the Bay of Mazatlán, suggesting that the community is seasonally influenced by natural disturbances (Carballo 2006). However, we do not know about the consistency of these processes over a longer scale, or if this pattern occurs every year, which would allow us to establish a confident prediction about the physical processes that are shaping the structure of sponge assemblages, or about their stability and persistence.

In the present paper, the long-term variability of sponge assemblages at a site from the east Pacific Ocean was investigated from 2001 to 2006, most of the time on a monthly basis. We described the long-term variability in the assemblages and related these data to the environmental variability of several climate factors.

We addressed two main questions:

- 1 How do sponge assemblages, especially in shallow water, cope with environmental variability?
- 2 How much of the observed variability in these assemblages can be attributed to local variables and/or large-scale variables?

## Material and Methods

### Study area

This study was carried out at a rocky coast located on Venados Island in the centre of the Bay of Mazatlán (México, Eastern Pacific Ocean) at a mean depth of 5 m (see previous papers; Carballo 2006; Carballo & Nava 2007). The shoreline of the island is composed of sandy beaches interrupted by rocky platforms that extend seaward 30–40 m or more. The sublittoral bottom consists of a gently sloping platform of a mosaic of relatively flat boulders between patches of sediment.

### Meteorological conditions

The climate in the study area is tropical/sub-tropical, with two contrasting seasons in the year (drought and rainy).

The average annual air temperature is 25 °C, and the average annual rainfall is 800 mm, occurring mainly during the rainy season from June to October (CNA). During winter, winds typically come from the northwest (NNW or NW) (data provided by the National Water Commission, CNA), and they produce a southward net sediment movement that redistributes the sand at the continental coast from the upper shoreline downward onto the platform. In contrast, during the summer the rains coincide with the winds from the southwest (WSW), producing a net sediment movement towards the north (Peraza 1985).

### Sampling

The density and coverage of the sponges were estimated in three permanent 25 m long transects perpendicular to the shore, at 5 m depth. The transects consisted of a plastic line with small lead weights located at the same depth and in geomorphologically similar zones. At the beginning of the survey, a random point was chosen to attach the first transect, and the next two transects were situated 15 m apart and parallel to the first. Density was estimated by counting all sponges found inside an aluminium frame of 4 m<sup>2</sup> (2 × 2 m), which was laid six times along the transect lines, resulting in a sampling area per transect of 24 m<sup>2</sup> (6 frames × 4 m<sup>2</sup>). In total, 72 m<sup>2</sup> were sampled monthly for the density (3 transects × 24 m<sup>2</sup>). Small samples of sponges that could not be identified *in situ* were taken for laboratory analysis. The area of surface coverage for each sponge specimen (cm<sup>2</sup>·m<sup>-2</sup>) was obtained by counting 1 cm<sup>2</sup> meshes of an overlaying grid of 50 × 50 cm (0.25 m<sup>2</sup>), placed inside each aluminium frame to cover the total area.

The abundance of sponges was estimated monthly in 2001 and 2002. In 2003, 2004 and 2006 it was sampled every 4 months, because after we examined preliminary results we considered this sampling frequency sufficient to study the dynamics of the community and its relationship with the general environment. In early 2005, a different pattern was detected, and we returned to the original monthly sampling.

Most of the species reported in the Bay of Mazatlán are predominantly encrusting sponges, for which the density (as number patches per m<sup>2</sup>) and coverage area (as cm<sup>2</sup> per m<sup>2</sup>) are adequate to estimate their abundance. An individual was defined as any specimen growing independently of its neighbours.

### Analysis of patterns in sponge assemblages

The abundance, the number of species per square meter, the Shannon–Wiener index of diversity ( $H^1$  using  $\log_e$ ), and the total number of species per sampling were used to describe changes in the sponge assemblages over time.

Cluster analysis based on Bray–Curtis similarity matrices of root-transformed abundance of the species was used to study the assemblages' similarities over time, using the species as variables. The clusters thus produced consisted of groups representing similar 'states' of the assemblages. In addition, non-metric multidimensional scaling ordinations (nMDS), based on Bray–Curtis similarity matrices of root-transformed abundance data, were used to create 2-dimensional representations of the temporal state of the assemblages (Field *et al.* 1982).

The use of permanent transects allows acquisition of information about individual specimens. Thus, interpretation of community dynamics was aided by monitoring the fusion, fission, mortality and interactions of the most conspicuous species. Increases in the area of the individual sponge were also considered when evaluating growth.

#### Local climatic variables

To examine the effects of some important local environmental variables on sponge assemblages, we used monthly means of rain, wind speed and direction (data provided by the Local Water Commission), water temperature and sediment deposition (see previous papers for more information about the methodology: Carballo 2006; Carballo & Nava 2007). The abundance and composition of the particles was quantitatively assessed, and the total amount of material sedimented was then expressed as kg DW m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> (DW, dry weight). The abundance of different sizes of particles (in mm) was expressed as the percentage over the total number determined on pre-weighed meshes (Inman 1952).

A correlation-based principal component analysis (PCA) was applied to ordinate data from the general environment.

#### Global climatic variables

To examine the effects of wider variables we tested relationships between sponge assemblage changes and the following global climatic variables:

*Southern Oscillation Index:* El Niño/Southern Oscillation (ENSO) is the most important coupled ocean–atmosphere phenomenon to cause global climate variability on inter-annual time scales. Sustained negative values of the SOI indicate El Niño episodes. These negative values are usually accompanied by sustained warming of the central and eastern tropical Pacific Ocean and increased convection or cloudiness in the central tropical Pacific Ocean. Positive values of the SOI are associated with La Niña episode. Waters in the central and eastern tropical Pacific Ocean become cooler during this time. The Niña event is also associated to stronger than normal (easterly) trade

winds across the Pacific Ocean (Philander 1990; Harrison & Vecchi 2001).

*Multivariate ENSO Index (MEI):* This index is based on six main variables observed over the tropical Pacific: sea-level pressure (P), zonal (U) and meridional (V) components of the surface wind, sea surface temperature (S), surface air temperature (A), and total cloudiness fraction of the sky (C) (Wolter 1987). The index has been developed mainly for research purposes as MEI integrates more information than other indices for the overall monitoring of the ENSO phenomenon and world-wide correlations with surface temperatures and rainfall. It reflects the nature of the coupled ocean–atmosphere system better than either component, and it is less vulnerable to occasional data glitches in the monthly update cycles (Wolter 1987; Wolter & Timlin 1993). The MEI is calculated as the first unrotated Principal Component (PC) of all six observed variables combined. This is accomplished by normalizing the total variance of each field first, and then performing the extraction of the first PC on the covariance matrix of the combined fields (Wolter & Timlin 1993). The MEI is computed separately for each of 12 sliding bi-monthly seasons (Dec/Jan, Jan/Feb, . . . Nov/Dec). Negative values of the MEI represent the cold ENSO phase, La Niña, and positive MEI values represent the warm ENSO phase El Niño. To relate the MEI to monthly values of other variables (biological variables in our study), the MEI value of month (i–1) and month (i) is recommended as if it was the value for month (i) only (Wolter 1987; Wolter & Timlin 1993, 1998).

#### Relationship between the abiotic and biotic variables

The relationship between the abiotic and the biotic variables was studied by means of Spearman rank correlations. Linear and non-linear least-squares techniques and quadratic polynomial regression were also used to test the nature of these relationships. The non-linear models also included a power and an exponential function.

Mean annual species richness and diversity were also plotted against the annual historical average of SOI and MEI. The purpose of this part of the study was to test the hypothesis that the global abiotic variables such as the MEI and SOI could explain the long-term patterns observed in the sponge assemblages.

As there were years with 11–12 samplings (months), and years with 3–4 samplings, we calculated the mean annual values of the diversity using the total of sampling each year (from 3 to 12 samplings) and using only the common months sampled (3–4 samplings). Significant differences between the mean annual values from all the months and from only the shared months were analysed by ANOVA (Cochran's C-test), and were further analysed

using an *a posteriori* Student–Newman–Keuls (SNK) test at the 5% significance level.

## Results

### General environment

#### Local variables

Water temperature changed greatly over time, but a seasonal pattern was evident, with high values in spring/summer and low values in autumn/winter. Rainfall followed a similar pattern, with heavy rains from August to September when water temperature was higher. Rainfall also coincided with the winds from the southwest (WSW), but during winter, winds typically came from the northwest (NNW or NW). This area is also occasionally subject to strong wind–wave action caused by local winds and tropical storms.

Sediment deposition and wind speed were simultaneously represented (Fig. 1). The direction of the winds changed alternately over time; during winter and early spring (drought season) most of the winds came from the northwest (NNW or NW), and in the rainy season the winds came mainly from the southwest (WSW). In most cases, sediment deposition increased with winds coming from the southwest, or during the transition of the winds from north to southwest. This produced a sediment movement that increased deposition in rocky habitats. For example, in May 2001 the trap sediment placed in the study area collected a very large amount of material (up to 11 kg DW·m<sup>-2</sup>·day<sup>-1</sup>). Particles were mostly composed of medium sand (0.2–0.4 mm in

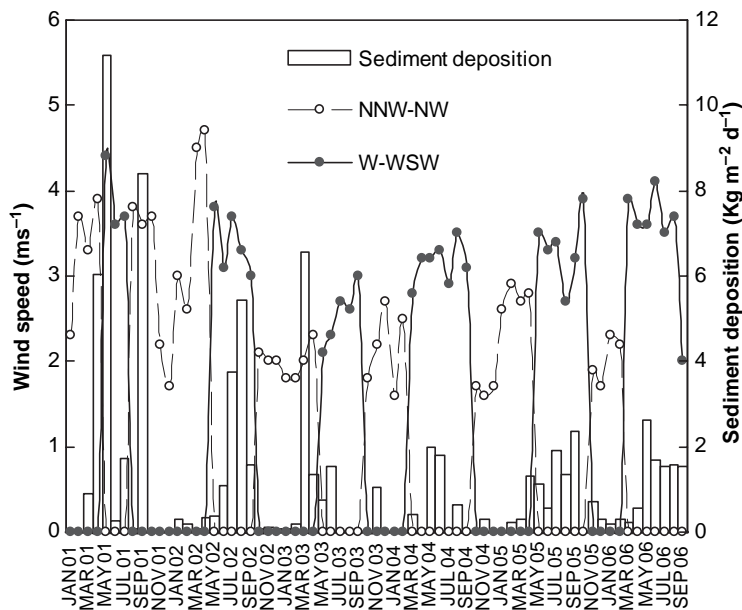
diameter), but a high proportion of coarse sand (>1.4 mm in diameter) was also observed frequently in the summer months, suggesting a high resuspension of particles from the bottom.

A correlation-based principal component analysis (PCA) was applied to ordinate data from the general environment in Mazatlán Bay. The model separated the months of the drought season from the rainy season, and explained 69.8% of the variation (not represented). The main factors loaded for the first principal components, which explained 53.5% of the variations of the model, were air temperature (−0.42), winds coming from the southwest (−0.39) and water temperature (−0.39), showing that the general environment in the Bay is clearly influenced by the winds.

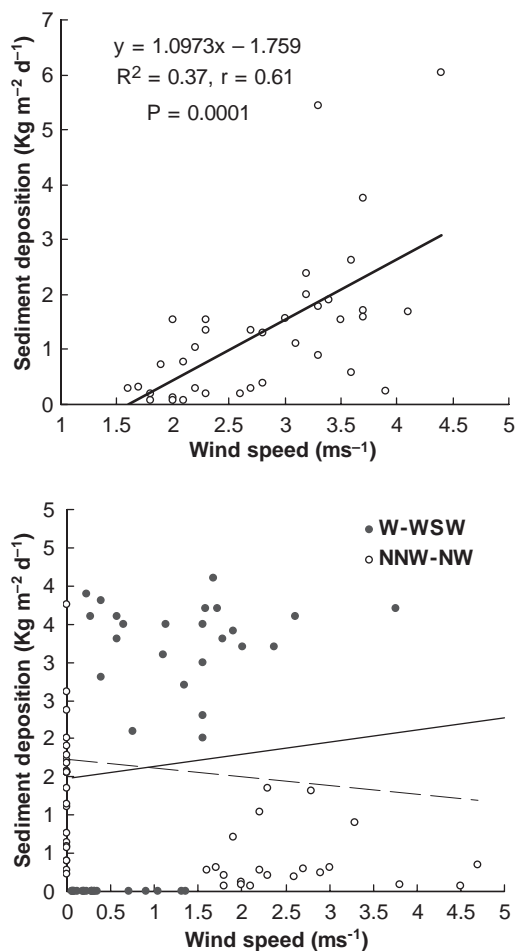
There is a significant positive linear regression between wind speed and the sediment deposition (Fig. 2). When we split the wind in its two main directions, we did not find a significant relationship for each one separately; however, the lines representing the ‘best fit’ for the data present a different trend, showing that the winds coming from the southwest are responsible for the increase in sediment deposition (Fig. 2).

### Global variables (Southern Oscillation and Multivariated ENSO Indices)

The last major El Niño event occurred at the end of 1997, and remained very strong until the end of 1998, causing important changes in the benthic communities in our study area (Carballo *et al.* 2002). A cold La Niña event followed this El Niño event, in 1999 and 2000. After



**Fig. 1.** Variation of the wind speed (lines, left Y axis), and sediment deposition (bars, right axis) over time. The main wind direction is indicated with different types of lines. The bold line represents the winds coming from the southwest (W-WSW), and the discontinuous line represents winds coming from the northwest (NNW-NW).



**Fig. 2.** Relationship between sediment deposition and wind speed (top). The same but splitting the wind in its two main directions (bottom, NNW-NW, discontinuous line, and W-WSW, bold line).

that, the years 2001, 2002 and 2003 were considered to have neutral conditions, although they showed strong variations in the SOI and MEI (Fig. 3). 2004 was also considered to have neutral conditions, but most of the months presented strong negative SOI values; see for example January (−12), April (−15) and June (−14). In 2005, the strongest negative value in the whole period of study (February, −29) was detected. But this year was also considered neutral (Fig. 3).

During 2006, weak La Niña conditions were presented from January to April, with positive values ranging from 12.5 to 15. During May to July the SOI values were slightly negative, which means neutral conditions. From August to December, the SOI values remained negative but stronger, causing El Niño conditions (source, the climate update, NIWA). Positive temperature anomalies in the equatorial Eastern Pacific peaked in December 2006; the SOI remained steady during December. The MEI also fluctuated in a similar way as SOI, although here, negative values

represent the cold ENSO phase, La Niña, and positive MEI values represent the warm ENSO phase El Niño (Fig. 3).

### Biological patterns

#### Intra-annual pattern

A total of 58 species were found in this study, with an average of 18 species per sampling, a minimum of 8 (May 2001) and a maximum of 30 (November 2003 and June 2005).

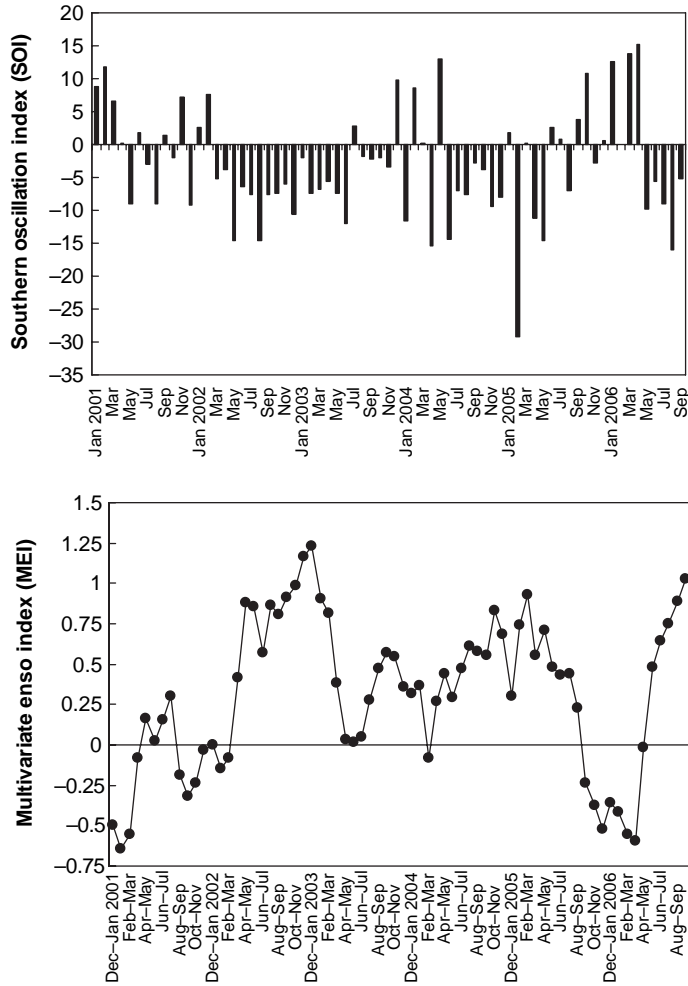
The most frequent species over time was *Microciona* sp., followed by *Mycale* (*Carmia*) *magniraphidifera* van Soest, 1984, *Cliona euryphylla* Topsent, 1888, *Cliona papillae* Carballo, Cruz-Barra & Gomez, 2004 and *Mycale* (*Carmia*) *cecilia* de Laubenfels, 1936 (Fig. 4). These were the most persistent species throughout the whole study, as almost 30% of the species appeared once or twice during the whole study. When we plotted the cumulative number of species over time (Fig. 5, bottom), new species appear continuously; however, most of them are only occasional and transitory as they appeared once or twice in the whole study, such as *Aplysilla glacialis* (Merejkowski, 1877), *Plakortis albicans* Cruz-Barraza & Carballo, 2005, *Scopalina ruezleri* (Weidenmayer, 1977) and *Chondrosia tenochca* (Carballo *et al.*, 2003). One might think that the sampling was not adequate to study the dynamics of these assemblages. However, when representing the cumulative number of species against the increase in the sampling area, the minimum area is reached before the 30 m<sup>2</sup> (Fig. 5, top), a much smaller area than that sampled.

Diversity fluctuated greatly, and ranged over time from 0.8 (August 2001) to 2.3 (January 2004). In general it showed a short-term consistent pattern, peaking in the drought season (see for example from February to April 2001, from January to March 2002, and in winter of 2003 and 2004) (Fig. 6). The lowest values during this long period were detected during the rainy season (warm months) (see from May to October 2001, from April to June 2002 and in May 2003).

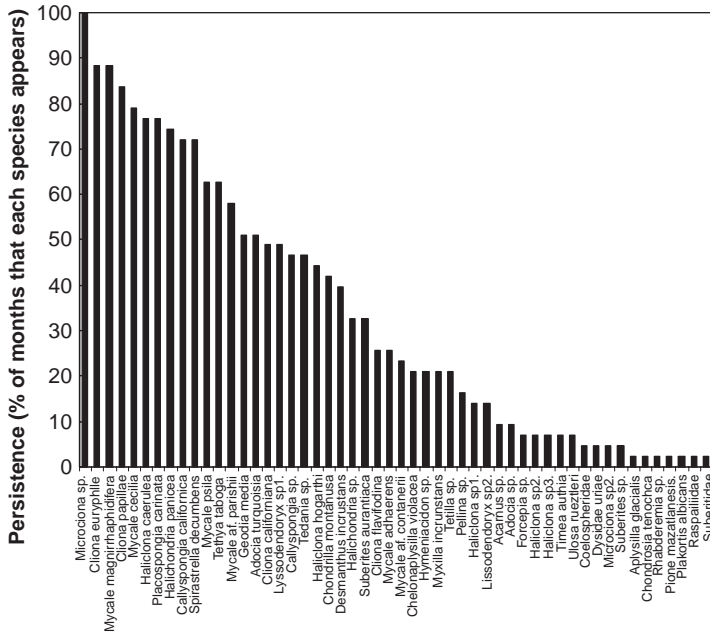
However, an apparently inverse pattern with diversity peaking in the rainy season was found in September 2005. In 2006 diversity starts to fluctuate as it did at the beginning of the study.

The species per square meter fluctuated from 0.08 (May 2001) to 0.9 (June 2005) in a consistent way with diversity, and it also showed the same trend (Fig. 6). However, it is also important to highlight the low number of species per square meter found during the study (less than one species per square meter).

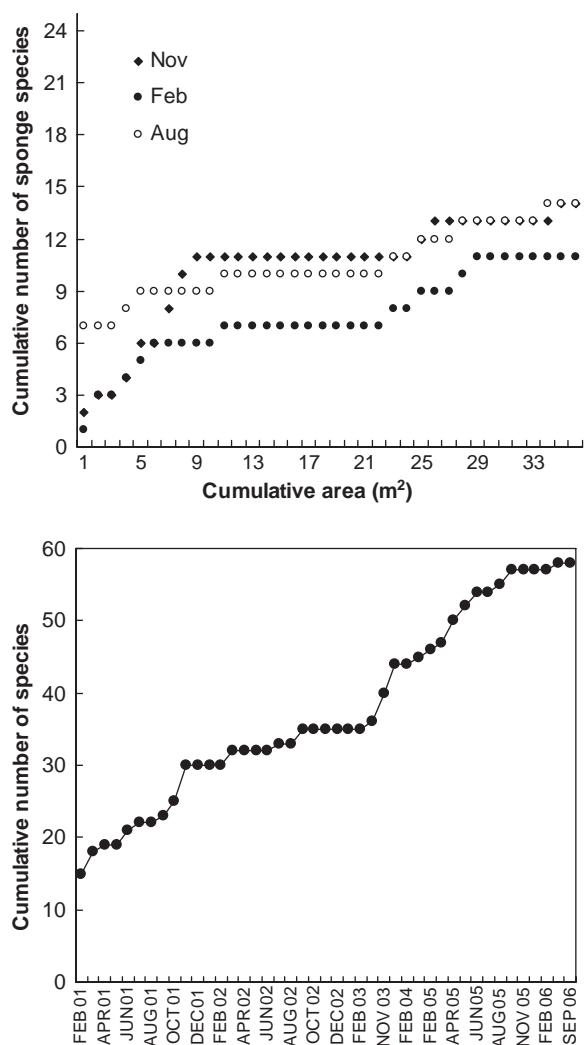
Abundance (both density and coverage) also fluctuated greatly during the study: density fluctuated from 2.6 (May 2001) to 17.5 ind·m<sup>-2</sup> (February 2006), and coverage from 3.4 (July 2001) to 163.3 cm<sup>2</sup>·m<sup>-2</sup> (February



**Fig. 3.** Monthly fluctuation in the Southern Oscillation (top) and Multivariate ENSO (bottom) indices during the whole period of study.



**Fig. 4.** Persistence of the different species found during the study. The persistence is expressed as percentage of the months in which each species appears. Species with a value of 100% show that they were present during the whole study period.



**Fig. 5.** Relationship between area sampled (cumulative area) and species richness at different times (top). Variation in the cumulative number of species over time (bottom).

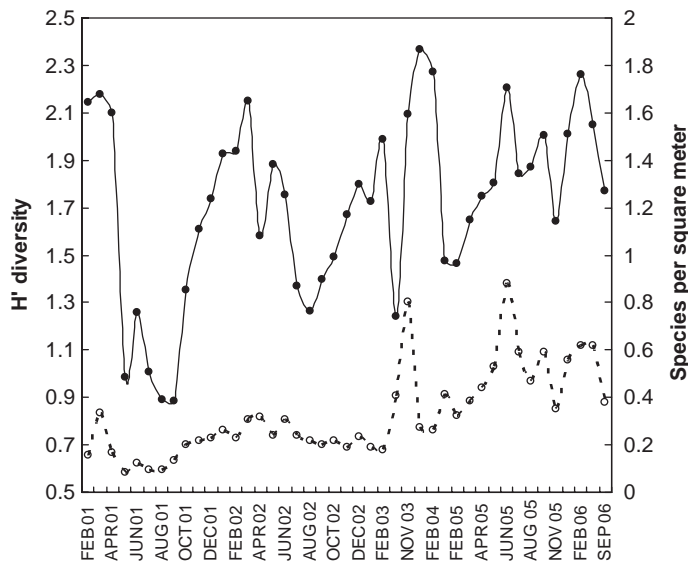
2006) (Fig. 7). We only have information for coverage during part of the study, but both measures covaried positively and a significant correlation was found between density and coverage ( $r = 0.80$ ,  $P = 0.001$ ). So, we can describe the variation in the abundance with either of these parameters. In contrast with diversity, no clear pattern was found in the variation of abundance. This peaked at a different month each year; in 2001 it was highest in February (lowest in May), in 2002 it was highest in July (lowest in November) and in 2005 it was highest in September (lowest in February). Only *Microciona* sp., *M. magniraphidifera*, *C. euryphylle*, *C. papillae* and *M. cecilia* showed little inter-annual variation in their abundance (Figs 8 and 9). They changed seasonally, peaking in summer each year, with lower values in winter such as *Microciona* sp., or they maintained a constant

value most of the year, such as *Cliona* spp. (Fig. 8). However, the temporal variation of most of the species was very heterogeneous, fluctuating in a different way each year, and therefore they presented important inter-annual differences in their abundance. Examples are *Callyspongia californica* Dickinson, 1945, *Haliclona (Soestella) coerulea* (Hechtel, 1945), *Haliclona turquoisia* de Laubenfels, 1945, *Mycale* aff. *parishii* (Bowerbank, 1875) and *Tedania* sp., which were very abundant at the beginning of the study (the first 3 months), and after November 2004 (Figs 8–10). There were also species that were present during the whole study, but disappeared at the end of 2004, such as *Spirastrella decumbens* Ridley, 1884, *Haliclona (Reniera) tubifera* (George and Wilson, 1919) and *Desmanthus* sp.

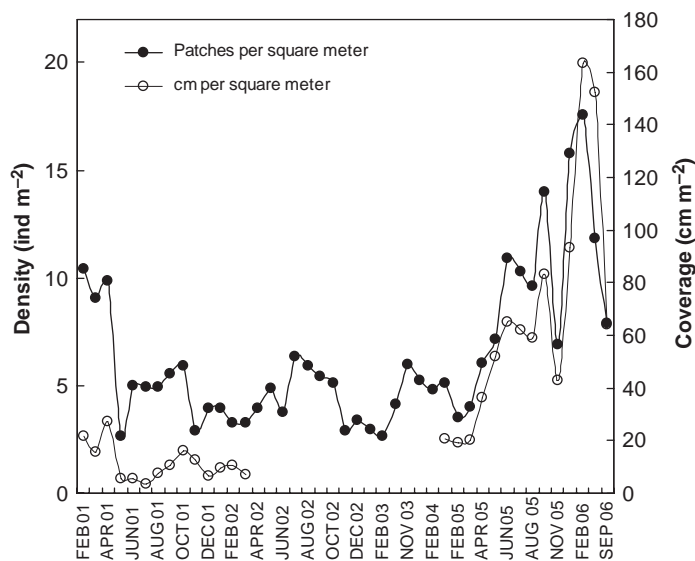
Only some specimens of the most conspicuous species could be followed over time. These specimens lived between 4 and 10 months, but mortality in most specimens of small species occurs independently from that of other individuals. However, it is very difficult to split the mortality from the effect of fragmentation, as fragments from sponge breakage can reattach in some other place, thus masking mortality. Fusion and fission occurred in some species. It was more frequent in some cushion-shaped sponges such as *C. californica*, or *M. cecilia*, or in massive species such as *H. coerulea*, and it was rare in encrusting species such as *Microciona* sp. However, no particular seasonal trend in the occurrence of fusion and fission was found (Fig. 11). Overgrowth by other sponges was not observed. The specimens monitored varied in size but their growth appeared discontinuous and was not seasonal.

The multivariate techniques are very useful to determine whether community structure varied among samplings, and to find similar assemblages over time. The cluster analysis differentiated clearly among two main groups; one included February, March and May 2001 together with all the samplings from November 2004 to the end of the study, and the other group included the rest of 2001, and the samplings corresponding to 2002, 2003 and 2004 (Fig. 12). The nMDS ordination also suggests that although there was considerable overlap in assemblage types between years, it was possible to distinguish between two main assemblages (Fig. 12); see all the sampling after November 2004 close to the first months of 2001 on the left of the plot, and the rest of 2001; and the samplings corresponding to 2002, 2003 and 2004 on the right, showing that a similar pattern in the structure of the assemblages was detected after November 2004, almost 3 years after the beginning of the study. The multivariate results agree well with those showed by diversity and species richness, as these two groups of months are also clearly separated in the diversity plot (Fig. 6), with November 2004 as the inflexion point between the two periods.





**Fig. 6.** Variation in the mean H' diversity (continuous line and dark circles, left axis), and number of species per square meter (discontinuous line and open circles, right axis) over time.



**Fig. 7.** Variation in the mean density (dark circles, left axis), and coverage (open circles, right axis) over time.

**Explaining the short-term (intra-annual) and long-term (inter-annual) patterns**

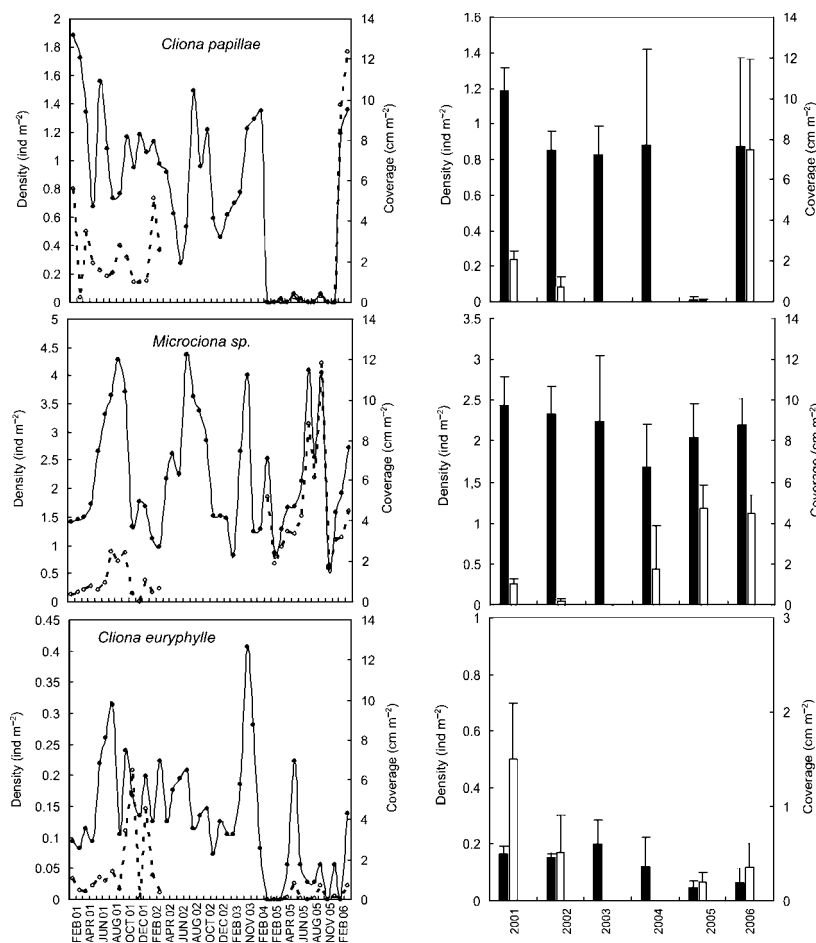
Diversity usually decreased when the winds coming from the southwest increased (Fig. 13). However, the only significant correlation was that established between sediment deposition and diversity, suggesting that the short-term temporal pattern of the sponge assemblages was in part governed by this factor (59.9% of the observed variance) (Fig. 13).

The species per square meter (0.1–0.5), total species per sampling (14–21), and H' diversity (1.4–2.0) also fluctuated greatly between years, suggesting that although

a consistent short-term pattern was found most of the years, the inter-annual variability was also high (Fig. 14).

The annual SOI and MEI average were also plotted against annual average diversity (both H' diversity and species per square meter). The purpose of this part of the study was to test the hypothesis that the global abiotic variables, such as the MEI and SOI, could explain the long-term patterns observed in the sponge assemblages.

The best model obtained was polynomial quadratic, with species richness showing a unimodal response to both MEI and SOI (concave down parabola). This model



**Fig. 8.** Monthly (line plots, to the left) and mean annual (bar plots, to the right) variation of the abundance (density as black circles and bars and coverage as open circles and bars) of *Cliona papillae* (top), *Microciona sp.* (middle) and *Cliona euryphyllae* (bottom).

explained most of the observed variance: 83% and 88% of the observed variance, for MEI and SOI respectively (Fig. 15).

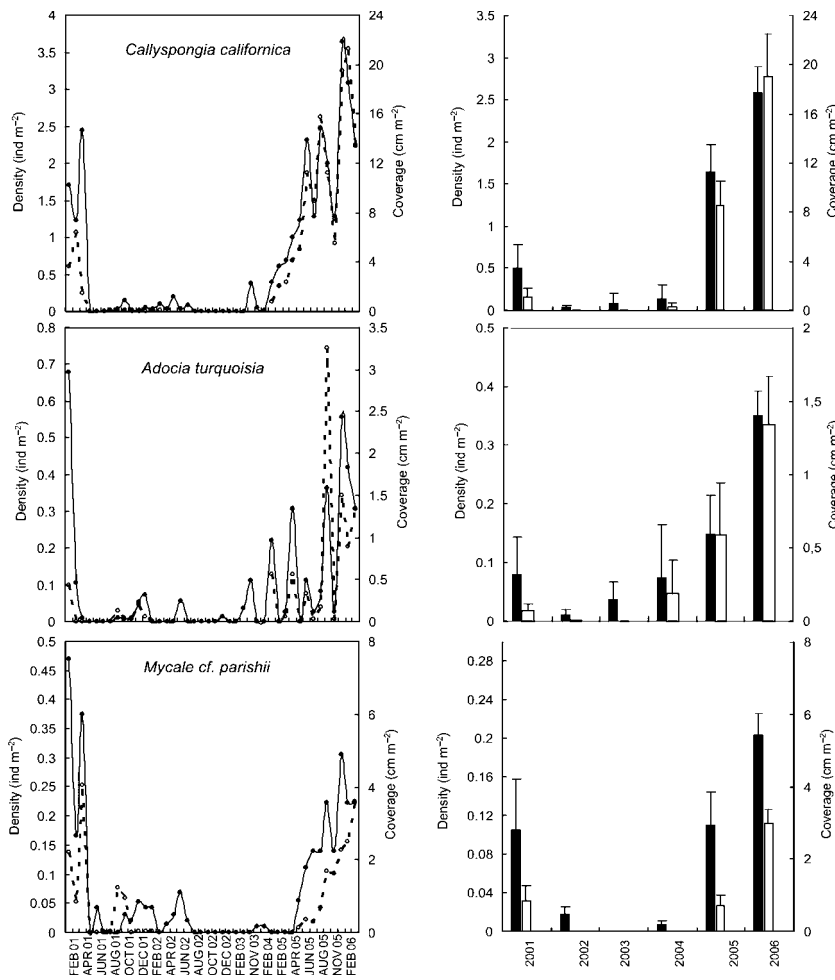
The relationship between diversity and these indices was stronger than the relationships of the annual average diversity with local variables, and it is very interesting because the global variables integrate the most important factors related to the climate at global scale, such as rains, winds, water and air temperature, sea-level pressure and even the amount of cloudiness. So, as the local variables such as winds, waves and sediment deposition control part of the dynamics of benthic assemblages, it is expected that these indices more strongly control the inter-annual variability. In fact, the annual pattern of diversity also correlated positively with wind speed (88% of the variance observed) and with sediment deposition (69% of the variance observed).

Species peaked toward neutral values of both indices. Negative values of the MEI represent the cold ENSO phase, La Niña, and positive MEI values represent the warm ENSO phase, El Niño. In contrast, positive values

of the SOI are associated with a La Niña episode, and negative values with an El Niño event.

The same trend is observed if we considered only the same months each year, as no significant differences were found for abundance and diversity when we use only 4 months per year in the analysis (Fig. 14).

At population level, the only species that presented interesting long-term relationships with environmental variables was *Tedania sp.*, as the annual average abundance of this species correlated positively with water temperature (with the standard deviation) ( $r = 0.9$ ,  $R^2 = 0.8$ ,  $P = 0.01$ ,  $F\text{-ratio} = 18.2$ ), and with SOI ( $r = 0.82$ ,  $R^2 = 0.67$ ,  $P = 0.04$ ,  $F\text{-ratio} = 8.34$ ). This variation is quite interesting because the population decreased greatly since the beginning of the study, and not from May 2001 as other species did. This relationship with the water temperature and SOI suggests that water temperature may control the dynamics and regional distribution of this species. In fact, this is not a typical species from tropical areas; it is a temperate species and only appears at tropical latitudes when water is colder.



**Fig. 9.** Monthly (line plots, to the left) and mean annual (bar plots, to the right) variation of the abundance (density as black circles and bars and coverage as open circles and bars) of *Callyspongia californica* (top), *Adocia turquoisia* (middle) and *Mycale cf. parishii* (bottom).

**Discussion**

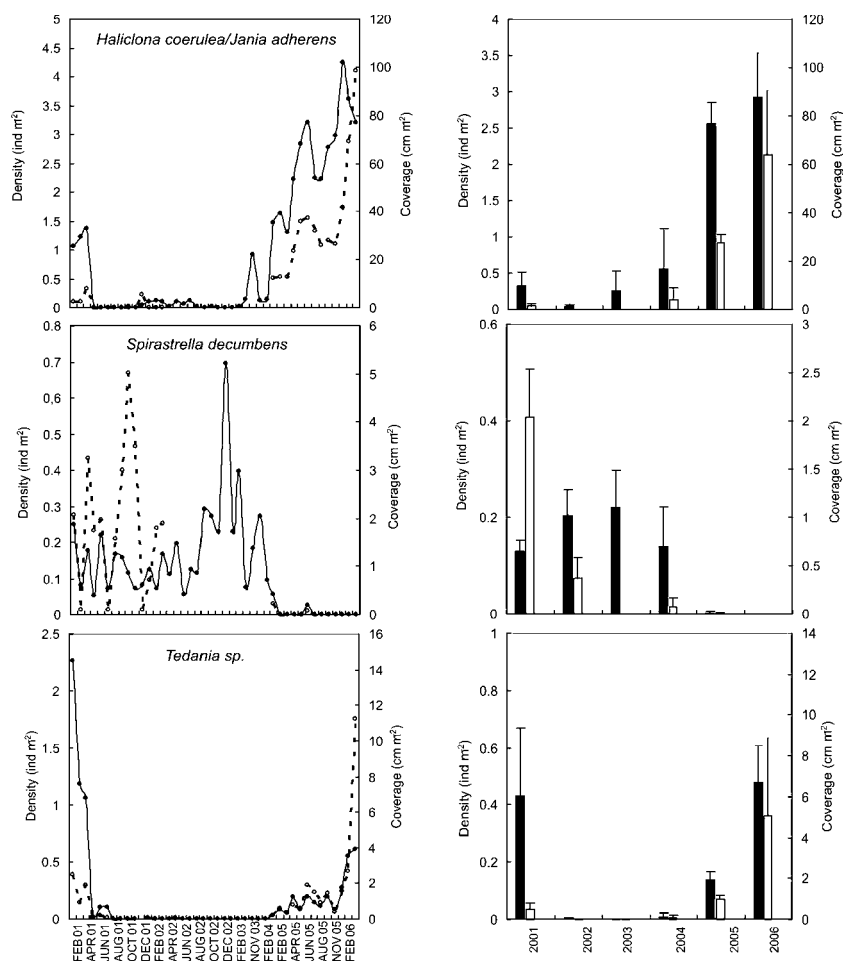
**Short- and long-term diversity patterns**

Although some ecological processes are remarkably consistent, or vary with predictable seasonality, others vary on time scales with no clearly apparent patterns (Underwood 1999). However, when an appropriate scale of time is used, it is possible to explain part of the variability observed (Levin 1992; Lundälv *et al.* 2004).

Temporal variations of sponge assemblages have been studied for short periods of time (usually 1 year or less) (Wilkinson & Cheshire 1989; Diaz *et al.* 1990; Wulff 1990; Muricy 1991; Zea 1994; Sarà 1966; Bell & Barnes 2000a,b; Bell & Smith 2004; Carballo 2006; Carballo & Nava 2007). The longest studies known so far, 16 years (Hughes 1996) and 14 years long (Wulff 2006) were both undertaken in Caribbean coral reef ecosystems, and showed that the sponge community remained relatively constant. However, a community is persistent when it maintains its structure according to species composition. In this sense, the stability of the sponges at community

level masked the real underlying dynamics of individuals as 78% and 51.3% of the species initially present disappeared during the initial years of study (Hughes 1996 and Wulff 2006, respectively), and there was a drop of 42.6% in total volume (Wulff 2001, 2006). This result is unexpected as the long-term monitoring studies from hard substrata in the Mediterranean Sea (Pansini & Pronzato 1990; Marquez 2006; 6 and 10 years, respectively) had shown a high and remarkable degree of persistence on the sponge community, with only two species disappearing from the study area and no new species entering (Pansini & Pronzato 1990). Corriero *et al.* (2007) recently reported that more than 80% of the Demospongiae reported by Sarà during 1954–1955 in the Venice Lagoon were found in 2001.

Similarly to the studies from the Caribbean, persistence was relatively low in Mazatlán Bay, as less than 20% of the species were present most of the time. The persistence is the result of a specialized strategy in the dynamics of the community, which is characterized by a high biomass, a low dispersal ability, and development in a highly



**Fig. 10.** Monthly (line plots, to the left) and mean annual (bar plots, to the right) variation of the abundance (density as black circles and bars and coverage as open circles and bars) of the association *Haliclona coerulea/Jania adherens* (top), *Spirastrella decumbens* (middle) and *Tedania sp.* (bottom).

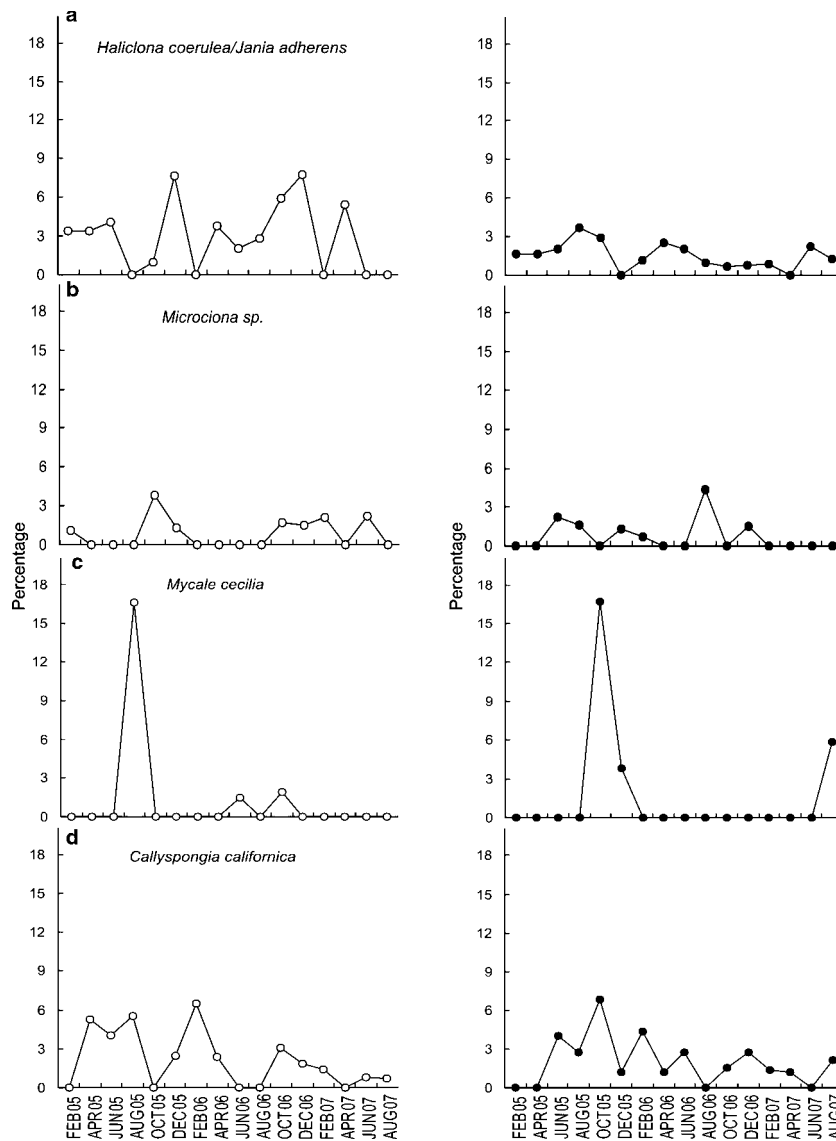
predictable environment where catastrophic events are normally absent (Ott 1981). The sponges in Mazatlán Bay do not meet at least two of these conditions: high biomass and living in highly predictable environment. The same situation seems to occur in each of the zones along the Mexican Pacific coast that we have sampled (data not published).

The results also showed enormous variability in community dynamics, as the assemblages maintained a highly diverse and stable structure usually in the winter–autumn season (drought season in tropical areas). However, despite such variability, it was possible to detect an apparent short-term pattern (intra-annual), which was consistent most of the years. This pattern has also been documented previously for sponge assemblages, but over a shorter period of time (Carballo 2006).

When analysing mangrove root habitats we found the same variability in the dynamics of sponge assemblages. The sponges in Caribbean mangrove roots (Venezuela) showed remarkable stability, with species abundance and community composition changing little over an 18-month period (Sutherland 1980). This picture of a stable com-

munity is dramatically different in the mangrove roots communities of the Florida Keys, where a longer study (38 months) showed enormous variability (including sponges), despite being dominated by long-lived species with low, largely non-seasonal recruitment (Bingham & Young 1995). This level of variability was similar to that described by Ellison & Farnsworth (1992) for sponges in a Belizean mangrove habitat.

This lack of consistency between studies could be partly due to the different approaches of the authors, making it very difficult to judge whether a given pattern or process would be variable or consistent through time. For example, the depth varied from shallow water (this study) to 35 m (Hughes 1996). It is an almost indisputable fact that the shallow-water sponge populations (this study) are subjected to great temporal variations as a result of the constant changes taking place in their environments (Burton 1949; Sarà 1970). However, although our data support this assumption, this does not seem to be a general pattern, because some works showed that the composition of sponges also exhibits long periods of stability in shallow coral reef ecosystems from the east Pacific Ocean

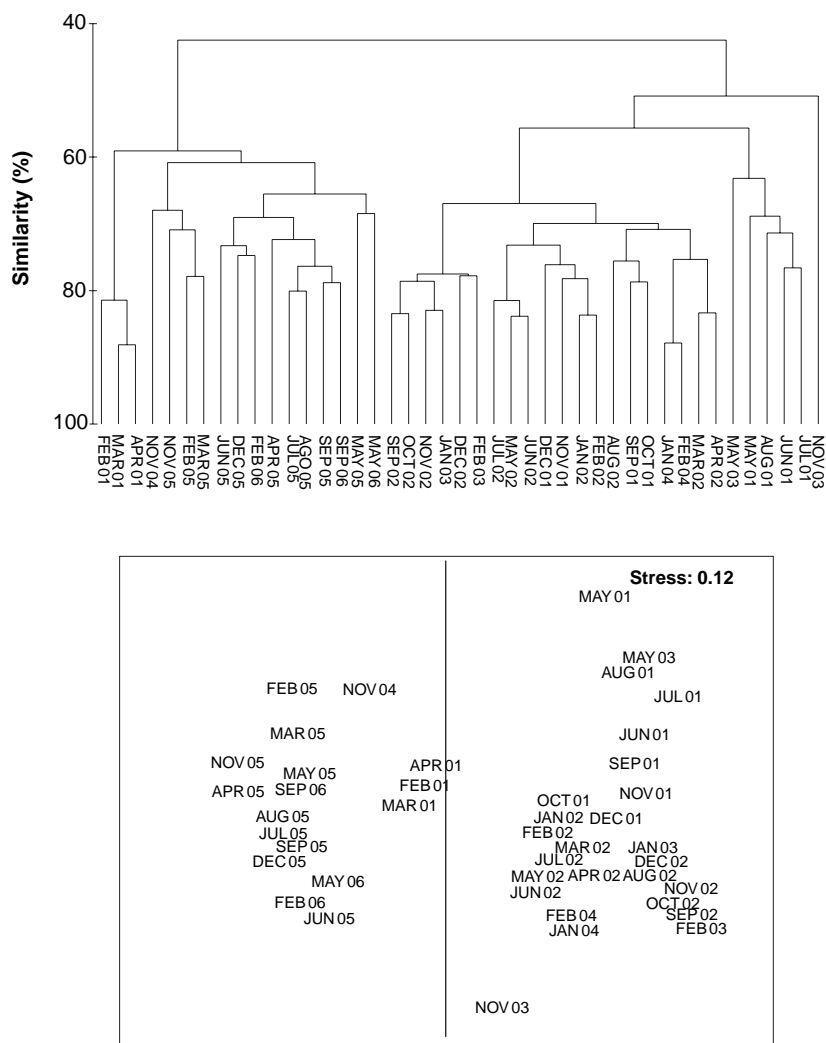


**Fig. 11.** Patterns of occurrence of fusions (plots to the left) and fissions (plots to the right) of *Haliclona coerulea* (a), *Mycale cecilia* (b), *Microciona sp.* (c), and *Callyspongia californica* (d).

(see Wulff 2001, 2006). The sampling area varied from a few meters (Pansini & Pronzato 1990) to 72 m<sup>2</sup> (this study), and the sampling intervals ranged from annual or bi-annual (Wulff 2001, 2006) to monthly or bi-monthly (this study). The latter is especially important, as analysis on longer scales used by other authors could give inaccurate impressions of community dynamics because a much more dynamic community is perceived at shorter sampling intervals (Bingham & Young 1995). The frequency of perturbation controls the temporal scale at which ecological transitions take place. In stable environments where biotic interactions are more important structuring agents, longer sampling intervals may be appropriate (for example annually or bi-annually) (Wulff 2001, 2006). However, in the rapidly changing sponge assemblages in Mazatlán Bay, frequent stochastic events destabilize the

species assemblages and prevent longer-term ecological processes, such as competition, from structuring a more stable community. So, many censuses per year are required.

On the other hand, the temporal variation of most of the species in Mazatlán Bay was very heterogeneous, fluctuating in a different way each year and with little evidence of seasonality. Only a very few species, such as *Microciona sp.*, presented a clear seasonal pattern of abundance. This lack of regularity is difficult to explain. It could be partly related to stochastic (non-predictable) processes. Each year, a considerable number of sponges are found on the beaches around the sampling sites, some of them detached together with their substrata (J. L. Carballo, unpublished data, Fig. 16). This occurs in the moments of intense swell provoked by the winds or tropi-



**Fig. 12.** Cluster analysis of samplings based upon group-average clustering using Bray–Curtis similarity (top). nMDS ordination for the sponge assemblages over time (bottom). The vertical line in the nMDS split the assemblages of the two main periods of study (see Discussion for more information).

cal storms, affecting only the massive (such as *H. coerulea*), or branched species (such as *Mycale aff. parishii*), in a similar way to the hurricanes in the Caribbean (Wulff 1995). The preliminary information showed that these processes are variable both intra- and inter-annually, and they could be partly responsible for the irregular variation in the abundance of these species. Nevertheless, this is not the only possible explanation, because they do not seem to affect most of the encrusting sponges, which also fluctuated very irregularly and constitute more than the 80% of the species.

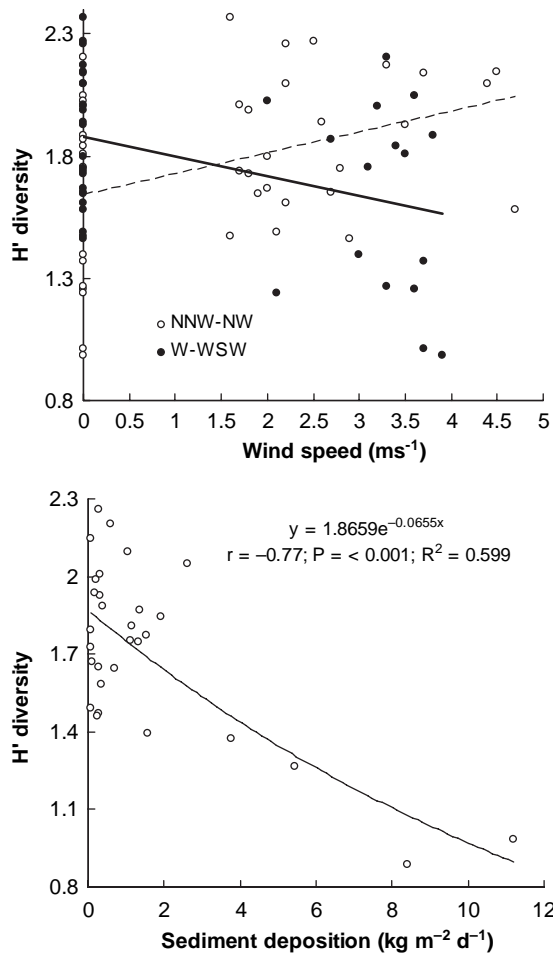
**Searching for an explanation in the patterns: winds and waves**

Equilibrium communities are generally thought to be structured by biotic interactions (primarily competition), whereas non-equilibrium community dynamics are controlled by physical disturbance and stochastic events (see

Dayton 1984). The assemblages in Mazatlán Bay showed the high variability that is characteristic of a community controlled by disturbances. However, despite such variability, it was possible to detect an apparent short-term pattern (intra-annual) that was consistent most of the years.

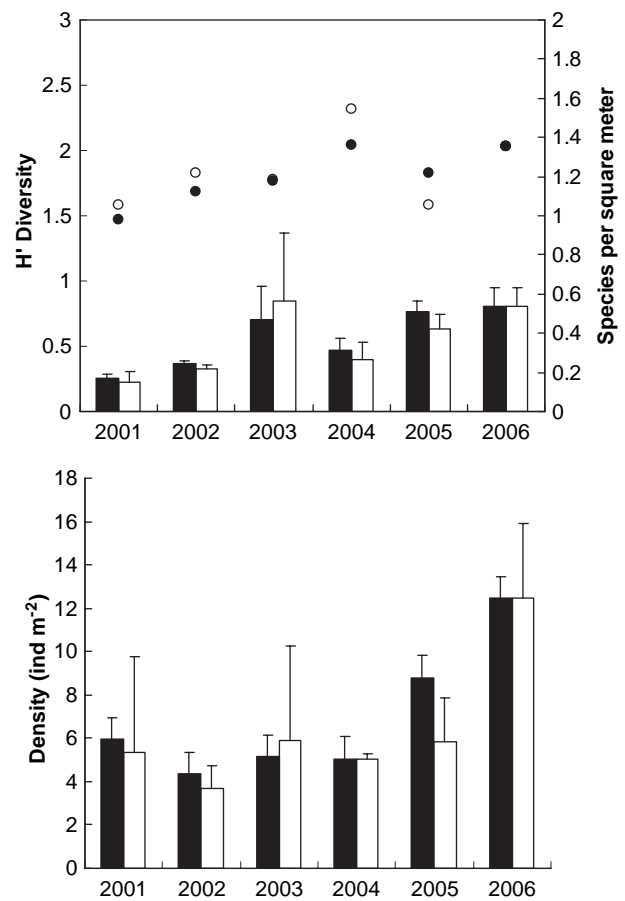
But what destabilizes the sponge assemblages in Mazatlán Bay and produces the large fluctuations in abundance and diversity? Sponge diversity was consistently higher during the months previous to the change in the direction of the dominant winds, and the significant correlation established between sediment deposition and diversity suggests that this was one of the major factors controlling the short-term temporal pattern of the assemblages.

Interestingly, many marine ecosystems in different regions of the world show surprising parallels in this aspect. For example, Sandston reefs (Fortaleza, NE Brazil, Atlantic Ocean) are characterized by warm waters year round, but strong swells occur when the winds are



**Fig. 13.** Relationship between wind speed split in its two main directions and H' diversity (top). Gross line and dark circles represent the winds coming from the southwest (W-WSW), and dotted line and open circles represents the winds coming from the northwest (NNW-NW). Regression analysis between H' diversity and sediment deposition (bottom).

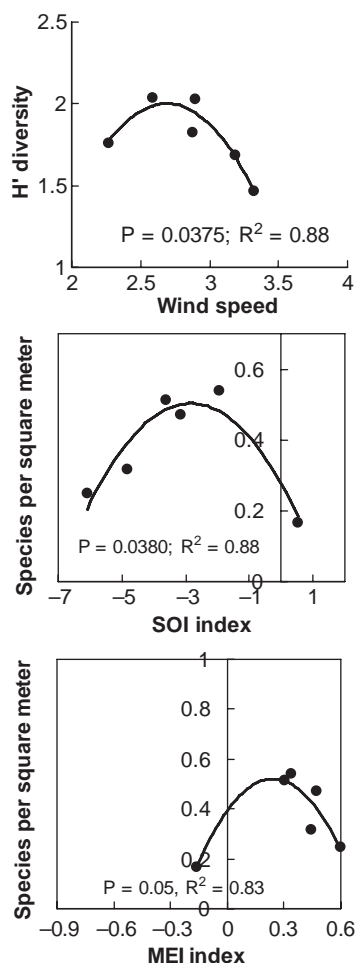
stronger (August–January) (Silva *et al.* 2002). During this time, the abundant sand deposited on top and around the sandstone reefs may become suspended and increase stress for sponges, a common occurrence on beach-worn debris (Salani *et al.* 2006). The influence of large-scale natural disturbance from winter storms (northers) and river runoff are responsible for a naturally impoverished macroinfauna community from the Gulf of Mexico (Hernández-Arana *et al.* 2003). The northers season on the Campeche Shelf is consistently linked to strong winds of 20–30 cm s<sup>-1</sup> (Salas de León *et al.* 1992), and to the resulting lower biomass on the terrigenous shelf (Hernández-Arana *et al.* 2003). The action of storms is also a very common feature of rocky coasts worldwide, and they are an important factor structuring littoral benthic communities, as waves may travel large distances from where they



**Fig. 14.** Inter-annual variation of the H' diversity (circles to the left y-axis), and species per square meter (bars to the right y-axis) during the period of study (top). The black circles and bars using all the months sampled each year. The open circles and bars using only the shared months (see Results for more information). Inter-annual variation of the mean density (bottom). The black bars using all the months sampled each year. The open bars using only the shared months (see Results for more information). Vertical lines indicate standard error.

are generated. Wave action and rain are also responsible for large fluxes of sediment along rocky cliffs in the Ligurian Sea (Italy) (peaking during Spring) (Bavestrello *et al.* 1991). Similarly, wave disturbance associated with winter storms on the California inner shelf is thought to be responsible for macroinfauna zonation and strong fluctuations in densities of opportunistic species (Oliver *et al.* 1980). In a region of Kenya, the rainy season (May–November) coincides with southeast monsoon winds, which entrain inshore currents and river discharge northward, affecting a high-diversity coral reef ecosystem (McClanahan 1988, 1990; McClanahan & Mutere 1994).

Wind stress also limits benthic secondary production and regulates benthic processes through disturbance of shallow shelf benthos (Emerson 1989), and this effect is not limited to shallow waters, as storms are presumed to



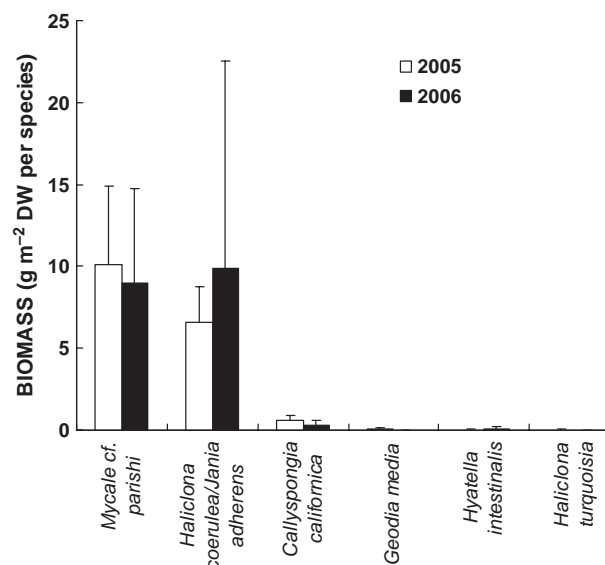
**Fig. 15.** Quadratic polynomial regression between mean annual  $H'$  diversity and mean annual wind speed in the area of study (top). Quadratic polynomial regression between mean annual species richness and mean annual Southern Oscillation Index (middle). Quadratic polynomial regression between mean annual species richness and mean annual Multivariate ENSO Index (bottom). Each point in the plots represent 1 year of the study.

re-suspend sediment sizes from 2.5 to 6 mm at depths of 50–80 m (Logan *et al.* 1969).

In the Antarctic waters, changes in the zonal winds during the 1982–1983 ENSO event were associated to long-term benthic biological dynamics. This change modified the circulation pattern within McMurdo Sound during that period, which accounted for the strong northward flow that coincided with the beginning of strong platelet ice formation, after a decade of low anchor ice and platelet ice formation (Dayton 1989).

**Integrating local and large-scale factors**

Marine ecosystems must endure both large-scale and local natural processes. However, until recently, most research



**Fig. 16.** Biomass of sponges found ashore on the beaches near to the sampling area during 2005 (open bars), and 2006 (black bars). Vertical lines indicate standard error. Data not published. Methodology not described in Material and Methods. The plot is shown only to highlight the effect of the winds and swell on the sponge assemblages (see Discussion for more information).

focused on local-scale explanations of community patterns. Thus, the attempt to integrate the role of large-scale factors with local-scale processes remains a subject of major interest in ecology (Menge & Olson 1990).

A consistent short-term diversity pattern was found most of the years, which in part was controlled by local factors. In fact, the most important correlation regarding the biological pattern was the one established between sediment deposition and diversity (59.9% of the observed variance), which clearly shows how high levels of sediment deposition are detrimental to the diversity of sponge assemblages (Carballo 2006; Bell *et al.* 2002; Bell 2004). Raised levels of sedimentation have been proposed to explain impoverished sponge communities (Sarà & Vacelet 1973), because if siltation is excessive it can cause a reduction in filtration, or stop it completely (Reiswig 1971). It can also increase water turbidity, affecting the species living in association with photosynthetic symbionts (Sarà & Vacelet 1973).

Thus, the maintenance of the sponge assemblage in areas seasonally influenced by sand deposition may involve periods of growth and retraction (Stone 1970; Elvin 1976), as has also been documented for other organisms such as algae, which are restricted to a short growth season (Lieberman *et al.* 1979). In addition, the high proportion of coarse sand (>1.4 mm in diameter) also indicated a very high energy in the environment that, combined with the effect of silting, most likely abraded



and removed sponges and other organisms from the rock surfaces, reducing abundance for most of the conspicuous taxa, and affecting the structure of the community by the elimination of species. In fact, a few of these conspicuous taxa are found on the beaches around the sampling sites, some of them detached together with their substrata. The persistent low number of species is likely a result of this combined physical process (silting and abrasion). The domination of encrusting and cushion-shaped species (>80% of sponges) also confirms it (Bell & Smith 2004). Similar studies have showed that a high sediment deposition influenced the diversity of benthic assemblages by excluding less tolerant species and by favouring monopolization of space by the most tolerant species (Engledow & Bolton 1994).

However, the assemblages also fluctuated largely between years, and the annual pattern of diversity also correlated positively with local variables like wind speed (88% of the variance observed) and sediment deposition (69% of the variance observed). Solid data that integrate local-scale with large-scale physical processes are lacking, despite evidence suggesting they are coupled. In McMurdo Sound (Antarctica), for example, zonal winds (a local process) associated with the 1982–1983 ENSO event (a large-scale process) were responsible for changes in the water circulation pattern, which modified the dynamics of the benthic community (Dayton 1989). Interestingly, the relationships between the annual pattern diversity and the global climatic variables (SOI & MEI) were also strong (82% and 88% of the observed variance, for MEI and SOI, respectively), showing that both large-scale and local natural processes are responsible for the pattern.

In ecological terms, it is important to identify the proportion of variance in biological time series which may be attributed to climate variability, and this study is consistent with predictions of changes in the benthic community associated with such variability, as these indices (MEI and SOI) integrate the most important variables related to the climate at a global scale, such as rains, winds, water and air temperature, sea-level pressure and even the degree of cloudiness (Wolter 1987; Wolter & Timlin 1993, 1998).

Responses of benthic assemblages to ENSO fluctuations are also well-known (Paine 1986). These indices have been proven to be related to biological processes in several papers, and interesting relationships have been previously documented between an ENSO event and diversity and biomass of macroalgal assemblages (Carballo *et al.* 2002), changes in the distribution and abundance of sponges (Dayton 1989), or with the annual numbers of green turtles (*Chelonia mydas*) breeding around northern Australia (Limpus & Nicholls 1988).

### Sponges as bioindicators: *Tedania* sp. as bioindicator of change in the global surface water

The life habits of sponges make them excellent bioindicators for evaluating the health of the marine environment (Carballo & Naranjo 2002). Research has indicated that marine sponges are suitable as biomonitors of heavy metal pollution (Patel *et al.* 1985) and as biomarkers for the monitoring of physical and chemical stress (Pérez *et al.* 2002). In addition, sponges have the potential to provide unusually detailed information about the ocean, and thus climate variations in the past (Ellwood & Kelly 2003a,b).

*Tedania* sp. is a temperate species typical of the northern Sea of Cortez, where the average water temperature is lower than in Mazatlán Bay. It seems that only during colder temperatures, as occurred during the last two La Niña events, can this species reach more tropical latitudes. We could consider *Tedania* sp. as a good indicator of change in the global surface water temperature in the East Pacific Ocean, as we found an interesting relationship between the abundance of this species and the positive values of the Southern Oscillation Cycle.

### Conclusions

We can conclude that shallow sponge assemblages in rocky tropical systems are dynamic, reflecting not only seasonal and annual variation in environmental conditions, but also the effects of local disturbances, which are also variable both in the short- as well as in the long-term (Carballo 2006; Carballo & Nava 2007). Species composition changed greatly on short time scales and structuring processes occurred on very short time scales (*c.* 4 months). The results showed a high species turnover both on a short- and a long-time scale, and at both scales the assemblage changes are largely consistent with local and global environmental changes. The paper also constitutes an example of how large-scale physical processes exert profound biological effects over long-time periods.

A critical factor when judging possible effects of the changes reported here on the coastal ecosystem is the degree of generality of these patterns; there was little direct evidence to judge whether these changes are of a general nature for the entire Eastern Pacific Ocean. Interestingly, a similar short-term pattern has been found almost 800 km away from our area of study for macroalgal assemblages and their associated fauna, with higher values of diversity in winter than in summer (Steller *et al.* 2003). Physical disturbance (such as wind stress, waves and storms) is probably a major structuring force not only for shallow water rocky bottoms from Mazatlán Bay,

but also for coral reef ecosystems. Studies carried out on coral reefs in the Eastern Pacific also indicated that wave action and sediment movement have a strong control on coral reef dynamics (Glynn 1976).

Although the generalization of the response of sponge assemblages (and indeed the entire benthic community) to physical processes such as wind stress, waves and storms needs to be treated with caution, interestingly, the same contrasting pattern in the season (rainy *versus* dry) seems to drive ecological structure in benthic communities from the Gulf of Mexico (Hernández-Arana *et al.* 2003).

### Acknowledgements

We are grateful to the following sources of funding: CONABIO FB666/S019/99, CONABIO FB789/AA004/02, CONABIO DJ007/26 and CONACYT SEP-2003-C02-42550. This work was carried out with the permission of SAGARPA (Permit numbers: DGOPA.02476.220306.0985 and DGOPA.06648.140807.3121). We thank Clara Ramírez Jáuregui, Pedro Allende and Victoria Montes for help with the literature and images, German Ramírez Reséndiz and Carlos Suárez for their computer assistance, and Jose Salgado, Arturo Nuñez, Alberto Castro, Juan Toto and Sergio Rendón for their assistance in the field samplings. Our sincere gratitude to the anonymous reviewers who helped to improve the manuscript.

### References

- Bakus G.J., Green K.D. (1987) The distribution of marine sponges collected from the 1976–1978 Bureau of Land Management Southern California Bight Program. *Bulletin of the Southern California Academy of Science*, **86**, 57–88.
- Barnes D.K.A. (1999) High diversity of tropical intertidal zone sponges in temperature, salinity and current extremes. *African Journal of Ecology*, **37**, 424–434.
- Barry J.P., Baxter C.H., Sagarin R.D., Gilman S.E. (1995) Climate-related, long-term faunal changes in a California rocky intertidal community. *Science*, **267**, 672–675.
- Bavestrello G., Cattaneo-Vietti R., Danovaro R., Fabiano M. (1991) Detritus rolling down a vertical cliff of the Ligurian Sea (Italy): the ecological role in hard bottom communities. *PSZN: Marine Ecology*, **12**, 281–292.
- Bell J.J. (2004) Evidence for morphology-induced sediment settlement prevention on the tubular sponge *Haliclona urceolus*. *Marine Biology*, **146**, 29–38.
- Bell J.J., Barnes D.K.A. (2000a) A sponge diversity centre within a marine “island”. *Hydrobiologia*, **440**, 55–64.
- Bell J.J., Barnes D.K.A. (2000b) The distribution and prevalence of sponges in relation to environmental gradients within a temperate sea lough: inclined cliff surfaces. *Diversity and Distributions*, **6**, 305–323.
- Bell J.J., Smith D. (2004) Ecology of sponge assemblages (Porifera) in the Wakatobi region, south-east Sulawesi, Indonesia: richness and abundance. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, **84**, 581–591.
- Bell J.J., Barnes D.K.A., Shaw C. (2002) Branching dynamics of two species of arborescent demosponge: the effect of flow regime and bathymetry. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**, 279–294.
- Bell J.J., Burton M., Bullimore B., Newman P.B., Lock K. (2006) Morphological monitoring of subtidal sponge assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, **311**, 79–91.
- Bergquist P.R. (1978) *Sponges*. Hutchinson, London: 268 pp.
- Bingham B.L., Young C.M. (1995) Stochastic events and dynamics of a Mangrove root epifaunal community. *PSZN: Marine Ecology*, **16**, 145–163.
- Buchanan J.B., Moore J.J. (1986) Long-term studies at a benthic station off the coast of Northumberland. *Hydrobiologia*, **142**, 121–127.
- Buchanan J.B., Kingston P.F., Shearer M. (1974) Long-term population trends of the benthic macrofauna in the offshore mud of the Northumberland coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **54**, 785–795.
- Burton M. (1949) Observations on littoral sponges, including the supposed swarming of larvae, movement and coalescence in mature individuals, longevity and death. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **118**, 893–915.
- Carballo J.L. (2006) Effect of natural sedimentation on the structure of tropical rocky sponge assemblages. *Ecoscience*, **13**, 119–130.
- Carballo J.L., Naranjo S. (2002) Environmental assessment of a large industrial marine complex based on a community of benthic filter-feeders. *Marine Pollution Bulletin*, **44**, 605–610.
- Carballo J.L., Nava H. (2007) Comparison of sponge assemblage patterns between two adjacent tropical rocky habitats (tropical Pacific Ocean, México). *Ecoscience*, **14**, 92–102.
- Carballo J.L., Olabarria C., Garza-Osuna T. (2002) Analysis of four macroalgal assemblages along the Pacific Mexican coast during and after 1997–1998 El Niño. *Ecosystem*, **5**, 749–760.
- Corriero G., Longo C., Mercurio M., Marchini A., Occhipinti-Ambrogi A. (2007) Porifera and Bryozoa on artificial hard bottoms in the Venice Lagoon: spatial distribution and temporal changes in the northern basin. *Italian Journal of Zoology*, **74**, 21–29.
- Dayton P.K. (1984) Processes structuring some marine communities: are they general? In: Strong D.R., Simberloff D., Abele L.G., Thistle A.B. (Eds), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, NJ: 181–197.
- Dayton P.K. (1989) Interdecadal variation in an Antarctic sponge and its predators from oceanographic shifts. *Science*, **245**, 1484–1486.
- Diaz M.C., Alvarez B., Laughlin R.A. (1990) The sponge fauna on a fringing coral reef in Venezuela, II: Community struc-

- ture. In: Rützler K. (Ed.), *New Perspectives in Sponge Biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 367–375.
- Dye A.H. (1998) Community-level analyses of long-term changes in rocky littoral fauna from South Africa. *Marine Ecology Progress Series*, **164**, 47–57.
- Ellison A.M., Farnsworth E.J. (1992) The ecology of Belizean mangrove-root fouling communities: patterns of epibiont distribution and abundance, and effects on root growth. *Hydrobiologia*, **247**, 87–98.
- Ellwood M., Kelly M. (2003) Sponge “tree rings”: new indicators of ocean variability? *Water & Atmosphere*, **11**, 25–27.
- Elvin D.W. (1976) Seasonal growth and reproduction of an intertidal sponge, *Haliclona permollis* (Bowerbank). *Biological Bulletin*, **151**, 108–125.
- Emerson C.W. (1989) Wind stress limitation of benthic secondary production in shallow, soft-sediment communities. *Marine Ecology Progress Series*, **53**, 65–77.
- Engledow H.R., Bolton J.J. (1994) Seaweed  $\alpha$ -diversity within the lower eulittoral zone in Namibia: the effects of wave action, sand inundation, mussels and limpets. *Botanica Marina*, **37**, 267–276.
- Estacio F., Adiego E., Carballo J.L., Sánchez-Moyano E., Izquierdo J.J., García-Gómez J.C. (1999) Interpreting temporal disturbances in an estuarine benthic community under combined anthropogenic and climatic effects. *Journal of Coastal Research*, **15**, 155–167.
- Field J.G., Clarke K.R., Warwick M. (1982) A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, **8**, 37–52.
- Fromentin J.M., Ibañez F., Dauvin J.C., Dewarumez J.M., Elkaim B. (1997) Long-term changes of four macrobenthic assemblages from 1978 to 1992. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **77**, 287–310.
- Fromont J., Garson M. (1999) Sponge bleaching on the West and East coast of Australia. *Coral Reefs*, **18**, 340.
- Garrabou J., Zabala M. (2001) Growth dynamics in four Mediterranean demosponges. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **52**, 293–303.
- Gido K.B., Schaefer J.F., Pigg J. (2004) Patterns of fish invasions in the Great Plains of North America. *Biological Conservation*, **118**, 121–131.
- Glynn P.W. (1976) Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological Monographs*, **46**, 431–456.
- Gray J.S., Christie H. (1983) Predicting long-term changes in marine benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, **13**, 87–94.
- Harrison D.E., Vecchi G.A. (2001) El Niño and La Niña equatorial Pacific thermocline depth and sea surface temperature anomalies, 1986–1998. *Geophysical Research Letters*, **28**, 1051–1054.
- Hartnoll R.G., Hawkins S.J. (1980) Monitoring rocky-shore communities: a critical look at spatial and temporal variation. *Helgoland Marine Research*, **33**, 484–494.
- Hernández-Arana H.A., Rowden A.A., Attrill M.J., Warwick R.M., Gould-Bouchot G. (2003) Large-scale environmental influences on the benthic macroinfauna of the southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58**, 825–841.
- Hughes T.P. (1996) Demographic approaches to community dynamics: a coral reef example. *Ecology*, **77**(7), 2256–2260.
- Inman D.L. (1952) Measures of describing the size distribution of sediments. *Journal of Sedimentology and Petrology*, **22**(3), 125–145.
- Kröncke I., Dippner J.W., Heyen H., Zeiss B. (1998) Long-term changes in macrofaunal communities off Norderney (East Frisia, Germany) in relation to climate variability. *Marine Ecology Progress Series*, **167**, 25–36.
- Levin S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943–1967.
- Lieberman M., John D.M., Lieberman D. (1979) Ecology of subtidal algae on seasonally devastated cobble substrate off Ghana. *Ecology*, **60**(6), 1151–1161.
- Likens G.E. (1989) *Long-Term Studies in Ecology*. Springer-Verlag, New York, NY: 214 pp.
- Limpus C.J., Nicholls N. (1988) The Southern Oscillation regulates the annual numbers of green turtles (*Chelonia mydas*) breeding around northern Australia. *Australian Journal of Wildlife Research*, **15**, 157–161.
- Logan B.W., Harding J.L., Ahr W.M., Willians J.D., Snead R.G. (1969) Carbonate sediments and reefs. Yucatan shelf, Mexico. *American Association of Petroleum Geologist Memoir*, **11**, 1–198.
- Lundälv T., Christie H. (1986) Comparative trends and ecological patterns of rocky subtidal communities in the Swedish and Norwegian Skagerrak area. *Hydrobiologia*, **142**, 71–80.
- Lundälv T., Larsson C., Lennart A. (2004) Long-term trends in algal-dominated rocky subtidal communities on the Swedish west coast – a transitional system? *Hydrobiologia*, **142**, 81–95.
- Marquez E. (2006) Analyse de series photographiques à long terme: étude des traits de vie d'espèces longévues des communautés du coralligène de Méditerranée. Master thesis. Université de la Méditerranée (Aix-Marseille II). Centre d'Océanologie de Marseille: 28 pp.
- McClanahan T.R. (1988) Seasonality in East Africa's coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, **44**, 191–199.
- McClanahan T.R. (1990) Kenyan coral reef-associated gastropod assemblages: distribution and diversity patterns. *Coral Reefs*, **9**, 63–74.
- McClanahan T.R., Mutere J.C. (1994) Coral and sea urchin assemblage structure and interrelationships in Kenya reef lagoons. *Hydrobiologia*, **286**, 109–124.
- Menge B.A., Olson A.M. (1990) Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**, 52–57.
- Muricy G. (1991) Structure des peuplements de spongiaires autour de l'égout de Cortiou (Marseille, France). *Vie Milieu*, **41**, 205–221.

- Oliver J.S., Slattery P.N., Hulberg L.W., Nybakken J.W. (1980) Relationships between wave disturbance and zonation of benthic invertebrates communities along a subtidal high energy beach in Monterey bay, California. *Fishery Bulletin*, **78**, 437–454.
- Ott J.A. (1981) Adaptative strategies at the ecosystem level: examples from two benthic marine systems. *PSZN: Marine Ecology*, **2**, 97–180.
- Paine R.T. (1986) Benthic community-water column coupling during the 1982–1983 El Niño. Are community changes at high latitudes attributable to cause or coincidence? *Limnology and Oceanography*, **31**, 351–360.
- Pansini M., Pronzato R. (1990) Observations on the dynamics of a Mediterranean sponge community. In: Rützler K. (Ed.), *New Perspectives in Sponge Biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 404–415.
- Patel B., Balani M.C., Patel S. (1985) Sponge “sentinel” of heavy metals. *Science of the Total Environment*, **41**, 143–152.
- Pearson T.H., Duncan G., Nuttall J. (1986) Long term changes in the benthic communities of Loch Linnhe and Loch Eil (Scotland). *Hydrobiologia*, **142**, 113–119.
- Peraza V.R. (1985) Transporte Litoral de Arenas en Playas de la Costa Sur del Estado de Sinaloa. MSc thesis, Universidad Autónoma de México, México DF, 57 pp.
- Pérez T., Sarrazin L., Rebouillon P., Vacelet J. (2002) First evidences of surfactant biodegradation by marine sponges (Porifera): an experimental study with a linear alkylbenzene-sulfonate. *Hydrobiologia*, **489**, 225–233.
- Philander S.G.H. (1990) *El Niño, La Niña and the Southern Oscillation*. Academic Press, San Diego: 289 pp.
- Pronzato R., Manconi R. (1995) Long-term dynamics of a freshwater sponge population. *Freshwater Biology*, **33**, 485–495.
- Reiswig H.M. (1971) Particle feeding in natural populations of three marine demosponges. *Biological Bulletin*, **141**, 568–591.
- Ricciardi A., Bourget E. (1999) Global patterns of macroinvertebrate biomass in marine intertidal communities. *Marine Ecology Progress Series*, **185**, 21–35.
- Salani S., Lotufo T.M.D.C., Hajdu E. (2006) *Sigmaxinella cearensis* sp. nov. from sandstone reefs off Fortaleza (Ceará State, Brazil) (Desmacellidae, Mycalina, Poecilosclerida, Demospongiae). *Zootaxa*, **1369**, 43–53.
- Salas de Leon D.A., Monreal-Gomez M.A., Ramirez J.A. (1992) Periodos característicos en las oscilaciones de parámetros meteorológicos en Cayo Arcos, Mexico. *Atmosfera*, **5**, 193–205.
- Sarà M. (1966) Studio quantitativo della distribuzione dei Poriferi in ambienti superficiali della Riviera Ligure di Levante. *Archivio Oceanografico e Limnologico*, **14**(3), 365–386.
- Sarà M. (1970) Competition and cooperation in sponge population. In: Fry W.G. (Ed.), *The Biology of the Porifera*. Academic Press, London: 273–284.
- Sarà M., Vacelet J. (1973) Écologie des Démosponges. In: Grassé P.P. (Ed.), *Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie*. Masson et Cie., Paris: 463–516.
- Silva B.B.da., Alves J.J.A., Cavalcanti E.P., Dantas R.T. (2002) Wind energy potential for the prevailing direction in North-east Brazil. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, **6**, 431–439.
- Southward A.J., Hawkins S.J., Burrows M.T. (1995) Seventy years’ observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. *Journal of Thermal Biology*, **20**, 127–155.
- Steller D.L., Riosmena-Rodríguez R., Foster M.S., Roberts C.A. (2003) Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, 5–20.
- Stone A.R. (1970) Growth and reproduction of *Hymeniacidon perleve* (Montagu) in Langstone Harbour, Hampshire. *Journal of Zoology*, **161**, 443–459.
- Sutherland J.P. (1980) Dynamics of the epibenthic community on roots of the mangrove *Rhizophora mangle*, at Bahia de Buche, Venezuela. *Marine Biology*, **58**, 75–84.
- Underwood A.J. (1999) History and recruitment in structure of intertidal assemblages on rocky shores: an introduction to problems for interpretation of natural change. In: Whitfield M., Matthews J., Reynolds C. (Eds), *Aquatic Life Cycle Strategies: Survival in a Variable Environment*. Institute of Biology, London: 79–96.
- Vicente P. (1989) Regional commercial sponge extinctions in the West Indies: are recent climatic changes responsible? *PSZN: Marine Ecology*, **10**(2), 179–191.
- Vicente P. (1990) Response of sponges with autotrophic endosymbionts during the coral-bleaching episode in Puerto Rico. *Coral Reefs*, **8**, 199–202.
- Wilkinson C.R., Cheshire A.C. (1989) Patterns in the distribution of sponge populations across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, **8**, 127–134.
- Wolter K. (1987) The Southern Oscillation in surface circulation and climate over the tropical Atlantic, Eastern Pacific, and Indian Oceans as captured by cluster analysis. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, **26**, 540–558.
- Wolter K., Timlin M.S. (1993) Monitoring ENSO in COADS with a seasonally adjusted principal component index. *Proceedings of the 17th Climate Diagnostics Workshop, Norman, OK, NOAA/N MC/CAC, NSSL, Oklahoma Clim. Survey, CIMMS and the School of Meteorology, University of Oklahoma*: 52–57.
- Wolter K., Timlin M.S. (1998) Measuring the strength of ENSO – how does 1997/98 rank? *Weather*, **53**, 315–324.
- Wulff J.L. (1990) Patterns and processes of size change in Caribbean demosponges of branching morphology. In: Rützler K. (Ed.), *New Perspectives in Sponge Biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 425–435.

- Wulff J.L. (1995) Effects of a hurricane on survival and orientation of large erect coral reef sponges. *Coral Reefs*, **14**, 55–61.
- Wulff J.L. (2001) Assessing and monitoring coral reef sponges: why and how? *Bulletin of Marine Science*, **69**(2), 831–846.
- Wulff J. (2005) Trade-offs in resistance to competitors and predators, and their effects on the diversity of tropical marine sponges. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 313–321.
- Wulff J.L. (2006) Rapid diversity and abundance decline in a Caribbean coral reef sponge community. *Biological Conservation*, **127**, 167–176.
- Zea S. (1994) Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs at Santa Marta, Colombia Caribbean. In: van Soest R.W.M., van Kempen T.M.G., Braekman J.C. (Eds), *Sponges in Time and Space: Biology, Chemistry, Paleontology*. Balkema, Rotterdam: 257–264.