



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
BIOLOGÍA MARINA

ESTRUCTURA COMUNITARIA DE MOLUSCOS OPISTOBRANQUIOS EN  
DOS ARRECIFES DEL PARQUE NACIONAL SISTEMA ARRECIFAL  
VERACRUZANO

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**BIÓL. XOCHITL GUADALUPE VITAL ARRIAGA**

TUTORA PRINCIPAL

DRA. EDNA NARANJO GARCÍA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

DR. MICHEL EDMOND HENDRICKX RENERS, ICML MAZATLÁN, UNAM

DR. ALEJANDRO GRANADOS BARBA, ICIMAP, UV

MÉXICO, D. F. ENERO 2016



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



Universidad Nacional Autónoma de México

*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Estructura comunitaria de moluscos opisthobranchios en dos arrecifes del Parque  
Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

Maestra en Ciencias

(Biología Marina)

p r e s e n t a

Biól. Xochitl Guadalupe Vital Arriaga

Directora de Tesis: Dra. Edna Naranjo García

Comité académico:

Dr. Michel Edmond Hendrickx Reners  
Dr. Alejandro Granados Barba  
Dr. Nuno Dias Marques Simões  
Dr. Horacio Pérez España

Asesores Externos:

Dr. Ángel Valdés  
Dr. Lorenzo Álvarez Filip

México, D. F. 2016

Para mis papás, Antonio y Mariluz, porque me enseñaron a volar... y a nadar.

*Ab imo pectore*

*“Soy las ganas de conocer lo que hay (dentro y) después del mar”*

-Calle 13-

## **Agradecimientos**

A la Universidad Nacional Autónoma de México, al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) y al Instituto de Biología (IBUNAM) por permitirme continuar mis estudios dentro de sus instalaciones.

A la Dra. Edna Naranjo, por aceptar ser mi tutora, por su tiempo para formarme académicamente, por sus consejos y comentarios, por apoyarme durante la realización de este trabajo y, porque hace más de seis años me transmitió una admiración y cariño hacia los moluscos que ha incrementado mientras más los conozco.

A mi comité académico: Dr. Michel Hendrickx, Dr. Alejandro Granados, Dr. Horacio Pérez, Dr. Lorenzo Álvarez, Dr. Nuno Dias y Dr. Ángel Valdés por su tiempo, sus comentarios y su apoyo para realizar lo mejor posible este trabajo.

Al personal de la Coordinación del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (PCMyL): Dra. Gloria Vilaclara, Diana, Chantal, Lupita y Gaby por su disposición para resolver mis dudas y peticiones, así como por toda su ayuda en todos los trámites.

Al Dr. Ángel Valdés y la M. en C. Deneb Ortigosa por su valiosa ayuda con la identificación de especies.

A todos los que me apoyaron en campo, Vanis, Fel, Angy, Carlos, Germán, Brian, Manuel, Moni, Quetza, Andrea y Francisco, por divertirse y sufrir conmigo en la gratificante pero dura tarea de buscar babosas marinas. ¡Muchas gracias!

Al M. en C. Brian Urbano, al Dr. Pablo Hernández del ICMyL y al Dr. Jeffrey Sibaja de la Universidad de Costa Rica, por todos sus comentarios, observaciones y guía con el análisis estadístico.

A la Biól. Aurora Marrón por la ayuda con la elaboración de mis mapas.

A los integrantes del Laboratorio de Malacología del ICMyL con énfasis a la Dra. Martha Reguero, por incorporarme a su equipo, por la ayuda y por el préstamo de material y literatura, así como a mi colega de la CNMO, Sebas, por la compañía.

To Ángel and his students Sabrina, Jenny, Tabitha and Natalie for accepting me in their lab, for the infinite help and for hanging out with me in California and Portugal.

Al PCMyL por el apoyo económico para asistir al “2° Curso-Taller de Malacología” en Mazatlán, Sinaloa y al “5th International Workshop on Opisthobranchs” en Porto, Portugal.

Al Instituto Smithsonian de Investigación Tropical (STRI) en Bocas del Toro, Panamá por la beca otorgada para asistir al curso “Taxonomy and Biology of Sea Slugs”.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para realizar mis estudios de Maestría.

## Agradecimientos personales

A mi papá Antonio por luchar por la vida, la suya y la de los demás. A mi mamá Mariluz por ser mi ejemplo de mujer, académica y personalmente. Ustedes son mi sinónimo de fortaleza, belleza, inteligencia y generosidad.

A mi Luz y mi Citlalli, por iluminarme con su brillo y ejemplo y, a mi cuñado Kerby, por la gran ayuda que nos ha dado. Gracias por su cariño.

A toda mi familia, por su enorme apoyo en las buenas y en las malas, siempre están presentes en mis pensamientos estemos cerca o lejos.

A mis amiguitos del Posgrado, Gabrielo, Xime, Marianita, Iris y Jaz (mi colega que quiero mucho... a veces) por compartir y apoyarme a su manera (y hacer más divertidas las clases).

A Deneb Ortigosa y Brian Urbano por todo. Agradezco mucho el conocerlos y su apoyo perdurable en la malacología.

A los amigos y familia que hicieron posible que viajara tanto durante la maestría al darme alojamiento o apoyarme de alguna manera. Especialmente dos personas: Marc, my dear friend without whom I wouldn't have been able to stay in California for two intense and fun weeks. E o meu tio brasileiro, quem tem dito adeus antes do tempo e já não está conosco: Didí, obrigada por receber-me com os braços abertos e pelo carinho.

A la familia Sibaja García y Fio (mis maes preferidos), por la hospitalidad, and to all my sea-slugs' colleagues from the STRI course. It was really enriching spending two weeks with all of you, thank you for the adventure.

Al CELE y al IIB por ampliar mi mundo a través de los idiomas que me enseñaron y, por darme amigos con quién practicarlos.

Al Equipo de Buceo de Ciencias (EBC) por entrenarme como buceador y darme la oportunidad de superarme deportivamente, así como al Taller Coreográfico de la UNAM por fortalecerme física y mentalmente por medio de la Contrología.

A mis viejos amigos que me han demostrado que están y estarán conmigo en estos caminos de la vida (aunque no sean como yo pensaba...).

A mi *alma mater per semper*, la UNAM, por haberme abierto las puertas a los doce años de edad y por haber convertido mi corazón en azul y mi piel en dorada.

Y finalmente agradezco a todas las personas que han luchado por la educación pública, gratuita, laica, científica y popular, porque gracias a ellas las escuelas públicas como la UNAM aún están abiertas para muchos (sí, a pesar de los filtros) y son una realidad de calidad (sí, a pesar de los defectos).

Gracias. Thank you. Merci. Obrigada. Mulțumesc.

**Este trabajo se pudo realizar debido al financiamiento del proyecto:**

“Los moluscos de México” de la Colección Nacional de Moluscos del Instituto de Biología, UNAM a cargo de la Dra. Edna Naranjo García.

**Además, se agradece**

Al Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) por los permisos de ingreso a los arrecifes.

A CONAPESCA por el permiso de recolección (PPF/DGOPA-026/14).

### **Nota importante:**

Opisthobranchia Milne-Edwards, 1848, se consideraba una subclase dentro de la clase Gastropoda (Schrödl *et al.*, 2011). Sin embargo, análisis de su filogenia en los últimos diez años desintegraron este grupo y demostraron que no todos sus miembros tienen un ancestro en común (Wägele y Klussman-Kolb, 2005; Schrödl *et al.*, 2011; Wägele *et al.*, 2013; Zapata *et al.*, 2014). Actualmente, Opisthobranchia se considera un grupo informal y todos sus integrantes se encuentran clasificados dentro de los Heterobranchia (Bouchet y Rocroi, 2005; Wägele *et al.*, 2013). En años recientes, los trabajos con “opistobranquios” se han incrementado en nuestro país, por ello se decidió conservar dicho término para facilitar su búsqueda en la literatura mientras se aclara el origen y las relaciones filogenéticas dentro de este grupo de moluscos.

## ÍNDICE

RESUMEN .....	IX
1. Introducción.....	1
2. Antecedentes.....	3
2.1 Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) .....	3
2.2 Moluscos opistobranquios .....	5
3. Objetivos e hipótesis.....	7
4. Área de estudio .....	8
4.1 Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV).....	8
4.1.1 Gallega .....	11
4.1.2 Rizo .....	12
5. Grupo de estudio.....	13
5.1 Biología de moluscos opistobranquios .....	13
5.2 Hábitat y ciclo de vida .....	15
5.3 Especificidad alimentaria y temporalidad.....	15
6. Métodos .....	16
6.1 Trabajo de campo.....	16
6.1.1 Muestras .....	17
6.1.2 Registro de datos .....	21
6.2 Análisis de datos .....	22
6.2.1 Determinación de la estructura comunitaria .....	22
6.2.2 Diferencias entre comunidades .....	25
6.2.3 Relación con parámetros físico químicos .....	26
7. Resultados.....	26
7.1 Determinación de la estructura comunitaria .....	26
7.2 Diferencias entre comunidades .....	42
7.3 Relación con parámetros físico químicos .....	45
8. Discusión .....	47
8.1 Determinación de la estructura comunitaria .....	47
8.2 Diferencias entre comunidades .....	53
8.3 Relación con parámetros físico químicos .....	60
Conclusiones.....	66
Literatura citada.....	67
ANEXO I. Información adicional del área de estudio.....	81
ANEXO II. Información complementaria del grupo de estudio .....	83
ANEXO III. Información complementaria del método y los resultados.....	85
ANEXO IV. Información adicional de la discusión .....	87

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano.....	9
Figura 2. Plan corporal general de los principales grupos de opistobranquios.....	14
Figura 3. Puntos de muestreo por temporada en el arrecife Gallega.....	19
Figura 4. Puntos de muestreo por temporada en el arrecife Rizo.....	20
Figura 5. Curva basada en el muestreo, de ambos arrecifes, que utiliza la rarefacción y la extrapolación del tamaño de la muestra.....	29
Figura 6. Curva de acumulación de especies en ambos arrecifes de acuerdo con los datos observados y los obtenidos con el estimador Chao 1.....	29
Figura 7. Total de especies encontradas por arrecife de acuerdo con sus hábitos alimentarios.....	30
Figura 8. Riqueza específica de opistobranquios en los sustratos estudiados para cada arrecife.....	34
Figura 9. Abundancia total de opistobranquios en los sustratos estudiados para cada arrecife.....	34
Figura 10. Riqueza específica de opistobranquios durante las temporadas estudiadas para cada arrecife.....	35
Figura 11. Abundancia total de opistobranquios durante las temporadas estudiadas para cada arrecife.....	35
Figura 12. Diagrama Olmstead-Tukey para el arrecife Gallega.....	40
Figura 13. Diagrama Olmstead-Tukey para el arrecife Rizo.....	40
Figura 14. Diagrama de embudo (funel) que señala la distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ) para los opistobranquios encontrados por sustrato en cada arrecife.....	41
Figura 15. Diagrama de embudo (funel) que señala la distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ) para los opistobranquios encontrados por temporada en cada arrecife.....	41
Figura 16. Escalamiento multidimensional que muestra la similitud entre los arrecifes analizados de acuerdo a la composición de especies y usando el índice de Bray-Curtis.....	43
Figura 17. Escalamiento multidimensional que considera a las especies por sustratos analizados de acuerdo con el índice de Bray-Curtis.....	43
Figura 18. Escalamiento multidimensional que considera a las especies por temporadas analizadas de acuerdo con el índice de Bray-Curtis.....	44

Figura A. Fotografías de las especies que representan un nuevo registro para el estado de Veracruz.....	86
---	----

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Porcentajes de cobertura de los distintos sustratos encontrados en los arrecifes Gallega y Rizo.....	13
Tabla 2. Tiempo de búsqueda total (min) por sustrato, se sumó el total de los dos observadores.....	19
Tabla 3. Lista de especies de opistobranquios encontradas en los arrecifes Rizo y Gallega del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano.....	27
Tabla 4. Abundancia de cada especie de opistobranquio por arrecife.....	31
Tabla 5. Abundancia de las especies de opistobranquios encontradas en cada sustrato por arrecife.....	32
Tabla 6. Abundancia de las especies de opistobranquios encontradas en cada temporada por arrecife. ....	33
Tabla 7. Valores del índice de Shannon ( $H'$ ), de equidad ( $J'$ ) y de diversidad máxima ( $H'$ máx) en cada temporada y sustrato por arrecife.....	36
Tabla 8. Densidades de cada especie en cada sustrato, por cada temporada en ambos arrecifes.....	38
Tabla 9. Densidades totales (ind/h) en cada sustrato por temporada.....	39
Tabla 10. Resultados del Análisis de Varianza (ANDEVA) de 1-vía de la abundancia, diversidad y equidad de opistobranquios entre arrecifes, sustratos y temporadas.....	45
Tabla 11. Medias y desviaciones estándar de los parámetros físico químicos en ambos arrecifes durante cada temporada muestreada.....	46
Tabla 12. Resultados del Análisis de Varianza (ANDEVA) de 1-vía de los parámetros físico químicos entre arrecifes, sustratos y temporadas.....	46
Tabla 13. Valores de $R^2$ obtenidos de las regresiones lineales realizadas entre los parámetros ecológicos y los parámetros físico químicos considerados en este estudio.....	47
Tabla I. Características de los ríos que afectan al Sistema Arrecifal Veracruzano.....	81
Tabla II. Características de los arrecifes estudiados.....	81
Tabla III. Matriz de presencia/ausencia con los atributos de las especies de opistobranquios encontradas en este trabajo que se consideraron para el índice de distinción funcional.....	85

Tabla IV. Especies de opistobranquios reportadas para Veracruz. Se incluyen registros dentro del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), así como al Norte y al Sur del estado.....	87
Tabla V. Comparación de los trabajos dirigidos únicamente a opistobranquios en la costa atlántica mexicana.....	90
Tabla VI. Número de especies de opistobranquios reportado en el Pacífico Este Tropical y las regiones Este y Oeste del Atlántico.....	91

## RESUMEN

Se analizaron las comunidades de moluscos opistobranquios en dos arrecifes (Gallega y Rizo) del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, a través de los parámetros ecológicos de: riqueza específica, abundancia, densidad, diversidad, equidad y dominancia. Debido a que dichos arrecifes difieren en coberturas de sustratos y se encuentran en una zona con una temporalidad muy marcada, se realizaron cuatro muestreos para evaluar las diferencias entre las comunidades en cuatro sustratos diferentes (pastos marinos, coral vivo, roca coralina y mixto), así como en tres temporadas (nortes, secas y lluvias) del año 2014. Con un método directo en el que se buscó por más de 51 h en total: se encontraron 206 organismos y 12 especies en Gallega y, 254 organismos y seis especies en Rizo. De éstos dos son nuevos registros para el estado. La extrapolación y rarefacción de las curvas de acumulación de especies indicaron que en ambos arrecifes aún falta registrar especies. En general se encontraron valores bajos de diversidad ( $H' < 2.12$  bits/ind.) y equidad ( $J' < 0.96$ ) por arrecife, por sustrato y por temporada, pero valores altos con otros tipos de diversidad como la taxonómica y la funcional ( $\Delta^+ > 75$  y  $X^+ > 57$ ). Las mayores abundancias y densidades las presentó una sola especie, *Elysia crispata* que además fue dominante de acuerdo con el análisis Olmstead-Tukey. Los análisis estadísticos no encontraron diferencias significativas de la abundancia, diversidad ( $H'$ ) ni equidad ( $J'$ ) entre arrecifes, sustratos o temporadas. Se encontró un mayor número de especies herbívoras en Gallega, mientras que en Rizo se encontró un mayor número de especies carnívoras. A pesar de las diferencias observadas en temperatura, salinidad y sólidos disueltos totales entre temporadas, no existió relación entre ellos y alguno de los parámetros ecológicos que se consideraron en la regresión lineal (abundancia,  $H'$  y  $J'$ ), por lo que no se corroboró que los cambios en dichos parámetros ocasionan una disminución en la diversidad de opistobranquios.

Palabras clave: opistobranquios, Heterobranchia, diversidad, comunidad, arrecifes, Sistema Arrecifal Veracruzano, temporalidad, hábitos alimentarios

## 1. Introducción

Los arrecifes de coral son uno de los ecosistemas marinos más productivos, antiguos y de gran valía por los servicios ecosistémicos que proveen (Lalli y Parsons, 1997; Nybakken, 2001); se ha estimado que el valor económico que aportan en cuanto a dichos servicios, es mayor a 375 mil millones de dólares al año (Constanza *et al.*, 1997). Este ecosistema es estable pero muy frágil, ya que no tolera cambios drásticos en temperatura, salinidad y aportes de sedimentos (Lalli y Parsons, 1997; Nybakken, 2001).

Una de las formaciones coralinas más importantes al sur del golfo de México es el grupo de arrecifes que se encuentra frente al desarrollo urbano del puerto de Veracruz, Boca del Río y Antón Lizardo, el cual se denomina Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV). Este sistema tiene una relación estrecha con las poblaciones humanas frente a las que se encuentra y las cuales dependen socioeconómicamente de este ecosistema, principalmente por la explotación pesquera y el turismo (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008; Ortiz-Lozano *et al.*, 2013).

En la zona, existe una temporalidad que afecta a las comunidades biológicas que habitan los arrecifes, y que repercute en las actividades humanas en el SAV (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008; Vargas-Hernández *et al.*, 1993). Los arrecifes de este sistema poseen un buen desarrollo a pesar de que se encuentran en una zona con diversos problemas de origen natural y humano (interno o externo al arrecife) (Ortiz-Lozano, 2012). En este trabajo se estudiarán dos arrecifes, Gallega y Rizo, los cuales difieren en coberturas de sustratos. En Gallega, la cobertura de pastos marinos es más del doble (24%) que en Rizo (11%) y, la cobertura de coral vivo es de 0.29% para el primero y 6% para el segundo (González-Martínez, 2003; Vázquez-Machorro, 2013).

Las zonas de pastos marinos poseen una alta diversidad y cantidad de macroalgas, ya que dichas plantas son un lugar de fijación para ellas. Por otro lado, las zonas de coral vivo suelen tener una menor cantidad de estos productores primarios y presentar distintos invertebrados sésiles como poliquetos, anémonas, briozoarios y esponjas (Lalli y Parsons, 1997; Lehman, 2010; Valdés *et al.*, 2006). Los herbívoros abundan en la primera zona mencionada, mientras que los carnívoros abundan en la segunda debido a la amplia disponibilidad de recursos para cada tipo de gremio trófico.

En nuestro país, existe un gran desconocimiento de la biodiversidad marina, con excepción de las especies de interés económico (Sarukhán *et al.*, 2009). Los moluscos opistobranquios son gasterópodos que han sido poco estudiados en México (Hermosillo *et al.*, 2006) y, cuya investigación ha sido enfocada principalmente a la taxonomía (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012a).

En cuanto a su tipo de alimentación, los opistobranquios pueden ser herbívoros, carnívoros u omnívoros (Wägele, 1989; Rudman y Willan, 1998; Zamora-Silva y Ortigosa, 2012). Se ha visto que su presencia en un sustrato o temporada depende de que aparezca su alimento debido a la relación tan específica que poseen con las diversas fuentes de alimentos (Nybakken, 1974; Clark, 1975; Todd, 1983; Aerts, 1994; Rudman y Willan, 1998). Además, se ha visto que entre los factores que pueden afectar a las especies en cuanto a su distribución, crecimiento y supervivencia se encuentran la temperatura, la salinidad y la turbidez (Franz, 1970; Harris *et al.*, 1980; Cruz *et al.*, 2013).

Los opistobranquios han sido un gran objetivo de la industria del buceo deportivo y la fotografía subacuática, por lo que son organismos que fomentan estas actividades así como el turismo (Wägele y Klussmann-Kolb, 2005). Conjuntamente, han sido utilizados como animales modelo en estudios de neurobiología y conducta (Kandel, 1979). De igual manera, existen fármacos antitumorales cuyas sustancias activas provienen de compuestos obtenidos de diferentes especies de opistobranquios (LePage *et al.*, 2007; Rao *et al.*, 2008).

Dentro del SAV, se ha reportado que este grupo de moluscos puede contribuir a conocer el estado de salud en el que se encuentra este sistema arrecifal, ya que son abundantes (Zamora-Silva, 2003; Ortigosa-Gutiérrez, 2005; Rojas-Ramírez, 2013) y, pueden ser utilizados como bioindicadores de acuerdo con Tovar-Juárez (2000) y con Dorantes-Mejía (2010) quienes evaluaron la utilización de dos especies de opistobranquios como indicadores biológicos. Es necesaria la investigación oceánica para proporcionar información científica a quienes toman decisiones (pescadores, industria pesquera y gobiernos). De esta manera, pueden hacer un uso sustentable así como una buena conservación de los recursos marinos (Sarukhán *et al.*, 2009).

## 2. Antecedentes

### 2.1 Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV)

El Sistema Arrecifal Veracruzano es un área natural protegida con categoría de Parque Marino Nacional desde 1992 (Diario Oficial de la Federación, 1992). Además, ha sido considerado un sitio RAMSAR a partir de 2004 y Reserva de la Biosfera (UNESCO) desde el 2006. A pesar de ello, el polígono original que delimitaba el PNSAV fue modificado en 2012 para realizar la ampliación del puerto de Veracruz (Diario Oficial de la Federación, 2012; Reyna-González, 2014).

En dicho parque las grandes poblaciones aledañas, junto con los turistas y los visitantes, interactúan con los arrecifes del sistema. Ortiz-Lozano (2012) identificó los principales problemas ambientales que se encuentran en el PNSAV y los dividió en cuatro categorías: daño físico directo al arrecife, impacto en las pesquerías, cambios en la estructura de las comunidades biológicas y procesos de contaminación.

Entre las fuentes de perturbación natural que sufre esta zona se encuentra el aumento en la turbidez por el aporte de sedimentos terrígenos que provienen de los materiales erosionados transportados por las corrientes fluviales del continente o debido a la presencia de los nortes, de las tormentas tropicales y los huracanes (Horta-Puga, 2010), por los cambios en salinidad superficial dependiendo de la descarga del río y, el descenso en las temperaturas atmosférica y del agua de mar.

Por otro lado, entre las causas de estrés inducido por actividades humanas se encuentra la pérdida de área arrecifal debido a encallamiento de embarcaciones y a la construcción de instalaciones cerca de los arrecifes, la pesca comercial y deportiva, el turismo, al igual que las actividades acuáticas recreativas como el buceo. Finalmente, la contaminación química es una de las principales amenazas debido a que sustancias tóxicas pueden ingresar a este sistema a través de escurrimientos terrestres y aguas residuales (Horta-Puga, 2010). Dichos impactos han permanecido a pesar de que el PNSAV está bajo protección desde hace más de 20 años (Jiménez-Hernández *et al.*, 2007).

Existen numerosos trabajos sobre la zona; sin embargo, la mayoría son de poca divulgación (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008). Entre los primeros estudios dentro del PNSAV, se encuentran los de Heilprin (1890), Moore (1958), Emery (1963) y Morelock y Koenig (1967) que indagaron la diversidad, así como la estructura de los arrecifes. Con respecto a las características del sistema, se cuenta con los trabajos de Carricart-Gavinet y Horta-Puga (1993), Gutiérrez *et al.* (1993) y Vargas-Hernández *et al.* (1993).

Existe una compilación de diferentes investigaciones realizadas en el PNSAV (Granados-Barba *et al.*, 2007), así como estudios sobre la oceanografía del área (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003; Salas-Pérez *et al.*, 2008; Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008; Salas-Monreal *et al.*, 2009; Salas-Pérez y Arenas-Fuentes, 2011) y, de geoquímica y contaminación (Rosales-Hoz *et al.*, 2007; Rosales-Hoz *et al.*, 2008; Rosales-Hoz *et al.*, 2009; Rosales-Hoz *et al.*, 2010). Finalmente, también se cuenta con algunos trabajos sobre zonificación, conservación y manejo (Ortiz-Lozano *et al.*, 2009, 2013; Ortiz-Lozano, 2012; Valadez-Rocha y Ortiz-Lozano, 2013; Reyna-González *et al.*, 2014).

En este sistema arrecifal se ha elaborado una gran cantidad de trabajos sobre estructura comunitaria y diversidad de distintos grupos biológicos. Existen alrededor de 36 trabajos sobre moluscos realizados en el PNSAV que abarcan temas de sistemática, taxonomía, ecología, biogeografía e incluso ecotoxicología (Aguilar-Estrada, 2012). La guía más amplia de estos invertebrados dentro de este sistema arrecifal es la de García-Cubas *et al.* (1994); sin embargo, no especifica en qué arrecifes se pueden encontrar a las especies.

En el arrecife Gallega se han elaborado tesis sobre la flora marina bentónica (Romero-Domínguez, 2003), la distribución de biotopos (González-Martínez, 2003; Balderas-Cordero, 2014), así como sobre moluscos neogastrópodos, mesogastrópodos y pelecípodos (Ramos-Ramos-Elorduy, 2003; Salcedo-Ríos, 2003; Islas-Peña, 2004). Por otro lado, en el arrecife Rizo se han hecho algunos trabajos que son parte de un programa de monitoreo de la Secretaría de Marina y, existe una sola tesis sobre moluscos gasterópodos (en general) de dicho arrecife (Vázquez-Machorro, 2013).

## 2.2 Moluscos opistobranquios

Se estima que existen 6,000 especies de opistobranquios en el mundo (Wägele y Klusmann-Kolb, 2005). En nuestro país, se han registrado para la costa del Pacífico 234 (Hermosillo *et al.*, 2006) y para la costa del Atlántico 111 (Ortigosa *et al.*, 2013). En México, la mayoría de los trabajos sobre este grupo de moluscos se ha enfocado principalmente a la costa del Pacífico (Behrens 1991; Bertsch, 1993, 2008; Behrens y Hermosillo, 2005; Hermosillo, 2006; Hermosillo *et al.*, 2006; González-Cibrián, 2012).

Para el Atlántico mexicano se han desarrollado trabajos en los estados de Veracruz (Zamora-Silva *et al.*, 2002; Zamora-Silva, 2003; Ortigosa-Gutiérrez, 2005; Rojas-Ramírez, 2013; Vital-Arriaga, 2013; Ruíz-Cruz, 2014) y de Yucatán (Ortigosa-Gutiérrez, 2009; Ortigosa y Valdés, 2012; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012a-b; Ortigosa *et al.*, 2013). El número máximo de especies registradas en un trabajo para la costa atlántica de México es 51 (Ortigosa-Gutiérrez, 2009; Ortigosa *et al.*, 2013).

En el estado de Veracruz, se han elaborado pocos trabajos enfocados únicamente a los opistobranquios. La mayoría son sobre taxonomía y ecología, aunque existen algunos sobre ecotoxicología. La mayor proporción de las investigaciones se ha realizado dentro del PNSAV (Zamora-Silva *et al.*, 2002; Ortigosa-Gutiérrez, 2005; Rojas-Ramírez, 2013), pero existen dos trabajos que fueron realizados al norte (Ruíz-Cruz, 2014) y al sur (Vital-Arriaga, 2013) del estado de Veracruz.

Al igual que con las publicaciones relacionadas con el PNSAV, muchos de los trabajos malacológicos consisten en documentos de poca divulgación (Aguilar-Estrada, 2012). Se considera que es preferible utilizar publicaciones arbitradas y recurrir lo menos posible a trabajos de tesis (nivel licenciatura y posgrado), sin embargo se hará referencia a éstos cuando sea necesario debido a que son pocos los estudios sobre ciertos temas.

El trabajo de Zamora-Silva y Ortigosa (2012) compiló un total de 23 especies encontradas en el PNSAV. Además, en dos trabajos realizados dentro de dicho parque, se ha evaluado el potencial de los opistobranquios como indicadores biológicos. En el primero se analizaron los metales pesados en la glándula digestiva y en el músculo de *Aplysia dactylomela* Rang, 1828 en los arrecifes Gallega y Verde (Tovar-Juárez, 2000) y se consideró que dicha especie es útil en la evaluación ambiental. De igual manera, Dorantes-Mejía (2010) analizó tres poblaciones de *Elysia crispata* Mörch, 1863 en los arrecifes Verde, Sacrificios y Hornos; concluyó que esta especie tiene una capacidad de acumulación de contaminantes de reciente presencia y la propuso como un organismo bioindicador de contaminación para la zona.

Dentro de los opistobranquios, la mayoría de los trabajos sobre la especificidad en su alimentación se ha desarrollado en nudibranquios (Nybakken, 1974; Clark, 1975; Harris *et al.*, 1980; Wägele, 1989; Bertsch y Hermosillo, 2007; Penney, 2013). Sin embargo también hay algunos acerca de la dieta en los sacoglosos (Gavagnin *et al.*, 2000; Pierce *et al.*, 2006; Trowbridge, 2004) y los aplisiomorfos (Carefoot, 1970).

La presencia temporal (temporalidad) de los opistobranquios se ha documentado en ambientes intermareales (Nybakken, 1974, 1978; Poizat, 1984) y submareales (Aerts, 1994). En la costa del Pacífico mexicano, los principales trabajos de ecología y temporalidad son los realizados por Hermosillo (2006), quien, como resultado de un trabajo de tres años (un total de 750 h de búsqueda), reportó un total de 140 especies en Bahía de Banderas, Nayarit y por Bertsch (2008), en bahía de Los Ángeles, Baja California, donde registró 81 especies en 10 años (un total de 229.3 h de búsqueda). El único trabajo sobre ecología (en una revista indexada) en la costa del Atlántico mexicano es el de Sanvicente-Añorve *et al.* (2012a), en el cual se reportan 32 especies encontradas durante tres muestreos (un total de 74.4 h de búsqueda) en arrecife Alacranes, Yucatán.

### 3. Objetivos e hipótesis

#### *Objetivo general*

Conocer la estructura comunitaria de opistobranquios en dos arrecifes del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano.

#### *Objetivos particulares*

Determinar la riqueza de opistobranquios en diferentes sustratos (roca coralina, pastos marinos, coral vivo y, mixto) con distintas coberturas entre arrecifes, así como durante las tres temporadas climáticas de la zona de estudio.

Proporcionar, de acuerdo con la literatura, los hábitos alimentarios de todas las especies encontradas.

Analizar los parámetros ecológicos (abundancia, densidad, diversidad, equidad y dominancia) de la comunidad de opistobranquios por sustrato y por temporada de cada arrecife.

Evaluar las diferencias entre las comunidades de estos moluscos en ambos arrecifes, así como por cada sustrato y cada temporada.

#### *Hipótesis*

Si el arrecife Gallega tiene una mayor cobertura de pastos marinos y menor cobertura de coral vivo que el arrecife Rizo y, si los opistobranquios son altamente especializados en cuanto a alimentación y hábitat, entonces se encontrará un mayor número de herbívoros en Gallega y de carnívoros en Rizo.

Si hay una disminución de la temperatura y de la salinidad o un aumento en los niveles de sedimentación en los arrecifes por los cambios de temporada y, si a los opistobranquios les perjudican los cambios en estos parámetros, entonces disminuirá la diversidad de estos moluscos.

#### 4. Área de estudio

##### 4.1 Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV)

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) es un polígono con una extensión mayor a 65,000 ha localizado entre los 19°00'00'' y 19°16'00'' N y, los 95°45'00'' y 96°12'00'' O (Fig. 1) (Jiménez-Hernández *et al.*, 2007). La modificación del decreto que lo considera un Área Natural Protegida (Diario Oficial de la Federación, 2012) dio un total de 28 estructuras arrecifales al incluir los arrecifes Periférico, Sargazo, La Palma, Mersey y Punta Brava a los 23 ya existentes.

El SAV se ha dividido en dos subgrupos: se denomina subsistema Veracruz al grupo que se encuentra frente a la Ciudad de Veracruz y, subsistema Antón Lizardo al grupo que se encuentra frente al pueblo de Antón Lizardo (Ortiz-Lozano *et al.*, 2009). Estos subsistemas se encuentran delimitados al norte por el río La Antigua, al sur por el río Papaloapan y divididos naturalmente por el río Jamapa (Jiménez-Hernández *et al.*, 2007).

El subsistema Veracruz incluye 11 arrecifes: Punta Gorda, Gallega, Galleguilla, Anegada de Adentro, Blanquilla, Verde, Sacrificios, Pájaros, Hornos, Bajo Paducah e Ingeniero, mientras que el subsistema Antón Lizardo se compone por 12 arrecifes: Giotte, Polo, Blanca, Punta Coyol, Chopas, En medio, Cabezo, Rizo, Santiaguillo, Anegada de Afuera, Anegadilla y Topatillo (Jiménez-Hernández *et al.*, 2007).

Los arrecifes del subsistema Veracruz son de menor tamaño, están más cercanos a la costa y entre sí, tienen una baja complejidad topográfica (Jiménez-Hernández *et al.*, 2007; Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008; Chávez *et al.*, 2010). Poseen un mayor grado de perturbación debido a que están más cerca de la fuente de alteración y, suelen tener grandes aportes de sedimentos depositados y suspendidos (Chávez *et al.*, 2010; Horta-Puga, 2010; Tunnell, 2010).

En contraste, los arrecifes del subsistema Antón Lizardo son de mayor tamaño, están más alejados de la costa, generalmente se encuentran mejor conservados y suelen presentar una mayor complejidad topográfica en comparación a los del subsistema Veracruz (Jiménez-Hernández *et al.*, 2007; Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008; Chávez *et al.*, 2010). Además, su paisaje presenta valores mayores de número de

parches, formas irregulares; los parches de hábitats son muy próximos y con mayores valores de similitud entre las clases de paisaje, mientras que en Veracruz ocurre lo contrario (Aguilera-Arias, 2012).

En los arrecifes del PNSAV, se puede observar tres hábitats generales (de este a oeste) que se definen con base en la distribución de las especies y la estructura de los arrecifes: el arrecife a barlovento, la laguna arrecifal y el arrecife a sotavento. Asimismo, los sustratos<sup>1</sup> más comunes que se pueden encontrar son 1) la zona de corales hermatípicos, 2) de coral muerto, 3) de pastos marinos, 4) de arena y 5) de algas (Tello-Musi, 2000).

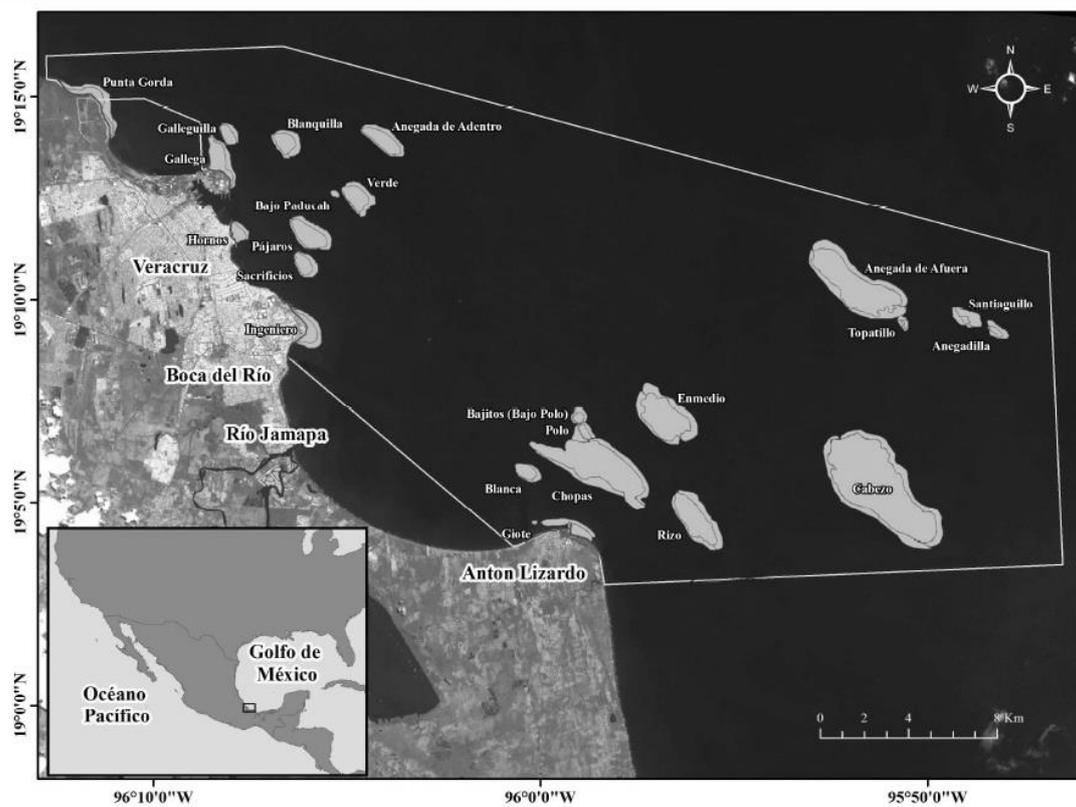


Figura 1. Mapa del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (Modificado de Reyna-González, 2014). La línea representa el polígono establecido por el Diario Oficial de la Federación en 2012.

<sup>1</sup> El término citado en la literatura es “biotopo” (Tello-Musi, 2000; González-Martínez, 2003; Vázquez-Machorro, 2013). Sin embargo, se ha recomendado utilizar dicho término para referirse al conjunto del sustrato y la comunidad biológica que le habita (Olenin y Ducrotoy, 2006) y por ello no se usará el término biotopo en este trabajo.

El PNSAV está establecido en una base de restos bioclásticos calcáreos pertenecientes al Pleistoceno reciente que emergió durante la última glaciación cuando descendió el nivel del mar. Los principales aportes recientes de sedimentos gruesos se obtienen de corales madreporarios, moluscos y algas calcáreas (Vargas-Hernández *et al.*, 1993).

La característica física más destacada de este grupo de arrecifes es su posición y forma, la cual presenta un alargamiento en sentido NO a SE que se debe a la dirección del oleaje (Vargas-Hernández *et al.*, 1993). Tienen una longitud que varía de ~0.3 a 3.2 km, un área de ~1 a 19 km<sup>2</sup> y un basamento de entre 20 y 45 m (Vargas-Hernández *et al.*, 1993; Tunnell, 2010).

El clima de esta zona es caliente-húmedo con lluvias en verano y parte del otoño: clima Am (W2'')(W)(i') (Vargas-Hernández *et al.*, 1993; Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008). Por lo general, el área presenta una temporalidad dividida en: *secas* de febrero a mayo, lluvias de junio a octubre y nortes (vientos fríos del norte) de octubre a febrero, aunque éstas pueden sobreponerse (Day *et al.*, 2005). En la zona, los vientos soplan hacia el sureste en otoño-invierno y en dirección noroeste durante primavera-verano (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003).

Aunado a la dirección de los vientos, en las costas del suroeste del golfo de México, el flujo de las corrientes va hacia el sur en otoño-invierno y hacia el norte en primavera-verano (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). En el PNSAV, durante el invierno, la corriente litoral se distribuye de la siguiente manera: de Punta Gorda a Punta Mocambo el flujo va hacia el sur, de Punta Mocambo a la boca del río Jamapa el flujo va hacia el norte y, finalmente, del sur del río Jamapa a la región más sur de Antón Lizardo, la corriente va nuevamente hacia el sur (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

Generalmente, la columna de agua está bien estratificada a lo largo del año y el patrón de oleaje en la región es de baja energía (Salas-Monreal *et al.*, 2009). Sin embargo, en cada temporada pueden darse cambios notables en temperatura y salinidad; esta última puede reducirse entre 0.5- 2.0 ups debido al aumento en la descarga de los ríos, la cual depende de la temporada y de su localización (ANEXO I, Tabla I) (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

Las masas de agua que rodean a los arrecifes se clasifican en: aguas oceánicas, aguas costeras y aguas de mezcla, las cuales pueden causar turbidez (Gutiérrez *et al.*, 1993; Vargas-Hernández *et al.*, 1993). Durante el otoño-invierno existe una estratificación termohalina débil o nula, durante la primavera se observa una estratificación térmica bien establecida pero una estratificación halina débil, mientras que durante el verano se presenta una estratificación termohalina bien definida (Perales-Valdivia *et al.*, 2015)

Finalmente, la temperatura media anual del agua en los arrecifes es de 26.1 °C y las temperaturas más bajas pueden llegar a 18°C en invierno y en temporada de *nortes* (Gutiérrez *et al.*, 1993). Poseen una precipitación media anual de 1,100- 2,000 mm (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

#### 4.1.1 Gallega

Durante el siglo XVII, parte de este arrecife se utilizó para construir el fuerte San Juan de Ulúa, el cual está establecido en la parte sur junto con otras edificaciones (Chávez *et al.*, 2010). Se encuentra unido al puerto de Veracruz por una escollera que se construyó a principios del siglo XX para delimitar una parte del puerto en el extremo norte (Tunnell, 2010). Además, es uno de los arrecifes más afectados por la actividad portuaria ya que en 100 años perdió casi el 50% de su superficie debido a los proyectos de expansión (Valadez-Rocha y Ortiz-Lozano, 2013).

El arrecife es de tipo plataforma emergente y se localiza centrado en los 19°13'23'' N y 96°07'39'' O (Tunnell, 2010). Su eje más largo es de 2.37 km, su parte más ancha mide 1.125 km (Carricart-Gavinet y Horta-Puga, 1993) y su profundidad va de 0 a 12 m (Tunnell, 2010). Gallega presenta laderas a sotavento que están pobremente desarrolladas y presentan corales sólo en los extremos someros y profundos (Chávez *et al.*, 2010).

#### 4.1.2 Rizo

Es uno de los arrecifes que se propusieron como zonas de protección por el Consejo Nacional de Productores Agrícolas de México (CONAPAN) y la Secretaría de Asentamientos Humanos y Obras Públicas (SAHOP) en 1981 (Vargas-Hernández *et al.*, 1993; Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 2011). Es un arrecife de tipo plataforma emergente, que se localiza en los 19°03'50'' N y 95°55'40'' O, a 5.25 km de la costa (Tunnell, 2010). Su eje más largo es de 2.87 km, mientras que su parte más ancha tiene 875 m de longitud (Carricart-Ganivet y Horta-Puga, 1993); su profundidad abarca desde 0 a 18 m (Tunnell, 2010).

De los arrecifes del subsistema Antón Lizardo, los arrecifes que están más cerca de la costa como éste, presentan una ladera expuesta relativamente bien desarrollada, pero la ladera a sotavento comprende principalmente cabezas de coral dispersas en un fondo arenoso (Chávez *et al.*, 2010).

Al hacer una equivalencia de los sustratos que se han reportado para estos arrecifes (Tabla 1), se observa que el arrecife Gallega presenta un mayor número de sustratos comparado con Rizo (González-Martínez, 2003; Vázquez-Machorro, 2013). Las diferencias más notables entre ambos arrecifes son en coberturas de pastos marinos, ya que en Gallega es más del doble (24%) que en Rizo (11%). En cuanto a las coberturas de coral vivo, también hay fuertes variaciones ya que en el primero es de 0.29% y de 6% en el segundo (González-Martínez, 2003; Vázquez-Machorro, 2013).

Recientemente Balderas-Cordero (2014) comparó la cobertura de sustratos en el arrecife Gallega y, menciona una disminución en el porcentaje de cobertura de pastos marinos en diez años. Sin embargo, Márquez-Torres y Gallegos-Martínez (2014) señalan que este arrecife sigue siendo uno de los que poseen mayor cobertura de esta fanerógama en el PNSAV. Los detalles sobre las características de ambos arrecifes se abordan en la Tabla II del ANEXO I.

Tabla 1. Porcentajes de cobertura de los distintos sustratos encontrados en los arrecifes Gallega y Rizo. PeC= Pedacería coralina, RC= Roca coralina, PaC= Pavimento coralino, SD= Sin datos.

Arrecife (autor)	Gallega (González- Martínez, 2003)	Gallega (Balderas- Cordero, 2014)	Rizo (Vázquez- Machorro, 2013)
Sustrato	Cobertura de Sustrato (%)		
Coral vivo	0.29	0.045	6
Pastos marinos	24	8.09	11
Coral muerto	26.28	24.5	PeC 39 RC 6 PaC 3
Otros	3	15.7	SD
Arena	42.51	49.9	35
Algas	4	1.8	SD*

*Nota:* Los métodos de muestreo fueron iguales entre González-Martínez (2003) y Balderas-Cordero (2014); sin embargo, fueron diferentes con respecto a Vázquez-Machorro (2013). \*=*Ésta autora menciona la presencia de algas sobre los sustratos considerados en coral muerto, pero no se cuantificaron.*

## 5. Grupo de Estudio

### 5.1 Biología de moluscos opisthobranchios

Tradicionalmente, se incluye en este grupo a aquellos gasterópodos que presentan una concha reducida (interna o externa) o que no la presentan (Wägele y Klusmann-Kolb, 2005). Estos organismos, también conocidos como “babosas marinas”, poseen las diversidades de formas (Fig. 2) y de colores más amplia dentro de los Gastropoda (Rudman y Willan, 1998). Entre las características que comparten, se encuentran la detorsión y la presencia de nervios de los rinóforos, que son estructuras sensoriales de la cabeza (Jörger *et al.*, 2010).

En este trabajo se utilizará la nomenclatura usada por Valdés *et al.* (2006) y Zamora-Silva y Ortigosa (2012). En el ANEXO II se pueden hallar los clados incluidos dentro del grupo informal Opisthobranchia, así como una breve descripción de los que se encontraron en este estudio.

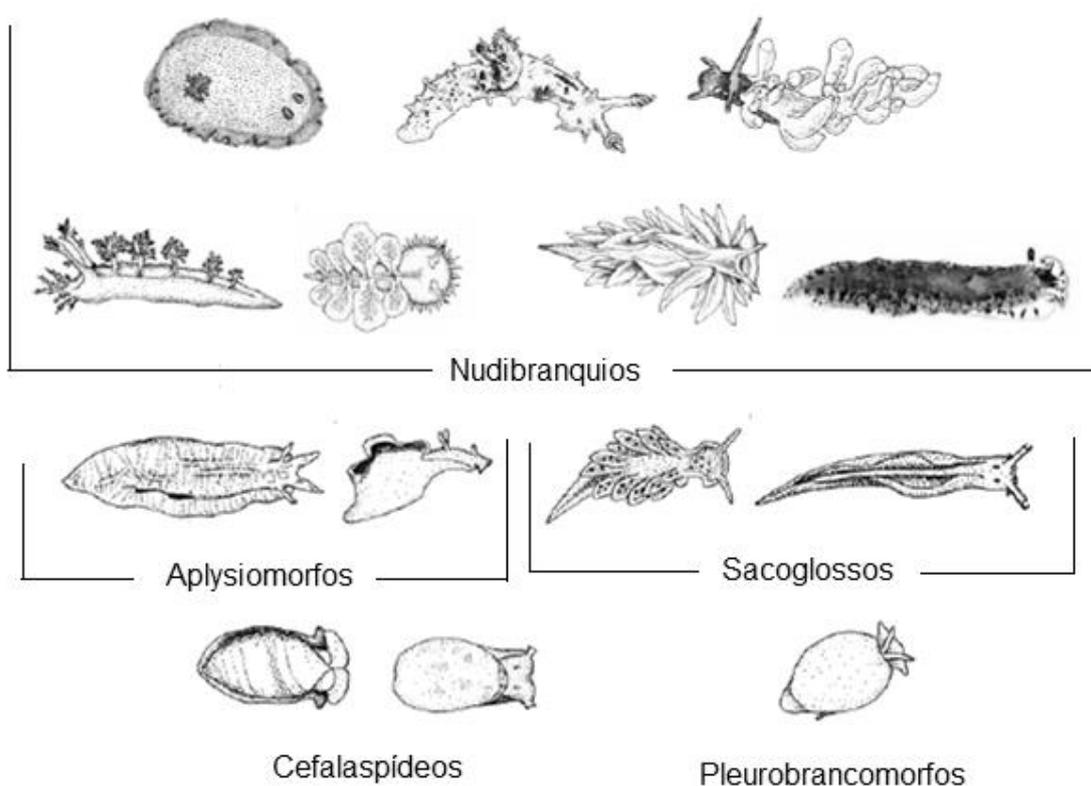


Figura 2. Plan corporal general de los principales grupos de opistobranquios (Modificado de Hermosillo, 2006).

Debido a la reducción o pérdida de la concha, los opistobranquios pueden presentar estructuras externas con funciones sensoriales, defensivas o respiratorias como los ceratos (estructuras del dorso del cuerpo que se pueden desprender) y los tentáculos, además de los rinóforos antes mencionados (Todd, 1983; Rudman y Willan, 1998). De igual manera, pueden presentar expansiones del pie o del manto denominadas parapodios que son utilizadas generalmente para nadar (Behrens, 1991; Rudman y Willan, 1998).

Los opistobranquios presentan diferentes tipos de defensa: el mimetismo, que pretende evadir su detección visual, el aposematismo, que advierte de su toxicidad y mecanismos conductuales (como la natación), morfológicos (como la autotomía) o químicos (como la producción de ácidos y toxinas) (Todd, 1983; Rudman y Willan, 1998).

## 5.2 Hábitat y ciclo de vida

Estos moluscos suelen ser completamente marinos (Rudman y Willan, 1998) con excepción de los acocliadídeos, que pueden encontrarse en ambientes estuarinos (Jörger *et al.*, 2010) y, de algunos nudibranquios (Harris *et al.*, 1980). Habitan desde la zona intermareal de playas rocosas, la zona submareal y arrecifes coralinos, hasta las profundidades del océano (Camacho-García, 2009).

Debido a la colonización de ambientes tan diferentes, tienen diversas estrategias reproductivas en los ciclos de vida que están relacionadas con sus hábitos alimenticios (Bertsch y Hermosillo, 2007). De acuerdo con Nybakken (1974), existen especies “oportunistas” o “subanuales” que tienen ciclos de vida cortos y que se alimentan de presas transitorias que se reproducen rápidamente. Suelen ser de talla pequeña con colores crípticos (González-Cibrián, 2012) y mueren después de reproducirse (Todd, 1983). Los nudibranquios aeolidáceos son un ejemplo, como la especie *Cratena pilata* (Clark, 1975).

Por otro lado, existen las especies “de equilibrio” o “anuales” que tienen un ciclo de vida anual o más largo, las cuales se alimentan de presas que por lo general son abundantes. Además, estas presas se caracterizan por tener una reproducción anual y poblaciones más estables (Nybakken, 1974). También mueren después de reproducirse y un ejemplo son los sacoglosos *Elysia catulus* y *E. chlorotica* (Clark, 1975).

Finalmente, Todd (1983) denominó a otro grupo de especies “bianuales” a aquellas que presentan un solo periodo de reproducción y cuyos adultos mueren después de dos años de vida post-larvaria. Generalmente, poseen una alta diversidad pero bajas densidades y se alimentan de presas estables (González-Cibrián, 2012).

## 5.3 Especificidad alimentaria y temporalidad

Los opistobranquios pueden alimentarse de pastos marinos y algas o ser depredadores de esponjas, briozoarios, ascidias, cnidarios, así como de otros opistobranquios y sus puestas de huevos (Todd, 1983; Wägele, 1989; Rudman y Willan, 1998). Incluso, se han reportado especies que se alimentan de poliquetos (Rudman y Willan, 1998).

Se ha documentado en diversas zonas del mundo que las especies de este grupo suelen alimentarse de una o dos especies de presa únicamente (Clark, 1975; Todd, 1983; Wägele, 1989; Rudman y Willan, 1998; Penney, 2013), así como encontrarse únicamente en ciertas temporadas del año (Nybakken, 1978, Todd, 1983; Poizat, 1984; Aerts, 1994; Bertsch, 2008).

La mayoría de los opistobranquios posee larvas veliger planctotróficas que se establecen en el ambiente bentónico únicamente si se presenta la dieta del adulto (Hurst, 1967; Rudman y Willan, 1998). Las poblaciones de estas especies son en general pequeñas, con una distribución discontinua y con organismos de poca movilidad (Todd, 1983; Johnson, 1989). Por otro lado, en aquellas especies con un ciclo de vida anual, se ha visto que su presencia está influenciada por cambios de temperatura que ocurren en cierta temporada (Aerts, 1994).

Por otro lado, este grupo de moluscos desarrolla procesos únicos como la cleptoplastía por parte de los Sacoglossa (Cruz *et al.*, 2013), que consiste en mantener cloroplastos funcionales hasta por un año dentro del sistema digestivo. Asimismo, los nudibranchios son capaces de experimentar la cleptocnidia que se refiere a tomar y mantener los cnidocitos de sus presas en sus ceratos (Greenwood, 2009). Finalmente, se ha reportado que algunas especies de nudibranchios exhiben simbiosis con zooxantelas obtenidas a partir de sus presas (Rudman, 1981).

## 6. Métodos

### 6.1 Trabajo de campo

Se realizó un muestreo prospectivo que incluyó los arrecifes Gallega, Rizo y Pájaros para observar características del arrecife como profundidad, sustratos presentes así como su localización geográfica. Se decidió realizar el estudio en los arrecifes Rizo y Gallega, con base en la heterogeneidad de sustratos observada y lo mencionado en la literatura: mayor cobertura de pastos marinos en Gallega y mayor cobertura de coral vivo en Rizo (González-Martínez, 2003; Vázquez-Machorro, 2013). Además, se seleccionaron dichos arrecifes con longitud, área y profundidad relativamente similares para que las diferencias que se observaran fueran por las distintas coberturas, no por desigualdad de las características entre arrecifes.

Inicialmente, se planificó efectuar un muestreo durante las temporadas de nortes, secas y lluvias para comparar las especies encontradas por cada temporada; sin embargo, debido a las condiciones meteorológicas se tuvo que realizar un muestreo más en la temporada de nortes. Por lo tanto, se efectuaron cinco salidas al campo: el muestreo prospectivo en octubre de 2013 y cuatro muestreos: dos en la temporada de nortes (abril y diciembre de 2014), uno en la de secas (junio de 2014) y uno en la de lluvias (septiembre de 2014).

#### 6.1.1 Muestreos

Los sustratos en los que se pueden encontrar estos moluscos (Zamora-Silva y Ortigosa, 2012) se categorizaron para las búsquedas de opistobranquios. A continuación se describen brevemente:

Pastos marinos: praderas formadas generalmente por la especie *Thalassia testudinum* (Márquez-Torres y Gallegos-Martínez, 2014), asentadas sobre una zona arenosa en las lagunas arrecifales o en aguas someras de la plataforma continental.

Coral vivo: organismos del filo Cnidaria, que presentan un exoesqueleto de carbonato de calcio y forman arrecifes (escleractinios y milleporinos) o que presentan un esqueleto blando (octocorales).

Roca coralina: base calcárea formada por la unión de estructuras de carbonato de calcio, principalmente por esqueletos de corales hermatípicos y algas calcáreas.

Mixto: combinación de diferentes sustratos en un área mínima de aproximadamente 1m; incluye principalmente la presencia de coral muerto, algas, anémonas, arena y rocas.

Tomando en consideración el muestreo prospectivo, se localizaron los puntos de muestreo que fueron dirigidos con las coordenadas de un GPS etrex marca Garmin. Éstos fueron determinados al azar, considerando que en cada punto el sustrato dominante (>50%) fuera uno de los mencionados anteriormente. En Gallega se buscó sobre cuatro diferentes tipos de sustrato: 1) mixto, 2) pastos marinos, 3) roca coralina y 4) coral vivo; mientras que en Rizo se buscó sobre tres diferentes debido a que el sustrato mixto no se presentó: 1) pastos marinos, 2) roca coralina y 3) coral vivo. Dichos puntos de muestreo se definieron en cada salida dependiendo de las condiciones meteorológicas y de la marea.

En los muestreos posteriores al prospectivo, se realizaron búsquedas con buceo libre en las zonas someras (<2 m) y con buceo SCUBA en profundidades mayores (>2 m). Se realizaron búsquedas directas (Ortigosa-Gutiérrez, 2009) sobre sus diferentes presas (esponjas, anémonas, hidrozoarios, corales, algas y puestas de huevo de gasterópodos) ya que estos moluscos suelen estar cerca o sobre éstas (Valdés *et al.*, 2006). De igual manera, se levantaron rocas para revisar debajo de ellas, procurando regresarlas a su posición original.

Se siguió el método en el cual se contabiliza el número de individuos encontrados por unidad de tiempo de búsqueda, el cual es más certero estadísticamente ya que aunque es probable encontrarlos en determinado tipo de sustrato, estos organismos se distribuyen en patrones altamente al azar (Nybakken, 1978; Hermosillo, 2006; Bertsch, 2008; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012a).

Se planificó que la duración de las búsquedas fuera de una hora por cada sustrato en cada temporada. Sin embargo, las condiciones meteorológicas y disponibilidad de la embarcación permitieron muestrear más tiempo en el arrecife Gallega que en Rizo. Se cubrió un total de 828 min de búsqueda por observador en Gallega (un total de más de 27 h) y de 739 min en Rizo (un total de más de 24 h) (Tabla 2).

Se procuró que los observadores (dos, ya que los buzos de seguridad no registraban datos) fueran siempre los mismos para disminuir el sesgo; la autora siempre fue observadora. Se realizaron las búsquedas en las mismas zonas de muestreo, siempre que las condiciones meteorológicas lo permitieron (Figs. 3 y 4).

Tabla 2. Tiempo de búsqueda total (min) por sustrato, se sumó el total de los dos observadores.

Temporada (muestreo)	Sustratos en Gallega (min)	Sustratos en Rizo (min)
Nortes1 (abril 2014)	Mixto (86)	
	Pastos (60)	Pastos (120)
	Roca coralina (60)	Roca coralina (120)
Secas (junio 2014)	Mixto (180)	
	Pastos (120)	Pastos (188)
	Roca coralina (120)	Roca coralina (170)
	Coral vivo (120)	Coral vivo (100)
Lluvias (septiembre 2014)	Mixto (120)	
	Pastos (80)	Pastos (120)
	Roca coralina (120)	Roca coralina (180)
	Coral vivo (120)	Coral vivo (120)
Nortes2 (diciembre 2014)	Mixto (120)	
	Pastos (120)	Pastos (120)
	Roca coralina (110)	Roca coralina (120)
	Coral vivo (120)	Coral vivo (120)
Total	27.6 h	24.6 h

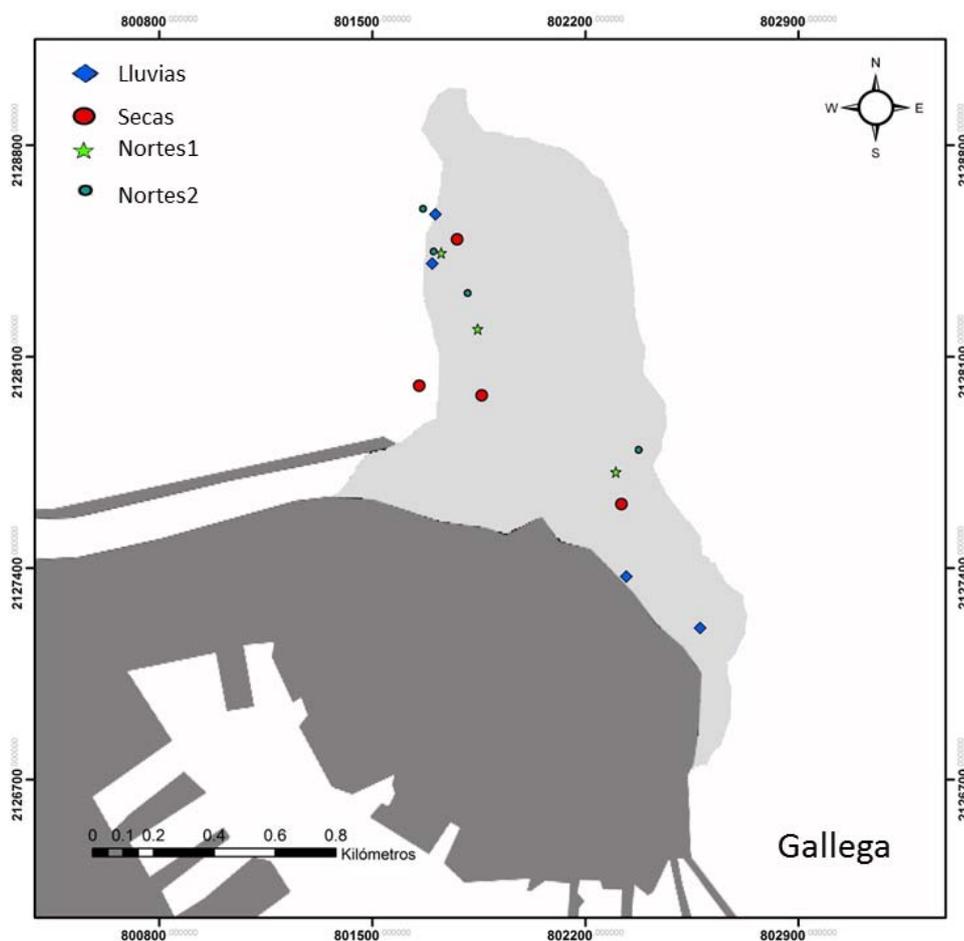


Figura 3. Puntos de muestreo por temporada en el arrecife Gallega.

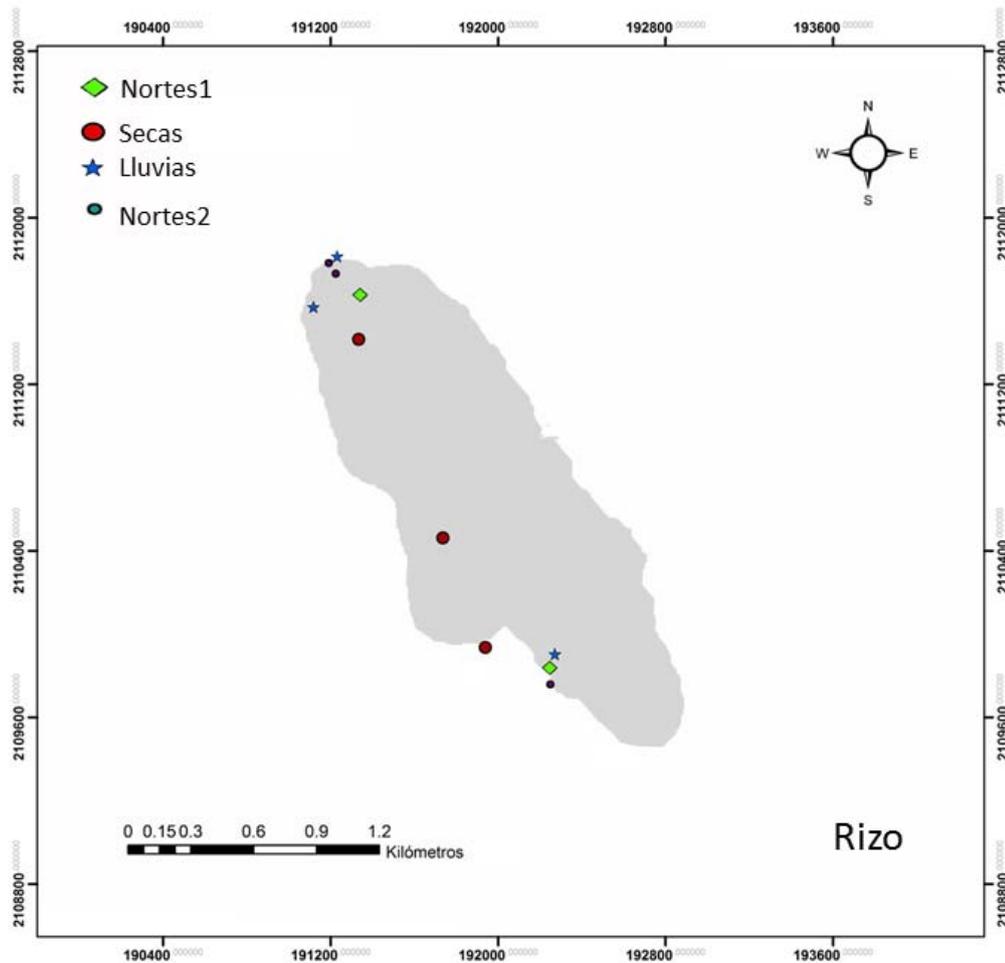


Figura 4. Puntos de muestreo por temporada en el arrecife Rizo.

Además de la búsqueda directa, se ha documentado que un método indirecto que consiste en recolectar diferentes sustratos (por ejemplo, algas) es muy útil para encontrar diversas especies de opistobranquios (Valdés *et al.*, 2006; García-Méndez, 2015). Debido a esto y a la categoría de protección con la que cuenta el PNSAV, se tramitó un permiso de recolección que otorga la Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA) a través de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). Conjuntamente, este documento permitiría recolectar los individuos morfológicamente diferentes que no se pudieran identificar *in situ*; sin embargo, dicho permiso no llegó en tiempo y no se pudo realizar un muestreo indirecto. A pesar de ello, se recolectaron algunos organismos que se depositaron en la Colección Nacional de Moluscos (CNMO) del Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM).

### 6.1.2 Registro de datos

De cada especie encontrada se registró su abundancia y se les fotografió. En cada sustrato donde se realizaron las búsquedas, cada observador contabilizaba las especies y los organismos encontrados en cuatro intervalos de 15 min (en total 60 min) (Nybakken, 1978). Para *Bulla occidentalis* A. Adams, 1850 se consideraron los organismos vivos y muertos (conchas) debido a que se ha visto con análisis paleontológicos de gasterópodos, que los ensambles muertos acumulados naturalmente proveen información confiable sobre los datos de abundancia a través del tiempo (Kidwell, 2001).

Las claves dicotómicas disponibles para este grupo son pocas (Behrens, 1991; Zamora-Silva, 2003; Fernando y Kemp, 2007), por lo que se utilizaron guías especializadas con descripción y fotografías para la identificación (Valdés *et al.*, 2006; Rudman, 2013). Además, se consultó a especialistas<sup>2</sup> para corroborarla. Las características que se consideraron más importantes para la identificación son: presencia/ausencia de concha, forma del cuerpo, coloración del animal, forma de los rinóforos y de los ceratos y, presencia y posición de los tentáculos de la cabeza y de los parapodios (Behrens, 1991; Valdés *et al.*, 2006).

Es necesario monitorear las condiciones en las que se realizan los muestreos ya que hay factores que pueden afectar el desarrollo de los arrecifes y con ello, las comunidades que las habitan (Nybakken, 2001). Debido a ello, los parámetros físico químicos se midieron una única ocasión en el lugar que se seleccionó como punto de muestreo, antes de comenzar cada búsqueda. Los valores se tomaron con el sensor múltiple Yellow Springs Instrument (YSI). Se registró: temperatura (°C), sólidos disueltos totales (g/L) y salinidad (ups). Estos datos se usaron para determinar posibles diferencias entre arrecifes, sustratos y temporadas.

---

<sup>2</sup> Dr. Ángel Valdés de la California State Polytechnic University, Pomona EE.UU. y M. en C. Deneb Ortigosa de la Universidad de Cádiz, España

## 6.2 Análisis de datos

Con la totalidad de las muestras obtenidas en este trabajo se usó la prueba Shapiro-Wilk en el programa SPSS 16.0, para probar si los datos tenían una distribución normal, ya que es necesario comprobar esto para poder aplicar estadística paramétrica (Ghasemi y Zahediasl, 2012). Se aplicó la transformación  $\sqrt{X + 0.5}$  para ajustar los datos a una distribución normal debido a la naturaleza de los datos que tenían abundancias pequeñas y diversidades con valor de cero (Zar, 2010).

### 6.2.1 Determinación de la estructura comunitaria

Los datos considerados para llevar a cabo los análisis en esta sección son los obtenidos durante todo el tiempo de muestreo que se pudo realizar, con excepción del muestreo prospectivo. Por ello, para la temporada de nortes se incluyen los dos muestreos (nortes1 y nortes2).

Se realizaron dos tipos de curvas para representar la tasa a la que se encontraban nuevas especies (Magurran, 2004) en los programas iNEXT (Hsieh *et al.*, 2013) y EstimateS 9 (Colwell, 2013). La primera fue basada en el muestreo realizado, ésta utiliza la rarefacción y la extrapolación para estimar el número de especies que se encontrarían si el tamaño de la muestra fuera mayor o menor (Colwell *et al.*, 2012); mientras que la segunda fue de acumulación de especies (mediante 100 remuestreos al azar) con una extrapolación basada en el estimador de riqueza Chao 1 porque considera la abundancia de dichas especies (Magurran, 2004).

Se analizó la estructura de la comunidad con respecto a la diversidad, abundancia, densidad y dominancia de las especies. Se calculó la densidad como el número de individuos por hora de búsqueda por sustrato, temporada o arrecife de acuerdo con Hermosillo (2006) y Bertsch (2008). Para cada arrecife, sustrato y temporada, también se estimaron el índice de Shannon ( $H'$ ), la diversidad máxima ( $H'$  *máx*) y la equidad de Pielou ( $J'$ ) por medio de las siguientes fórmulas (Clarke y Warwick, 2001; Magurran, 2004):

Índice de Shannon<sup>3</sup>

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

donde:

$p_i$  = abundancia proporcional de la especie  $i$ , es decir, el número de individuos de la especie  $i$  dividido entre el número total de individuos de la muestra (Moreno, 2001)

Diversidad máxima<sup>3</sup>

$$H' \text{ máx} = \log_2 S$$

donde:

$S$  = número total de especies

Equidad de Pielou

$$J = \frac{H'}{H' \text{ máx}}$$

La abundancia absoluta se estimó junto con la abundancia relativa por medio de las siguientes fórmulas (Krebs, 1999):

Abundancia absoluta de la especie  $i$

$$A_i = \text{Total de individuos de la especie } i$$

Abundancia relativa de la especie  $i$

$$A_iR = (A_i / \sum A_i) \times 100$$

donde:

$\sum A_i$  = Suma de las abundancias de todas las especies

---

<sup>3</sup> la fórmula original utiliza el logaritmo en base  $e$  ( $\ln$ ). Sin embargo, para fines comparativos con la literatura, se utilizó el logaritmo en base 2 ( $\log_2$ )

Sumado a ello, se realizó un gráfico de Olmstead-Tukey con el programa Excel y se graficó en el programa estadístico SPSS 16.0 para categorizar las especies encontradas. Este diagrama considera la media aritmética de la abundancia (transformada en  $\log_{n+1}$ ) y el porcentaje de frecuencia de aparición para formar cuadrantes. Dependiendo del cuadrante en el que se encuentren, se determina si las especies son dominantes, comunes, indicadoras o raras (Hernández *et al.*, 2010).

Además, para evaluar la relación y variedad taxonómica de las comunidades se calculó la distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ), la cual evalúa la distancia taxonómica entre cada par de especies a través de un árbol de clasificación linneana. Entre mayor sea dicha distancia, mayor será el valor del índice. Las ventajas en el uso de la distinción taxonómica son que está poco influenciado por la riqueza y dominancia de las especies, así como que no depende del tamaño de la muestra (Clarke y Warwick, 2001).

Este índice, asigna un valor de doble magnitud a cada nivel superior de relación taxonómica en una escala de 100, donde cada nivel tiene un peso que depende del número de categorías taxonómicas que se utilicen para el análisis (Clarke y Warwick, 2001). En este trabajo, cada nivel tuvo un peso de 20 unidades (subclase o clado 100, orden o clado 80, familia 60, género 40 y especie 20). Los niveles taxonómicos se consideraron de acuerdo con la nomenclatura utilizada en Valdés *et al.* (2006) y, la base de datos World Register of Marine Species (WoRMS, 2015). El cálculo de dicho índice se obtuvo mediante la rutina TAXDTEST, incluida en el programa PRIMER v6 (Clarke y Gorley, 2006).

Finalmente, se estimó el índice de distinción funcional ( $X^+$ ) porque es útil para reconocer diferencias en la diversidad funcional en el espacio y el tiempo (Escobar-Toledo *et al.*, 2013). Para ello, se realizó una compilación de datos sobre características ecológicas de cada especie que serían utilizadas para el análisis. Los atributos que se consideraron fueron:

- 1) Gremio trófico (carnívoros, herbívoros, omnívoros)
- 2) Hábitat (roca coralina, pastos marinos, mixto)
- 3) Talla máxima (<50 mm, 50-100 mm, 100-200 mm, >200 mm)

Todos los atributos se categorizaron en posibilidades binarias, 1 significó que una especie lo poseía, mientras que 0 significó que no lo poseía (Sommerfield *et al.*, 2008). Con ello, se construyó una matriz de presencia/ausencia con los atributos de todas las especies (ANEXO III, Tabla III). Al poseer la matriz completa, se calculó un coeficiente de concordancia simple como medida de similitud (que refleja qué tan parecida es una especie al resto, con respecto a los atributos funcionales que ésta posee) en el programa PRIMER v6 (Clarke y Gorley, 2006). Posteriormente, se calculó el índice de distinción funcional promedio ( $X^+$ ) que es el promedio de la matriz resultante (Sommerfield *et al.*, 2008).

#### 6.2.2 Diferencias entre comunidades

Los tiempos de búsqueda planificados no fueron exactamente los mismos a causa de cuestiones logísticas y de seguridad. Con el fin de realizar los análisis comparativos con el menor sesgo posible, los datos de esta sección se aleatorizaron para poder uniformar la unidad de muestreo (tiempo) entre temporadas y sustratos. Las muestras (intervalos de 15 min de cada observador por sustrato, temporada y arrecife) se enumeraron y, a través del programa Excel, se obtuvieron números aleatorios con los cuales se seleccionaron las muestras que se utilizarían en los análisis posteriores.

Debido a que los datos obtenidos contenían pocas especies muy abundantes, las abundancias fueron transformadas en  $\log_{x+1}$  antes de cualquier análisis en el programa PRIMER v6, para disminuir la importancia de las especies altamente abundantes. De esta manera, las similitudes no dependerían sólo de los valores de dichas especies y también se permitiría que las especies raras influyeran al calcular la similitud (Clarke y Warwick, 2001).

Se calculó la diversidad  $\beta$  por medio del índice de similitud de Bray-Curtis (1957), que mide el grado de similitud entre dos lugares en cuanto a composición de especies (Moreno, 2001). Los valores obtenidos fueron representados en un escalamiento multidimensional (MDS). Dichos análisis fueron realizados con el programa PRIMER v6 (Clarke y Gorley, 2006).

Para corroborar lo observado en el patrón resultante del MDS, se examinaron los valores del índice de Bray-Curtis a través de un Análisis de Similitud (ANOSIM) de 2-vías cruzado para identificar si existían diferencias significativas entre arrecifes, temporadas y sustratos. Estos análisis también fueron realizados con el programa PRIMER v6 (Clarke y Gorley, 2006).

Así mismo se realizó un ANDEVA (Análisis de Varianza) de 1-vía para comparar los parámetros ecológicos (abundancia, índice de Shannon ( $H'$ ) y la equidad de Pielou ( $J'$ )), entre cada temporada, sustrato y arrecife con el programa SPSS 16.0.

### 6.2.3 Relación con parámetros físico químicos

Los valores medidos de temperatura, sólidos disueltos totales y salinidad fueron comparados por medio de un ANDEVA de 1-vía, junto con la prueba post-hoc Tukey ( $p < 0.05$ ) para ver si existían diferencias significativas entre parámetros en las localidades, las temporadas y los sustratos. Finalmente, se realizó una regresión lineal entre los parámetros ecológicos y los físico-químicos para evaluar si la abundancia que se encontró en cada muestreo estaba relacionada a la temperatura, los sólidos disueltos totales y la salinidad registrados. Estas pruebas se realizaron con el programa SPSS 16.0

## 7. Resultados

### 7.1 Determinación de la estructura comunitaria

En el arrecife Gallega, se encontraron 206 organismos y 12 especies mientras que en el arrecife Rizo se encontraron 254 organismos y seis especies (Tabla 3). De estas especies, *Elysia cornigera* Nuttal, 1989 y *Flabellina engeli* Ev. Marcus y Er. Marcus, 1968 son nuevos registros para el PNSAV y el estado de Veracruz (ANEXO III, Figura A). Además, es importante mencionar que durante el muestreo prospectivo en el arrecife Pájaros se encontraron dos especies de opistobranquios, *Elysia crispata* Mörch, 1863 y *Bulla occidentalis* A. Adams, 1850. Éstos corresponden a los primeros registros de este grupo de moluscos para dicho arrecife.

La extrapolación y rarefacción de las curvas de acumulación de especies indicaron que en ninguno de los arrecifes se llegó a la asíntota (Fig. 5). Esto indica que si se continuaran los muestreos, en ambos se sumarían especies. Sin embargo, de

acuerdo con el estimador Chao 1, se estuvo cerca de obtener el máximo esperado (Fig. 6). Por otro lado, se puede notar la marcada diferencia en la forma de las curvas entre arrecifes, lo cual se relaciona con que en Gallega se registró el doble de número de especies en comparación con Rizo.

Tabla 3. Lista de especies de opistobranquios encontradas en los arrecifes Rizo y Gallega del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Se muestra su clasificación de acuerdo con Bouchet y Rocroi (2005), Valdés *et al.* (2006) y WoRMS (2015), así como sus hábitos alimenticios según <sup>1</sup>= Malaquias *et al.* (2009) y <sup>2</sup>= Valdés *et al.* (2006). \*= nuevo registro para el arrecife, NR=nuevo registro para el PNSAV.

	Arrecife en el que se encontró en este trabajo	Hábitos alimenticios
Phylum Mollusca		
Clase Gastropoda		
Clado (Subclase) Heterobranchia		
Grupo informal (Infraclass)		
Opisthobranchia		
Clado (Orden) Cephalaspidea		
Familia Bullidae		
Género <i>Bulla</i>		
<b><i>Bulla occidentalis</i> A. Adams, 1850</b>	Gallega, Rizo	Omnívora <sup>1</sup>
Familia Aglajidae		
Género <i>Navanax</i>		
<b><i>Navanax gemmatus</i> (Mörch, 1863)</b>	Gallega, Rizo*	Carnívora <sup>2</sup>
Clado (Orden) Aplysiomorpha		
Familia Aplysiidae		
Género <i>Aplysia</i>		
<b><i>Aplysia fasciata</i> Poiret, 1789</b>	Gallega	Herbívora <sup>2</sup>
<b><i>Aplysia dactylomela</i> Rang, 1828</b>	Gallega, Rizo	Herbívora <sup>2</sup>
Género <i>Dolabrifera</i>		
<b><i>Dolabrifera dolabrifera</i> (Rang, 1828)</b>	Gallega	Herbívora <sup>2</sup>

---

Clado (Orden) Sacoglossa		
Familia Oxynoidae		
Género <i>Oxynoe</i>		
<b><i>Oxynoe antillarum</i> Mörch, 1863</b>	Gallega	Herbívora <sup>2</sup>
Familia Plakobanchidae		
Género <i>Elysia</i>		
<b><i>Elysia cornigera</i> Nuttal, 1989</b>	Gallega* <sup>NR</sup>	Herbívora <sup>2</sup>
<b><i>Elysia crispata</i> Mörch, 1863</b>	Gallega, Rizo	Herbívora <sup>2</sup>
Clado (Orden) Pleurobranchomorpha		
Familia Pleurobranchidae		
Género <i>Pleurobranchus</i>		
<b><i>Pleurobranchus areolatus</i> Mörch, 1863</b>	Gallega*	Carnívora <sup>2</sup>
Clado (Orden) Nudibranchia		
Familia Discodorididae		
Género <i>Discodoris</i>		
<b><i>Discodoris branneri</i> (MacFarland, 1909)</b>	Gallega*, Rizo*	Carnívora <sup>2</sup>
Familia Dendrodorididae		
Género <i>Dendrodoris</i>		
<b><i>Dendrodoris krebsii</i> (Mörch, 1863)</b>	Rizo*	Carnívora <sup>2</sup>
Familia Flabellinidae		
Género <i>Flabellina</i>		
<b><i>Flabellina engeli</i> Ev. Marcus y Er. Marcus, 1968</b>	Gallega* <sup>NR</sup>	Carnívora <sup>2</sup>
Familia Aeolidiidae		
Género <i>Spurilla</i>		
<b><i>Spurilla braziliana</i> MacFarland, 1909</b>	Gallega*	Carnívora <sup>2</sup>

---

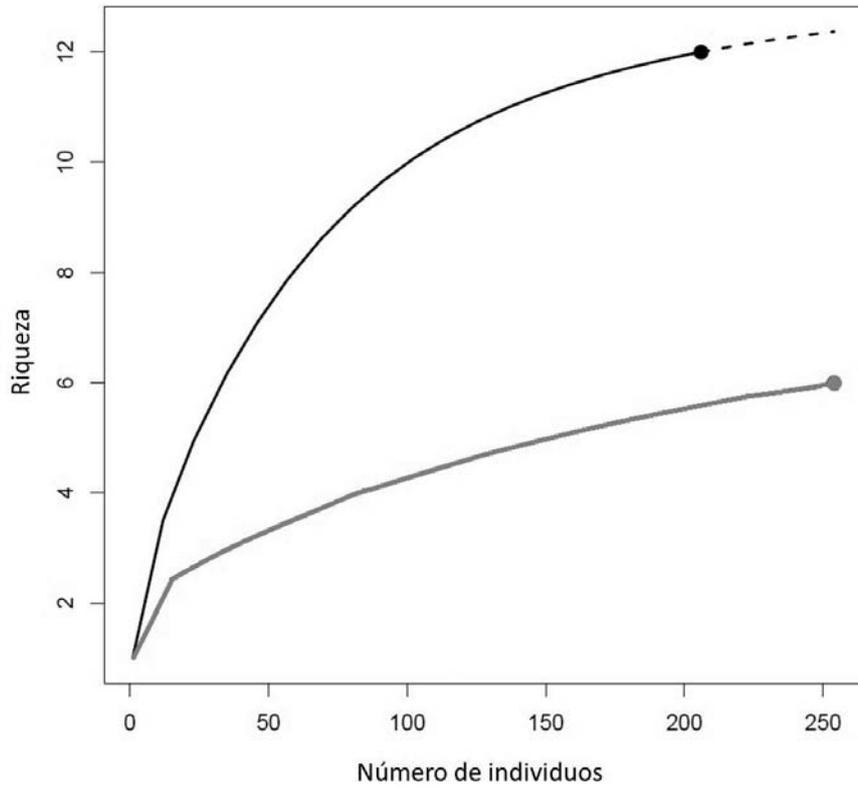


Figura 5. Curva basada en el muestreo de ambos arrecifes, que utiliza la rarefacción y la extrapolación del tamaño de la muestra. Línea negra: Gallega, línea gris: Rizo.

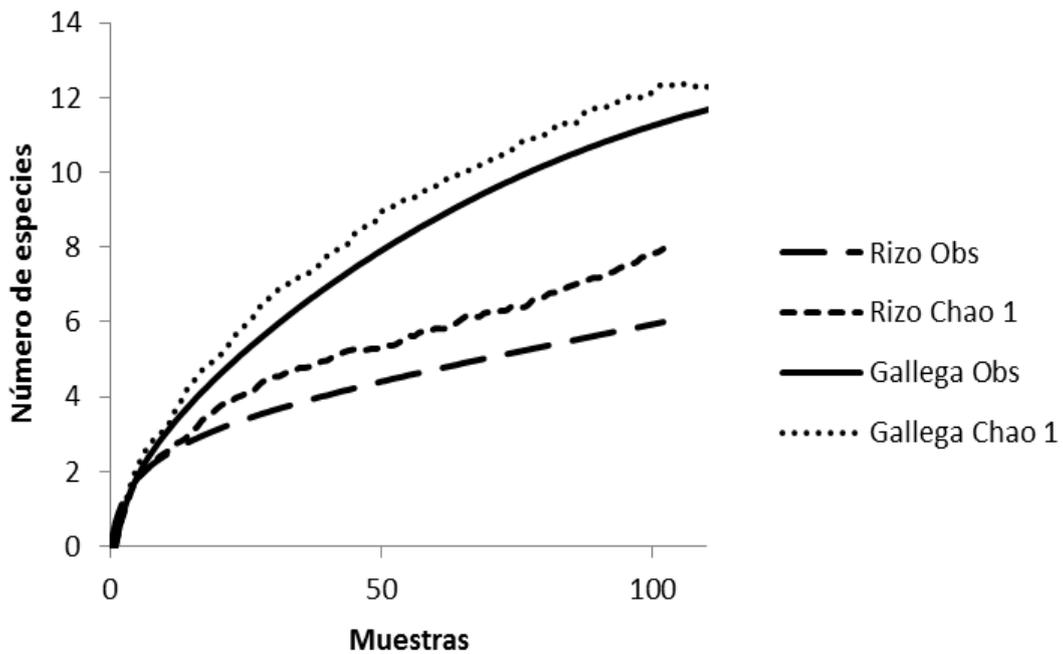


Figura 6. Curva de acumulación de especies en ambos arrecifes de acuerdo con los datos observados y los obtenidos con el estimador Chao 1.

Se encontró un mayor número de especies herbívoras en Gallega, mientras que en Rizo se encontró un mayor número de especies carnívoras, por lo que se confirmó la primera hipótesis establecida en este trabajo. Además, se encontró una especie omnívora (*B. occidentalis*) en ambos. Sin embargo, es importante notar que la diferencia es de una sola especie entre los dos arrecifes y que las proporciones de los gremios tróficos difieren entre ellos (Fig. 7).

De las 13 especies encontradas, casi el 70% tuvo abundancias relativas menores al 2% (Tabla 4). La especie más abundante en ambos arrecifes fue *E. crispata* (con más de 70% de abundancia relativa), seguida por *B. occidentalis*.

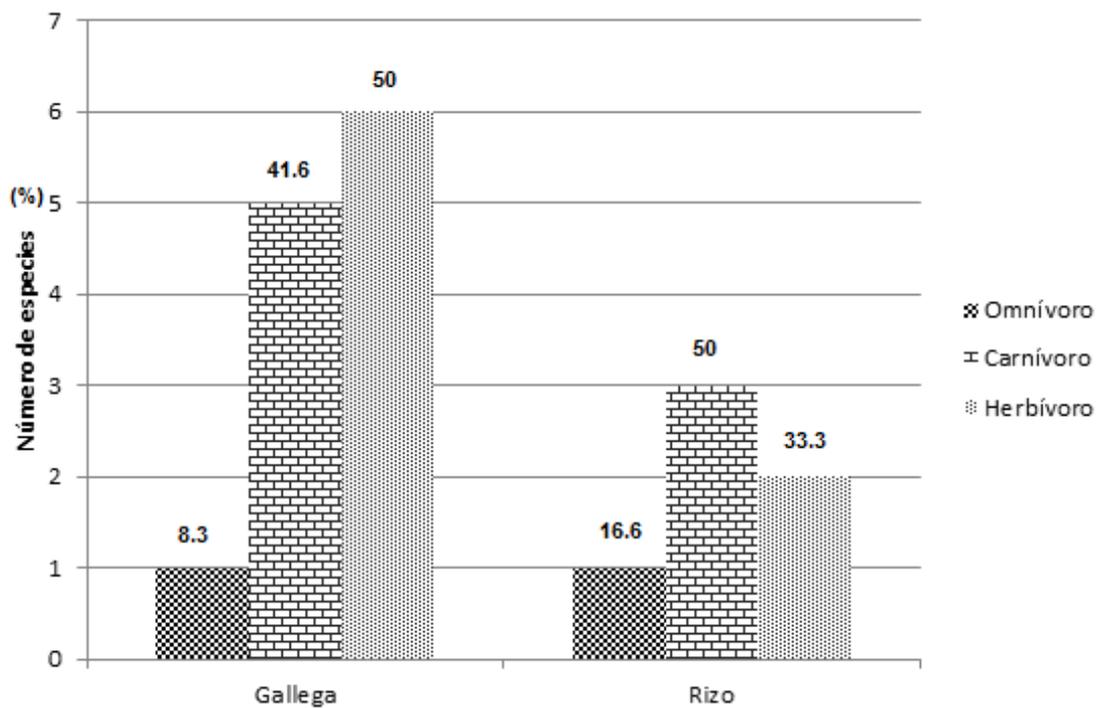


Figura 7. Total de especies encontradas por arrecife de acuerdo con sus hábitos alimentarios. Encima de cada barra se muestra el porcentaje que presentó cada gremio trófico con respecto al total de especies encontrado por arrecife.

Tabla 4. Abundancia absoluta (relativa %) de cada especie de opistobranquio por arrecife.

Especie	Gallega	Rizo
<i>Elysia crispata</i>	147 (71.35)	197 (77.55)
<i>Bulla occidentalis</i>	28 (13.59)	49 (19.29)
<i>Discodoris branneri</i>	5 (2.42)	2 (0.78)
<i>Aplysia dactylomela</i>	4 (1.94)	1 (0.39)
<i>Navanax gemmatus</i>	2 (0.97)	4 (1.57)
<i>Elysia cornigera</i>	6 (2.91)	0
<i>Flabellina engeli</i>	4 (1.94)	0
<i>Dolabrifera dolabrifera</i>	3 (1.45)	0
<i>Spurilla braziliana</i>	3 (1.45)	0
<i>Oxynoe antillarum</i>	2 (0.97)	0
<i>Aplysia fasciata</i>	1 (0.48)	0
<i>Pleurobranchus areolatus</i>	1 (0.48)	0
<i>Dendrodoris krebsii</i>	0	1 (0.39)

De la misma manera, *E. crispata* fue la única especie presente en todos los sustratos en ambos arrecifes y durante las tres temporadas (Tablas 5 y 6). Las especies que estuvieron presentes en todos los sustratos fueron *B. occidentalis*, *E. crispata* y *D. branneri*. Más aún, 61% de las especies (ocho) fueron encontradas en un único sustrato, de las cuales el 23% (*D. dolabrifera*, *O. antillarum* y *E. cornigera*) sólo fueron vistas en el sustrato *mixto* de Gallega que no se observó en Rizo (Tabla 5).

Al igual que *E. crispata*, las especies *B. occidentalis* y *N. gemmatus* estuvieron presentes en las tres temporadas aunque no siempre en el mismo arrecife. Parecido a lo que se observó en los sustratos, el 77% de las especies (diez) se encontraron en una sola temporada, mientras que el 61% de las especies (ocho) se presentó durante una única temporada en un sólo arrecife (Tabla 6).

Tabla 5. Abundancia absoluta (relativa %) de las especies de opistobranquios encontradas en cada sustrato por arrecife. M= mixto, RC= roca coralina, P= pastos marinos, CV= coral vivo.

Especie	Sustrato							
	M		RC		P		CV	
	Gallega	Gallega	Rizo	Gallega	Rizo	Gallega	Rizo	
<i>E. crispata</i>	73 (72.27)	17 (70.83)	174 (100)	43 (66.15)	9 (15.78)	14 (87.5)	14 (60.86)	
<i>B. occidentalis</i>	13 (12.87)	1 (4.16)	0	14 (21.53)	40 (70.17)	0	9 (39.13)	
<i>D. branneri</i>	1 (0.99)	2 (8.33)	0	0	2 (3.50)	2 (12.5)	0	
<i>N. gemmatus</i>	2 (1.98)	0	0	0	4 (7.01)	0	0	
<i>A. dactylomela</i>	1 (0.99)	0	0	3 (4.61)	1 (1.75)	0	0	
<i>A. fasciata</i>	0	0	0	1 (1.53)	0	0	0	
<i>D. dolabrifera</i>	3 (2.97)	0	0	0	0	0	0	
<i>O. antillarum</i>	2 (1.98)	0	0	0	0	0	0	
<i>E. cornigera</i>	6 (5.94)	0	0	0	0	0	0	
<i>S. braziliana</i>	0	0	0	3 (4.61)	0	0	0	
<i>F. engeli</i>	0	4 (16.66)	0	0	0	0	0	
<i>P. areolatus</i>	0	0	0	1 (1.53)	0	0	0	
<i>D. krebsii</i>	0	0	0	0	1 (1.75)	0	0	

En la figura 8 se puede observar el total de especies encontrado por sustrato en cada arrecife. En la figura 9 se observa qué tan abundantes fueron los opistobranquios en dichos sustratos por arrecife. Se encontró menor riqueza específica en roca coralina en Rizo y en coral vivo en Gallega (Fig. 8). En el sustrato mixto se observó el 66% de las especies que se encontraron en este último arrecife. En cambio en pastos marinos se encontró la mayor riqueza en Rizo y fue el único sustrato donde se observó a todas las especies del arrecife.

Tabla 6. Abundancia absoluta (relativa %) de las especies de opistobranquios encontradas en cada temporada por arrecife.

Especie	Temporada					
	Nortes		Secas		Lluvias	
	Gallega	Rizo	Gallega	Rizo	Gallega	Rizo
<i>E. crispata</i>	69 (69.69)	35 (58.33)	40 (57.97)	78 (80.41)	38 (100)	84 (86.59)
<i>B. occidentalis</i>	20 (20.20)	19 (31.66)	8 (11.59)	18 (18.55)	0	12 (12.37)
<i>N. gemmatus</i>	1 (1.01)	3 (5)	1 (1.44)	0	0	1 (1.03)
<i>D. branneri</i>	5 (5.05)	2 (3.33)	0	0	0	0
<i>A. dactylomela</i>	0	0	4 (5.79)	1 (1.03)	0	0
<i>A. fasciata</i>	1 (1.01)	0	0	0	0	0
<i>D. dolabrifera</i>	0	0	3 (4.34)	0	0	0
<i>O. antillarum</i>	0	0	2 (2.89)	0	0	0
<i>E. cornigera</i>	0	0	6 (8.69)	0	0	0
<i>S. braziliana</i>	3 (3.03)	0	0	0	0	0
<i>F. engeli</i>	0	0	4 (5.79)	0	0	0
<i>P. areolatus</i>	0	0	1 (1.44)	0	0	0
<i>D. krebsii</i>	0	1 (1.66)	0	0	0	0

Las altas abundancias observadas en la figura 9 están influenciadas por una especie (*E. crispata*), por lo tanto no necesariamente están representando el total de organismos de todos los opistobranquios. El sustrato donde se encontró el mayor número de organismos fue el de roca coralina en el arrecife Rizo, mientras que fue el sustrato mixto en Gallega (Fig. 9). Finalmente, en ambos arrecifes el sustrato que presentó menor abundancia fue el de coral vivo.

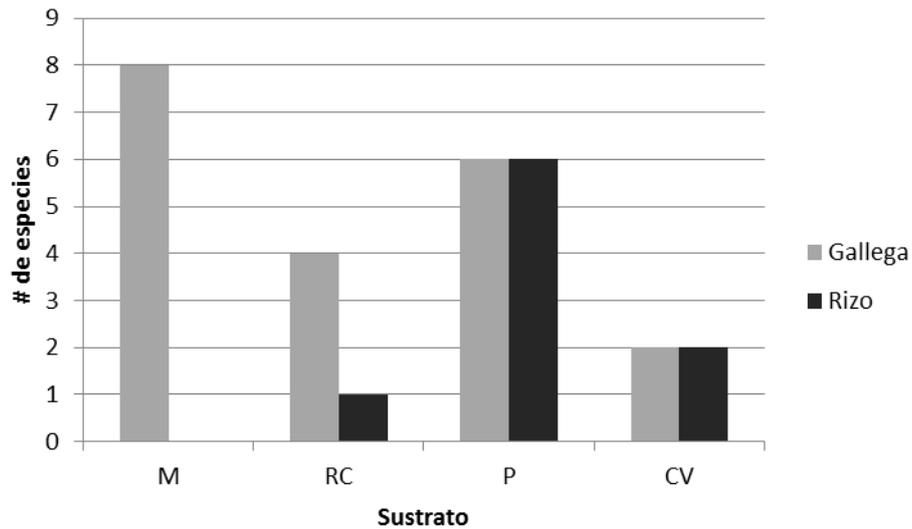


Figura 8. Riqueza específica de opistobranquios en los sustratos estudiados para cada arrecife. M= mixto, RC= roca coralina, P= pastos marinos, CV= coral vivo.

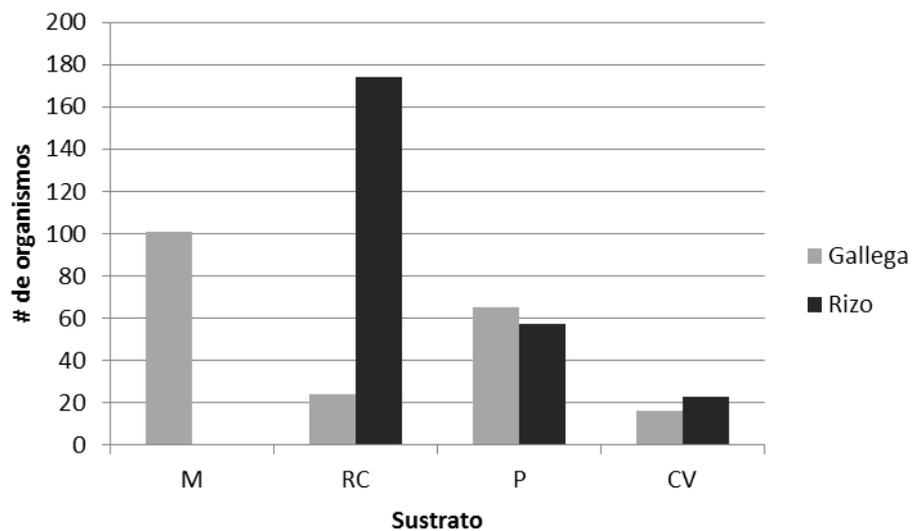


Figura 9. Abundancia total de opistobranquios en los sustratos estudiados para cada arrecife. M= mixto, RC= roca coralina, P= pastos marinos, CV= coral vivo.

En la figura 10 se puede observar que las mayores riquezas específicas se presentaron durante dos temporadas diferentes (secas y nortes) en cada arrecife. En Gallega durante secas se encontró el 75% de sus especies (9) y en Rizo durante nortes se encontró el 83% de sus especies (5). El menor número de especies se observó durante la temporada de lluvias en Gallega, mientras que en Rizo se encontraron los valores más bajos de riqueza específica durante dos temporadas (secas y lluvias).

Por otro lado, se observó un mayor número de organismos en Gallega durante la temporada de nortes y el menor durante lluvias. Al contrario que con la riqueza específica, durante secas y lluvias se obtuvieron los valores más altos y, durante nortes los valores más bajos de abundancia en Rizo (Figura 11).

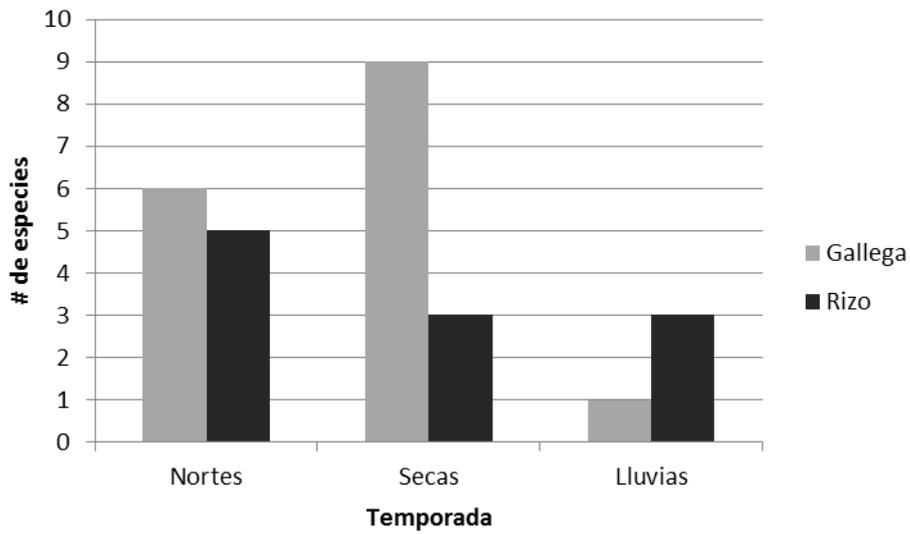


Figura 10. Riqueza específica de opistobranquios durante las temporadas estudiadas para cada arrecife.

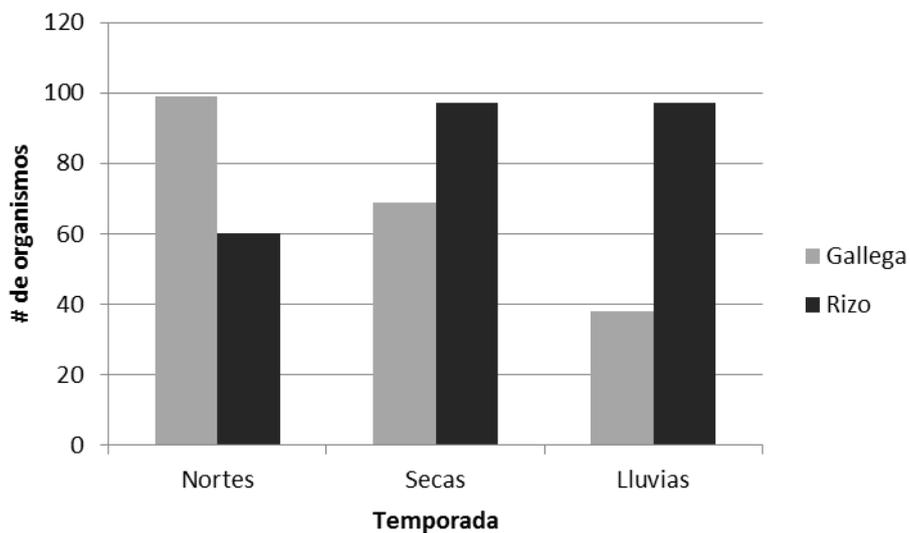


Figura 11. Abundancia total de opistobranquios durante las temporadas estudiadas para cada arrecife.

La mayoría de los valores del índice de Shannon ( $H'$ ) y de la equidad de Pielou ( $J'$ ) fueron bajos ( $<2$ ) para cada uno de los sustratos y de las temporadas en ambos arrecifes (Tabla 7). El valor más alto de dicho índice para Gallega fue en el sustrato mixto ( $H'=1.50$  bits/ind), aunque el valor de equidad fue más alto en roca coralina ( $J'=0.57$ ). Por otro lado, en Rizo el valor más alto de diversidad fue para pastos marinos ( $H'=1.42$  bits/ind) y el de equidad fue en coral vivo ( $J'=0.96$ ).

En cuanto a temporadas, en el arrecife Gallega los valores más altos de diversidad ( $H'$ ) y de equidad ( $J'$ ) se presentaron en la temporada de secas (2.12 bits/ind y 0.66, respectivamente), mientras que los valores menores fueron obtenidos durante la temporada de lluvias (0 bits/ind y 0). En contraste, en el arrecife Rizo los valores más altos fueron durante la temporada de nortes (1.45 bits/ind y 0.62) y, al igual que en Gallega, los más bajos fueron en lluvias (0.62 bits/ind y 0.39). El valor global de diversidad fue casi el doble en Gallega ( $H'=1.62$  bits/ind) que en Rizo ( $H'=0.95$  bits/ind).

Tabla 7. Valores del índice de Shannon ( $H'$ ), de equidad ( $J'$ ) y de diversidad máxima ( $H'$  *máx*) en cada temporada y sustrato por arrecife. RC= roca coralina, P= pastos marinos, CV= coral vivo, M=mixto.

		Gallega	Rizo	Gallega	Rizo	Gallega	Rizo
		( $H'$	( $H'$	( $J'$ )	( $J'$ )	( $H'$	( $H'$
		bits/ind)	bits/ind)			<i>máx</i> )	<i>máx</i> )
	RC	1.155	0	0.578	0	2	0
Sust.	P	1.466	1.422	0.567	0.550	2.584	2.584
	CV	0.543	0.965	0.543	0.965	1	1
	M	1.508	-	0.502	-	3	-
	Nortes	1.333	1.457	0.515	0.627	2.584	2.321
Temp.	Secas	2.120	0.771	0.669	0.487	3.169	1.584
	Lluvias	0	0.620	0	0.391	0	1.584
	Global	1.620	0.954	0.452	0.369	3.584	2.584

Por otro lado, en general los valores de diversidad máxima ( $H'$  *máx*) estuvieron entre 0 y 3.16. Esto indica que dichos valores fueron bajos. Sin embargo, lo encontrado en los diferentes muestreos no estuvo lejos del máximo esperado en la mayoría de los casos (Tabla 7).

En la tabla 8 se pueden observar las densidades que presentaron las especies por sustrato y temporada en cada arrecife. En el arrecife Gallega, *B. occidentalis* y *E. crispata* presentaron su máxima densidad durante la temporada de nortes en el sustrato pastos marinos. En general, la densidad del resto de las especies en dicha localidad tuvo valores bajos.

En el arrecife Rizo, *E. crispata* fue la especie con el mayor número de organismos por hora; presentó su mayor densidad en roca coralina durante todas las temporadas y en la de secas se observó su máxima densidad (27.17 ind/h). Al igual que en Gallega, la densidad del resto de las especies fue baja (<2 ind/h).

Tabla 8. Densidades (número de organismos encontrados por hora [ind/h]) de cada especie en cada sustrato, por cada temporada en ambos arrecifes. **Especies:** BO=*Bulla occidentalis*, NG=*Navanax gemmatus*, AF=*Aplysia fasciata*, AD=*Aplysia dactylomela*, DD=*Dolabrifera dolabrifera*, OA=*Oxynoe antillarum*, ECR=*Elysia crispata*, ECO=*Elysia cornigera*, DB=*Discodoris branneri*, SB=*Spurilla braziliana*, FE=*Flabellina engeli*, PA=*Pleurobranchus areolatus*, DK=*Dendrodoris krebsii*; **arrecifes:** G=Gallega, R=Rizo; **temporadas:** N1= nortes (abril 2014), S=secas (junio 2014), L= lluvias (septiembre 2014), N2=nortes (diciembre 2014); **sustratos:** M= mixto, RC= roca coralina, P= pastos marinos, CV= coral vivo.; **SD=** Sin datos debido a que no se muestreó.

Temp./Sustrato	Especies																								
	BO		NG		AF		AD		DD		OA		ECR		ECO		DB		SB		FE		PA		DK
Arrecife	G	R	G	R	G	G	R	G	G	G	R	G	G	R	G	G	R	G	G	G	R	G	G	G	R
N1	M	1.39	-	0	-	0	0	-	0	0	9.76	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	-	
	RC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	P	1	4.5	0	0	1	0	0	0	0	1	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	CV	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	
S	M	2	-	0.33	-	0	0.33	-	1	0.66	11.66	-	2	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-		
	RC	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	27.17	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0		
	P	0.5	2.87	0	0	0	1.5	0.31	0	0	0	0.31	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0		
	CV	0	7.8	0	0	0	0	0	0	0	1	0.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
L	M	0	-	0	-	0	0	-	0	0	2	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-			
	RC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	23.33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	P	0	6	0	0.5	0	0	0	0	0	9	9.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	CV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
N2	M	2.5	-	0.5	-	0	0	-	0	0	10	-	0	0.5	-	0	0	0	0	0	0	-			
	RC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.09	6.5	0	1.09	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	P	6	5	0	1.5	0	0	0	0	0	15	0	0	0	1	1.5	0	0	0	0	0.5	0	0.5		
	CV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3.5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

Al considerar las densidades totales de todas las especies de opistobranquios (Tabla 9), se observó que durante la temporada de nortes en el sustrato pastos marinos se presentó la mayor densidad (22.5 ind/h) en Gallega. En contraste, en Rizo durante la temporada de secas en el sustrato roca coralina se presentó el mayor número de organismos por hora (27.17 ind/h). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, es importante recordar que estas densidades están influenciadas por la alta abundancia de una sola especie (*E. crispata*).

Para el arrecife Gallega, con el análisis Olmstead-Tukey se obtuvieron dos especies dominantes (*E. crispata* y *B. occidentalis*), una común (*N. gemmatus*), dos indicadoras (*E. cornigera* y *D. branneri*) y el resto de las especies perteneció a la categoría de raras (Fig. 12). Por otro lado, en Rizo el mismo análisis indicó que las dos especies dominantes fueron las mismas, *E. crispata* y *B. occidentalis* (Fig. 13). Asimismo, este último arrecife no presentó especies comunes ni indicadoras, por lo que el resto de las especies encontradas fueron raras.

Tabla 9. Densidades totales expresadas en número de opistobranquios encontrados por hora (ind/h) en cada sustrato por temporada. G=Gallega, R= Rizo, SD= Sin datos porque no se muestreó.

Temporada	Nortes1		Secas		Lluvias		Nortes2	
	(abr 14)		(jun 14)		(sep 14)		(dic 14)	
Arrecife/ Sustrato	G	R	G	R	G	R	G	R
Roca coralina	0	7	4	27.17	6	23.33	2.18	6.5
Pastos marinos	3	5	2.5	3.51	9	10	22.5	8
Coral vivo	SD	SD	1	5.4	5	3.5	2	3.5
Mixto	11.16	-	18	-	2	-	13.5	-

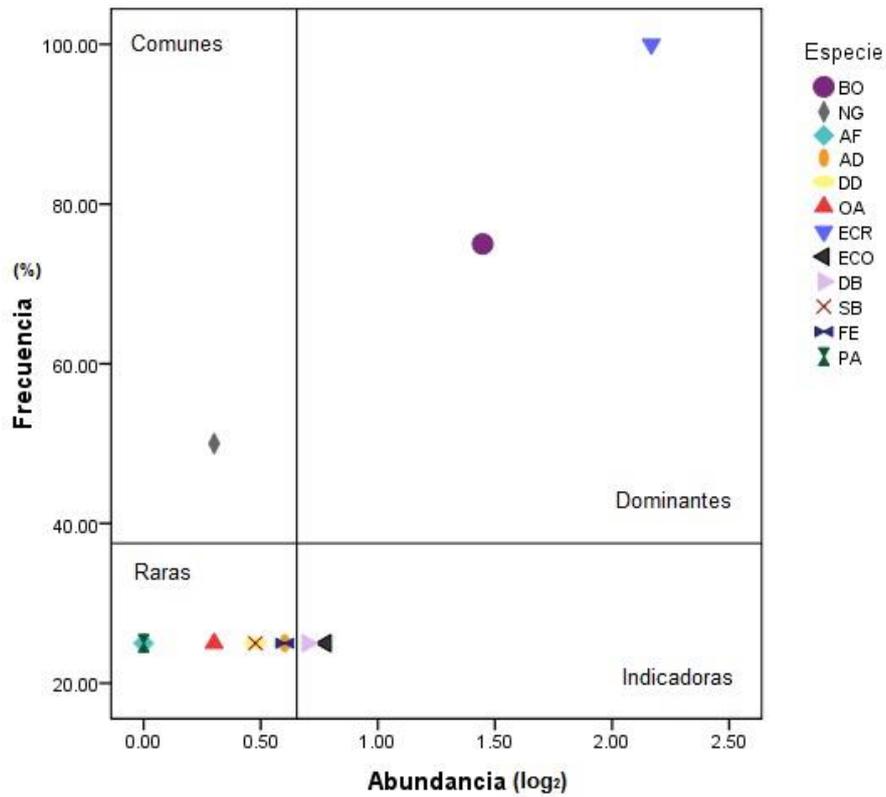


Figura 12. Diagrama Olmstead-Tukey para el arrecife Gallega. Las iniciales de las especies son las mismas que en la tabla 8 (pág. 38).

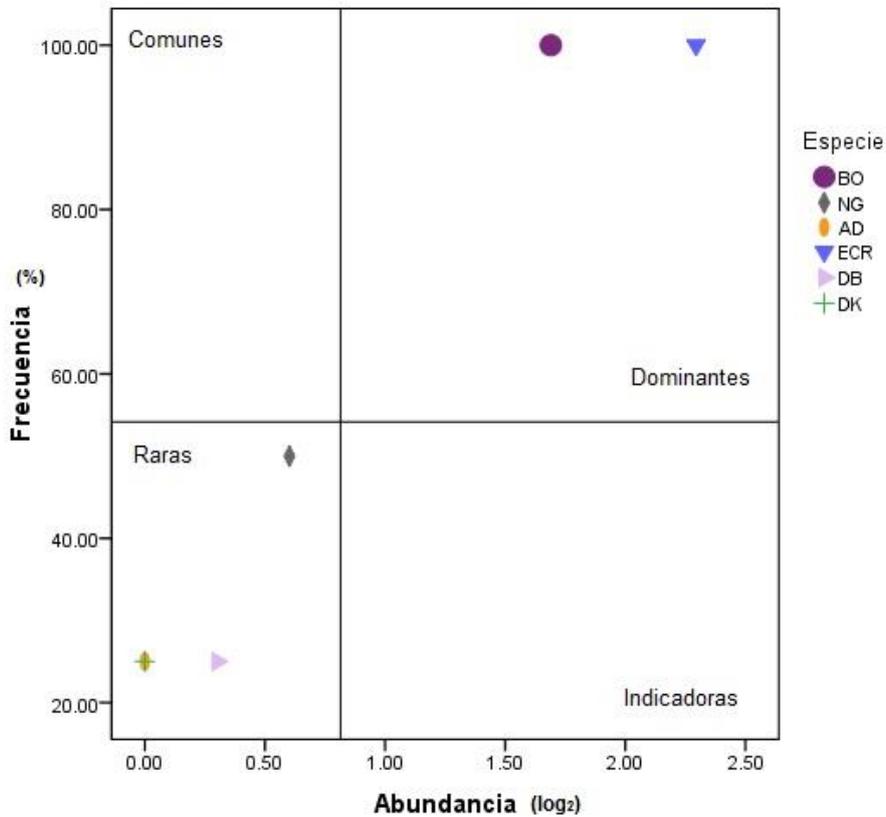


Figura 13. Diagrama Olmstead-Tukey para el arrecife Rizo. Las iniciales de las especies son las mismas que en la tabla 8 (pág. 38).

Los valores del índice de distinción taxonómica ( $\Delta^+$ ) fueron de 75.15 para el arrecife Gallega y 77.33 para Rizo. Además, se obtuvieron valores altos de dicho índice para ambos arrecifes tanto por sustrato (Fig. 14) como por temporada (Fig. 15). Los valores obtenidos en este análisis se encontraron dentro del canal de probabilidad al 95% con excepción del sustrato roca coralina en Rizo y la temporada de lluvias en Gallega (Figs. 14 y 15). Finalmente, el índice de diversidad funcional ( $X^+$ ) fue ligeramente más alto en Gallega (58.48) que en Rizo (57.03).

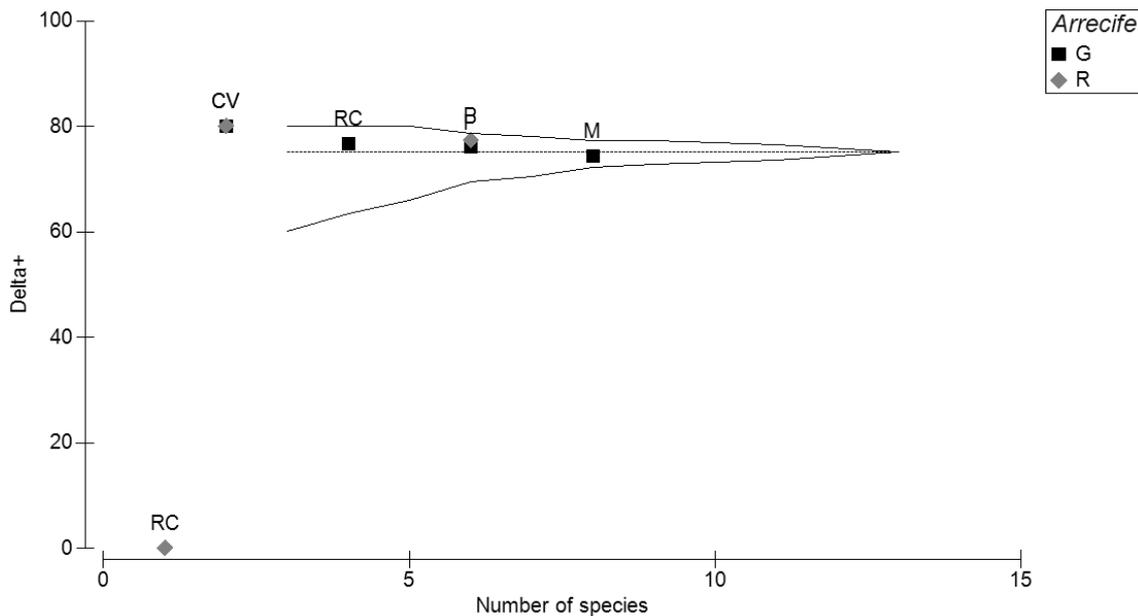


Figura 14. Diagrama de embudo (funnel) que señala la distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ) para los opistobranquios encontrados por sustrato en cada arrecife. **Arrecifes:** G= Gallega, R= Rizo; **sustratos:** RC= roca coralina, P= pastos marinos, CV= coral vivo. Los intervalos de confianza al 95% se muestran en líneas continuas, mientras que la línea punteada indica el promedio de  $\Delta^+$ .

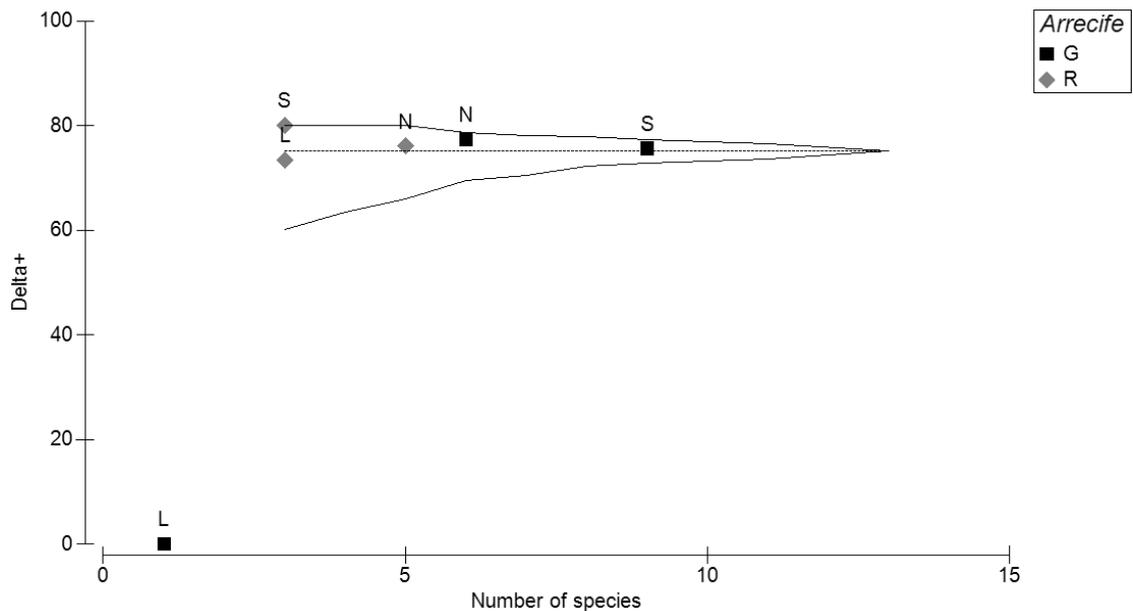


Figura 15. Diagrama de embudo (funel) que señala la distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ) para los opistobranquios encontrados por temporada en cada arrecife. **Arrecifes:** G= Gallega, R= Rizo; **temporadas:** N= nortes, S= secas, L= lluvias. Los intervalos de confianza al 95% se muestran en líneas continuas, mientras que la línea punteada indica el promedio de  $\Delta^+$ .

## 7.2 Diferencias entre comunidades

En general, el primer MDS que se obtuvo con la totalidad de los datos señaló que los arrecifes Gallega y Rizo son similares porque el agrupamiento obtenido no mostró una división entre ellos (Fig. 16). De la misma manera, la similitud entre muestras tampoco permitió un agrupamiento por sustratos ni por temporadas analizadas (Figs. 17 y 18).

En la figura 17 se puede observar que todas las muestras tienen una alta variación dentro de cada sustrato, por lo que no existen grupos que dependan del tipo de éstos. A pesar de ello, se observa un grupo que en su mayoría posee muestras sólo de pastos marinos. Por otro lado, ocurre algo parecido cuando se considera únicamente a las temporadas (Fig. 18). En secas y en nortes se puede percibir una alta variación, pero en lluvias se puede ver que todas las muestras están en un grupo y se parecen en más del 50%.

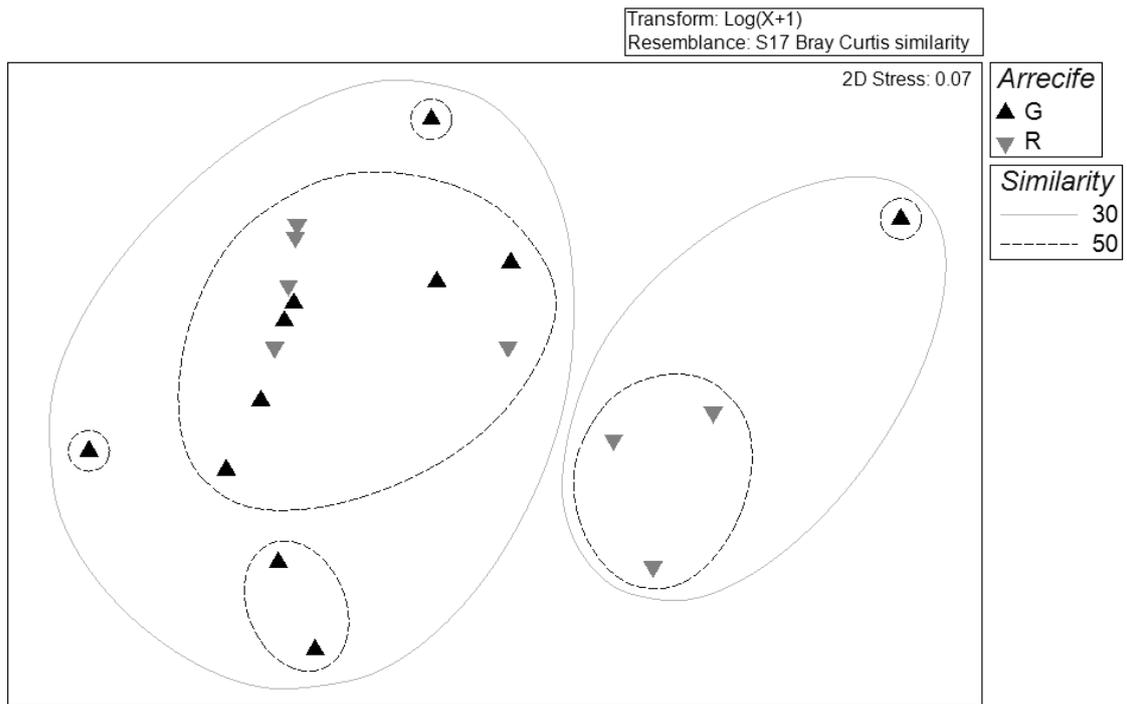


Figura 16. Escalamiento multidimensional que muestra la similitud entre los arrecifes analizados de acuerdo a la composición de especies y usando el índice de Bray-Curtis.

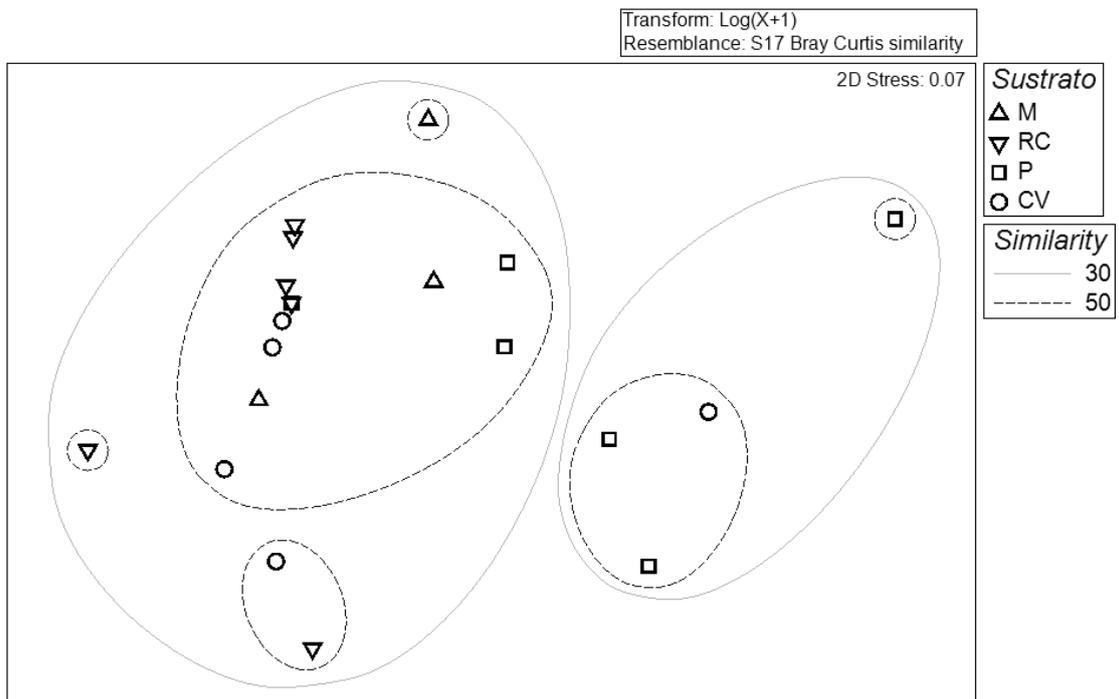


Figura 17. Escalamiento multidimensional que considera a las especies por sustratos analizados de acuerdo con el índice de Bray-Curtis.

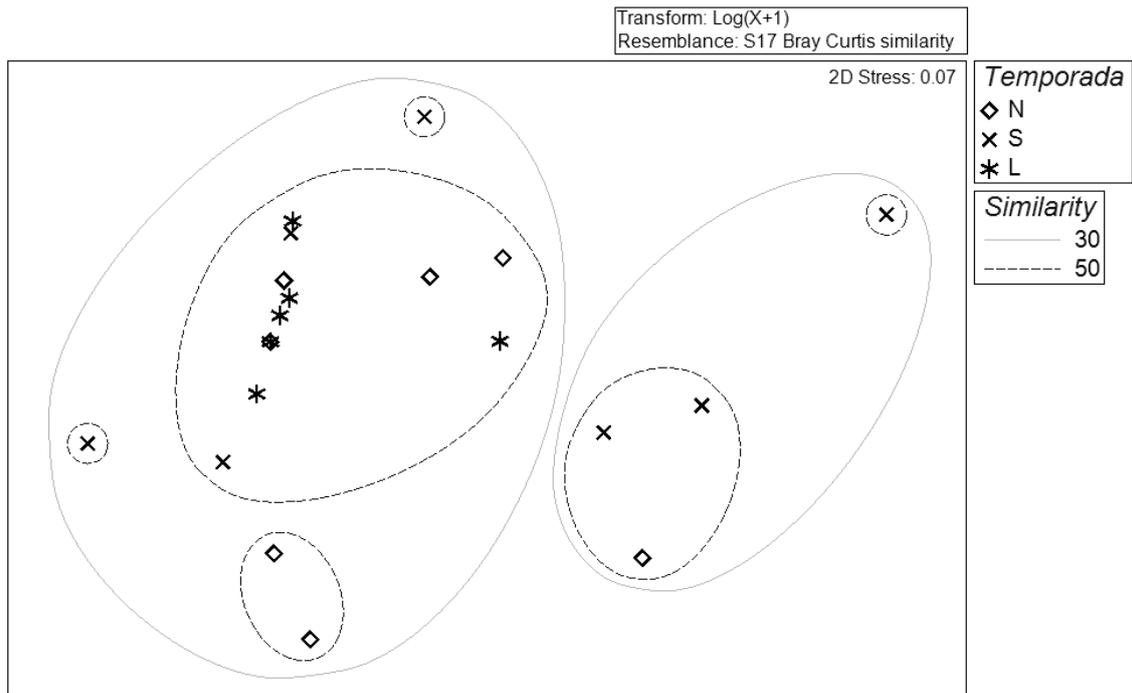


Figura 18. Escalamiento multidimensional que considera a las especies por temporadas analizadas de acuerdo con el índice de Bray-Curtis.

A través del Análisis de Similitud (ANOSIM) de 2-vías cruzado se determinó que las diferencias no fueron significativas entre arrecifes  $R= 0.142$  ( $p<0.05$ ), entre sustratos  $R= 0.152$  ( $p<0.05$ ), y entre temporadas  $R= 0.062$  ( $p<0.05$ ). Lo anterior debido a que cuando el valor de  $R$  es cercano a cero, se acepta la hipótesis nula ( $H_0$ ) que indica que no hay diferencias entre los grupos analizados y que casi no hay separación entre ellos, en contraste con el valor de  $R$  cercano a 1 cuando ocurre lo contrario (Clarke y Warwick, 2001).

Por último, las abundancias totales, el índice de Shannon ( $H'$ ) y la equidad de Pielou ( $J'$ ), no tuvieron diferencias significativas entre arrecifes, temporadas o sustratos de acuerdo al Análisis de Varianza (ANDEVA) de 1-vía (Tabla 10). Todos los análisis anteriores indican que la composición específica, la abundancia, la diversidad y la equidad son muy parecidas entre las comunidades de opistobranquios de los arrecifes, los sustratos y las temporadas analizadas en este trabajo.

Tabla 10. Resultados del Análisis de Varianza (ANDEVA) de 1-vía de la abundancia, diversidad y equidad de opistobranquios entre arrecifes, sustratos y temporadas.

Parámetro ecológico	Variable	ANDEVA
Abundancia	Arrecifes	$(F_{0.05(1,19)}=4.38, p=0.25)$
	Sustratos	$(F_{0.05(6,14)}=2.85, p=0.08)$
	Temporadas	$(F_{0.05(5,15)}=2.9, p=0.75)$
Diversidad ( $H'$ )	Arrecifes	$(F_{0.05(1,19)}=4.38, p=0.32)$
	Sustratos	$(F_{0.05(6,14)}=2.85, p=0.15)$
	Temporadas	$(F_{0.05(5,15)}=2.9, p=0.12)$
Equidad ( $J'$ )	Arrecifes	$(F_{0.05(1,19)}=4.38, p=0.19)$
	Sustratos	$(F_{0.05(6,14)}=2.85, p=0.18)$
	Temporadas	$(F_{0.05(5,15)}=2.9, p=0.06)$

### 7.3 Relación con parámetros físico químicos

Los valores medios de temperatura, sólidos disueltos totales (SDT) y salinidad difirieron entre temporadas, pero fueron similares entre arrecifes (Tabla 11). Las medias más bajas de temperatura fueron registradas durante la temporada de nortes, mientras que las más altas se observaron en la de lluvias. En cambio, los valores medios más bajos de SDT y salinidad se registraron durante secas y, sus valores más altos en la temporada de nortes (con excepción de la salinidad en el arrecife Rizo cuyo valor medio mayor se registró durante la temporada de lluvias).

Los resultados del ANDEVA de 1-vía indicaron que ninguno de los parámetros físico químicos medidos tuvieron diferencias significativas entre arrecifes o entre sustratos. Sin embargo, sí hubo diferencias significativas entre temporadas para los datos de temperatura, sólidos disueltos totales y salinidad (Tabla 12). Por lo tanto, las condiciones ambientales en las que se realizó la búsqueda de opistobranquios fueron diferentes entre temporadas.

Tabla 11. Medias y desviaciones estándar de los parámetros físico químicos en ambos arrecifes durante cada temporada muestreada. SDT= sólidos disueltos totales.

	Temperatura (° C)		SDT (g/L)		Salinidad (ups)	
	Gallega	Rizo	Gallega	Rizo	Gallega	Rizo
Nortes	24.80± 1.15	25.21± 0.70	35.54± 0.08	34.74± 0.20	36.10± 0.07	35.27± 0.25
Secas	28.17± 0.97	29.06± 1.14	33.81± 1.07	32.71± 0.12	34.36± 1.49	32.59± 0.36
Lluvias	29.78± 1.37	29.24± 0.57	35.06± 0.10	34.64± 0.05	35.51± 0.16	35.38± 0.53
Total	27.08± 2.49	27.36± 2.27	34.90± 0.86	34.16± 0.94	35.46± 1.01	34.57± 1.31

Tabla 12. Resultados del Análisis de Varianza (ANDEVA) de 1-vía de los parámetros físico químicos entre arrecifes, sustratos y temporadas.

Parámetro físico químico	Variable	ANDEVA
Temperatura	Arrecifes	$(F_{0.05(1,20)}=4.35, p=0.78)$
	Sustratos	$(F_{0.05(5,16)}=2.85, p=0.97)$
	Temporadas	$(F_{0.05(5,16)}=2.85, p=0.00)$
SDT	Arrecifes	$(F_{0.05(1,20)}=4.35, p=0.07)$
	Sustratos	$(F_{0.05(5,16)}=2.85, p=0.61)$
	Temporadas	$(F_{0.05(5,16)}=2.85, p=0.00)$
Salinidad	Arrecifes	$(F_{0.05(1,20)}=4.35, p=0.08)$
	Sustratos	$(F_{0.05(5,16)}=2.85, p=0.65)$
	Temporadas	$(F_{0.05(5,16)}=2.85, p=0.00)$

Por otro lado, la regresión lineal entre los parámetros ecológicos y los parámetros físico-químicos considerados, mostró que no existe una relación entre la abundancia, la diversidad ( $H'$ ) ni la equidad ( $J'$ ) y la temperatura, los sólidos disueltos totales o la salinidad. Los resultados de dichas regresiones lineales se pueden observar en la tabla 13.

Tabla 13. Valores de  $R^2$  obtenidos de las regresiones lineales realizadas entre los parámetros ecológicos y los parámetros físico químicos considerados en este estudio. SDT= sólidos disueltos totales.

Parámetro ecológico	Parámetro físico químico	$R^2$
Abundancia	Temperatura	0.020
	SDT	0.000
	Salinidad	0.004
Diversidad ( $H'$ )	Temperatura	0.131
	SDT	0.008
	Salinidad	0.005
Equidad ( $J'$ )	Temperatura	0.116
	SDT	0.000
	Salinidad	0.000

Finalmente, a pesar de las diferencias observadas en los parámetros físico químicos entre temporadas, con estos últimos análisis se corroboró que la segunda hipótesis que establecía que un cambio en dichos parámetros podría ocasionar una disminución en la diversidad de opistobranquios, no se cumplió.

## 8. Discusión

### 8.1 Determinación de la estructura comunitaria

En el estado de Veracruz, se han registrado 40 especies de opistobranquios (ANEXO IV, Tabla IV) lo cual representa el 36% de lo encontrado hasta el momento para la costa del Atlántico mexicano (Ortigosa *et al.*, 2013). En este estudio se encontraron 13 especies que incluyen dos nuevos registros para el PNSAV y el estado de Veracruz. Las especies encontradas en este trabajo representan casi el 40% de las registradas en este Parque Nacional, el 32% de lo que se ha reportado para el estado al que pertenece y casi el 12% de lo encontrado para la costa Este de nuestro país que corresponde a 111 especies (Ortigosa *et al.*, 2013). Los nuevos registros de especies en este estudio y en todos los realizados que fueron dirigidos a opistobranquios señalan que aún faltan especies por encontrar en el PNSAV.

Las curvas obtenidas (la basada en el muestreo y la de acumulación de especies con el estimador Chao1) son útiles en evaluar 1) la tasa a la que se encuentran nuevas especies (Magurran, 2004) y 2) el número de especies que se podrían esperar si se considera un menor o mayor esfuerzo de muestreo realizado (Colwell *et al.*, 2012). La curva de acumulación de especies no fue alcanzada probablemente porque faltó tiempo de muestreo o una mayor exploración de otros puntos del arrecife.

Son escasos los trabajos que reportan curvas de acumulación de especies en estudios dirigidos sólo a opistobranquios (Nybakken, 1978; Hermosillo, 2006; Vital-Arriaga, 2013; García-Méndez, 2015). En dichos estudios se llegó a la asíntota, pero se debe considerar el esfuerzo y tipo de muestreo, así como la zona ya que la mayoría fue realizada en el Pacífico Este, donde las abundancias y la riqueza específica que se han registrado son muy diferentes con respecto a las del Atlántico Oeste.

La cantidad de especies, las abundancias y las densidades registradas en trabajos del Pacífico mexicano suelen ser altas comparado con las reportadas para la costa del Atlántico de nuestro país. Por ejemplo, desde 39 especies y 607 organismos encontrados por González-Cibrián (2012) en bahía Concepción, B.C.S. hasta 140 especies y 23,600 organismos reportados por Hermosillo (2006) en bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit. En contraste, se han registrado desde cuatro especies y 45 organismos en Tuxpan, Veracruz (Ruíz-Cruz, 2014) hasta 51 especies y 3,066 organismos en el banco de Campeche, Campeche-Yucatán (Ortigosa-Gutiérrez, 2009).

También ocurre algo parecido con los valores de diversidad en ambas costas. Para un área del Pacífico, Hermosillo (2006) reportó valores de 2.72 a 3.48 en el índice de Shannon ( $H'$ ), en contraste con los valores reportados en trabajos del Atlántico que oscilan de 0.83 a 3.05 bits/ind. (Rojas-Ramírez, 2013 y Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012a, respectivamente). Sin embargo, cabe resaltar que la primera autora no menciona en su estudio qué base logarítmica usó para dicho índice, por lo que la diferencia también podría deberse al método matemático utilizado.

Dentro del PNSAV, en general se ha observado el mismo patrón de valores bajos que ocurre en la costa del Atlántico mexicano. La riqueza específica se ha reportado con un mínimo de cuatro especies en el arrecife Anegada de Adentro (Rojas-

Ramírez, 2013) y como un máximo de 12 en Gallega (Zamora-Silva, 2003 y este estudio). La menor abundancia es la registrada en este trabajo en Gallega (206 organismos) y la mayor es la reportada en Verde (398 organismos) por Rojas-Ramírez (2013). Por último, los valores de diversidad han oscilado entre 0.83 (Rojas-Ramírez, 2013) como mínimo y 2.78 bits/ind. (Zamora-Silva *et al.*, 2002; Ortigosa-Gutiérrez, 2005) como máximo. Los resultados de los diferentes estudios para el Atlántico mexicano se pueden consultar en el ANEXO IV, Tabla V.

Las diferencias en los valores de todos estos parámetros ecológicos en los diversos trabajos ejemplificados (tanto en el Atlántico como en el Pacífico) pueden estar relacionadas con tres factores: 1) el método de muestreo (directo por área o por tiempo, e indirecto), 2) la experiencia de los observadores al aplicar el método de búsqueda o recolecta, ya que es difícil encontrar estos organismos en el campo por el mimetismo que presentan en relación a su ambiente y por su tamaño reducido (Todd, 1983; Valdés *et al.*, 2006) y 3) las bajas abundancias reales que presenta este grupo de moluscos en el Caribe (Valdés *et al.*, 2006).

En general se utilizaron métodos de muestreo muy diferentes entre los trabajos antes mencionados. En el PNSAV, los trabajos más amplios dirigidos únicamente a opistobranquios se han realizado en los arrecifes Gallega e isla Verde (Zamora-Silva, 2003; Ortigosa-Gutiérrez, 2005; Rojas-Ramírez, 2013) y, por ello, se ha registrado en estas localidades el mayor número de especies que corresponde a 12 y 10, respectivamente. Sin embargo, la cantidad de especies reportada es similar a lo encontrado en este trabajo, a pesar de que el esfuerzo de muestreo (por área en lugar de por tiempo) desarrollado por arrecife fue mayor.

Al comparar este estudio con trabajos del Atlántico que tuviesen un método similar, se observó que Ruíz-Cruz (2014) muestreó mayor tiempo (33 h) en los arrecifes del norte de Veracruz y encontró menos especies (cuatro). En contraste, Sanvicente-Añorve *et al.* (2012a) encontraron un número considerable de especies (32) en un arrecife de Yucatán ya que utilizaron una amplia variedad de métodos para encontrar opistobranquios y tuvieron un gran esfuerzo de muestreo (>74 h). Además de considerar que el esfuerzo de muestreo en este estudio fue incompleto, las diferencias entre los resultados de dichos trabajos y los encontrados en el PNSAV, podrían estar

relacionados con las condiciones oceanográficas y la heterogeneidad de cada zona geográfica.

Por otro lado, al utilizar el muestreo directo (observaciones por tiempo) se pudo apreciar que los resultados están influenciados por la experiencia del observador, por las condiciones en las que éste se encuentre y el ambiente que lo rodea (corrientes, temperatura, tiempo meteorológico), así como por la disponibilidad de ayuda logística con la que se cuente. Por lo tanto, es importante considerar este aspecto al interpretar los resultados de cada trabajo que abarque moluscos opistobranquios.

La región tropical del Atlántico Oeste, que incluye al mar Caribe y el golfo de México, es la segunda más biodiversa del mundo (Tunnell, 2010). Dentro de esta región, en la caribeña, se ha reportado el número más alto de especies de opistobranquios (329) para el Atlántico y el Pacífico Este (Bertsch, 2009) (ANEXO IV, Tabla VI). Por lo tanto, el encontrar menos de la mitad de las especies en el Atlántico mexicano comparado con la costa del Pacífico podría estar relacionado a la falta de muestreos y las bajas abundancias que se encuentran por especie (Valdés *et al.*, 2006; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012a).

Además, el gradiente observado del sureste hacia el noroeste del golfo de México en el que disminuye el número de especies de opistobranquios registrado, se ha observado en otros grupos de invertebrados. Por ejemplo, Withers y Tunnell (2010) mencionan que en el sur del golfo de México existe un gradiente en el que la riqueza específica de corales (hermatípicos y gorgonáceos) en los arrecifes del banco de Campeche es mayor y, ésta disminuye en los arrecifes del PNSAV la cual decrece aún más en los arrecifes del norte de Veracruz. Aparte de este gradiente en cuanto a número de especies, también hay cambios en la composición específica de dichos corales el cual podría estar regido por factores locales como la salinidad, topografía y turbidez (Whithers y Tunnell, 2010).

Las especies encontradas en todos los sustratos y todas las temporadas (*E. crispata* y *B. occidentalis*) fueron también las más abundantes, las más densas y las categorizadas como dominantes en ambos arrecifes. Lo anterior concuerda con otros trabajos malacológicos que se han realizado en el PNSAV (Zamora-Silva, 2003;

Ortigosa-Gutiérrez, 2005; Dorantes-Mejía, 2010). Esto puede deberse al tipo de alimentación generalista que poseen, ya que *B. occidentalis* es omnívora (Malaquias *et al.*, 2009) y *E. crispata* puede alimentarse de un amplio intervalo de algas, además de exhibir la cleptoplastia que le ayuda en periodos de ayuno (Curtis, 2005; Pierce *et al.*, 2006).

Rojas-Ramírez (2013) utilizó también el diagrama Olmstead-Tukey para categorizar las especies de opistobranquios que encontró en tres arrecifes del PNSAV (Anegada de adentro, Blanquilla y Verde). En sus resultados, *E. crispata* es la única especie que coincide como dominante, ya que el resto de ellas fueron *N. gemmatus*, *D. dolabrifera* y *A. dactylomela*. Por su parte *P. areolatus* y *O. antillarum* cayeron dentro de la zona intermedia y el resto, dentro de las especies raras de las cuales coincide con este trabajo en *D. branneri* y *D. krebsii* para Rizo, ya que en Gallega la penúltima especie mencionada fue indicadora y la última no se presentó. También Vázquez-Machorro (2013) obtuvo el mismo diagrama para la comunidad de gasterópodos de Rizo y en sus resultados *A. dactylomela* se categorizó como rara, mientras que *E. crispata* se ubicó como intermedia.

En Montepío, una playa rocosa al sur de Veracruz, también se realizó el análisis Olmstead-Tukey con la comunidad de opistobranquios (Vital-Arriaga, 2013). En dicha localidad *E. crispata* fue encontrada como rara, en contraste con lo encontrado en el PNSAV. Semejante a lo observado en este trabajo, *B. occidentalis* sí se encontró como dominante, mientras que las especies *Aplysia dactylomela* y *A. fasciata* pertenecieron a la misma categoría en dicha playa rocosa, similar a lo reportado por Rojas-Ramírez (2013). Las otras especies que se reportaron en Montepío y que también se presentaron en Gallega y Rizo fueron *D. branneri*, *N. gemmatus* y *S. braziliana* las cuales en todas las localidades se categorizaron como especies raras (con excepción de *D. branneri* cuyo caso se comentó en el párrafo anterior). En la siguiente sección de la discusión (8.2) se analizará el papel de las especies comunes e indicadoras encontradas en este trabajo.

La dominancia de las dos especies de *Aplysia* en Montepío, así como la diferencia de hábitats y características que se presentan entre un arrecife y una playa rocosa, pueden ser los factores que rigen que *E. crispata* no sea tan exitosa en esa zona

al sur de Veracruz. La competencia entre estas especies de herbívoros podría ocasionar esta observación. La presencia de especies raras es común en esta zona del Atlántico (Valdés *et al.*, 2006); además, la variedad de microhábitats presente en un arrecife de coral es muy amplio, lo que favorece la presencia de este tipo de especies en el área.

La variedad de taxones y qué tan relacionados están entre sí fueron medidos a través de la distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ). Entre los trabajos con moluscos que han utilizado este índice se encuentran el de Hernández-Padilla (2014) en el arrecife En medio (PNSAV) y el de Hernández-Pérez (2015) en el arrecife Perla del Golfo (sur de Veracruz). El primer autor trabajó con una comunidad de gasterópodos y reporta una  $\Delta^+$  de 66.81, dicho valor lo compara con los que él mismo obtuvo a partir de los datos de otros trabajos hechos en el mismo arrecife en años anteriores (65.66 y 68.57) y en otros arrecifes del PNSAV como Rizo (67.01) y Gallega (66.18).

Por otro lado, Hernández-Pérez (2015) reportó los valores de dicho índice para tres clases de moluscos (Gastropoda, Bivalvia y Polyplacophora) y el más alto correspondió a los gasterópodos (61.3). Como se puede reconocer, los valores registrados para este grupo de moluscos son altos, sin embargo los estimados en este trabajo son mayores (75.15 en Gallega y 77.33 en Rizo) aún si se toman en cuenta los mismos arrecifes. La distinción taxonómica promedio representa la distancia (jerárquica) que tiene cada par de especies entre ellas, por lo que probablemente debido a que los opistobranquios se reconocen como el grupo más diverso y variable dentro de la clase Gastropoda se obtuvieron valores tan altos (Valdés *et al.*, 2006; Schrödl *et al.*, 2011).

A pesar de que la diversidad estimada a través del índice Shannon ( $H'$ ) en Gallega señaló una diversidad casi del doble (1.62 bits/ind) que en Rizo (0.95 bits/ind), con otra medida de diversidad, la distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ), se observó que también puede ser alta en el segundo arrecife. Este resultado se respalda al considerar los valores mencionados anteriormente para las comunidades de gasterópodos en estos dos arrecifes (Hernández-Padilla, 2014), ya que en Rizo también fue ligeramente más alto que en Gallega.

En contraste, con el índice de distinción funcional ( $X^+$ ) se obtuvo un valor ligeramente más bajo para Rizo (57.03) que para Gallega (58.48). La diversidad funcional es un reflejo de las características de las especies (Sommerfield *et al.*, 2008), por lo que en Gallega existen especies con una mayor variedad de características en cuanto a hábitat, gremio trófico y talla, con respecto a Rizo. Además, de acuerdo con Magurran (2004) los valores altos en la distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ) están relacionados con un mayor número de niveles tróficos, lo que se vio reflejado en los tres niveles encontrados en ambos arrecifes (herbívoros, carnívoros y omnívoros).

La primera hipótesis de este trabajo fue corroborada ya que se encontraron más especies herbívoras en Gallega y menos en Rizo (Fig. 7). Sin embargo, la proporción de las especies carnívoras entre arrecifes fue muy similar y se encontró una especie omnívora (*B. occidentalis*) en los dos arrecifes. Esto indica cierto parecido entre las comunidades de estos ambientes.

## 8.2 Diferencias entre comunidades

En Gallega se encontró un mayor número de especies que en Rizo, pero en éste último se encontraron más organismos. Además, los parámetros ecológicos obtenidos señalaron una mayor diversidad en el primer arrecife (con excepción de la distinción taxonómica promedio). El esfuerzo de muestreo podría ser el factor responsable de estas diferencias. Por este motivo, se homogeneizó toda la información para que, a pesar de que hubo un mayor esfuerzo de muestreo en Gallega, en algunos sustratos y temporadas, no influyera en la comparación de las comunidades.

Los resultados del escalamiento multidimensional (MDS), el análisis de similitud (ANOSIM) que utiliza el índice de Bray-Curtis y el análisis de varianza (ANDEVA) señalaron que no existieron diferencias significativas entre los arrecifes, los sustratos ni las temporadas estudiados. Por lo tanto, las comunidades de opistobranquios son muy similares entre todos los ambientes considerados, a pesar de que se observó la formación de pequeños grupos en el MDS.

Dentro del PNSAV, se ha visto que los arrecifes del subsistema Veracruz (grupo norte) difieren en diversos aspectos con respecto a los arrecifes del subsistema Antón

Lizardo (grupo sur) (Chávez *et al.*, 2010; Horta-Puga, 2010; Aguilera-Arias, 2012). Sin embargo, se han reportado similitudes entre ambos subsistemas en aspectos como la cobertura de algas de diferentes grupos taxonómicos (macroalgas, filamentosas, calcáreas), así como de roca coralina y arena (Núñez-Rico, 2008).

Domínguez-Castañedo *et al.* (2014) mencionan que las concentraciones de metales pesados en el PNSAV se distribuyen de manera gradual, con los valores más elevados cerca del puerto y una disminución hacia Antón Lizardo y de la costa hacia mar adentro. Sin embargo, hay que considerar que los arrecifes del subsistema Antón Lizardo son sobre los que recae la mayor actividad pesquera, ya que ahí se extrae el 86% de las capturas, mientras que en los arrecifes del subsistema Veracruz se extrae únicamente el 13% del total (Jiménez-Badillo *et al.*, 2007). Por lo tanto, aunque no sea esa la primera impresión, ambos subsistemas podrían estar igual de afectados debido a otros factores.

La distancia entre la costa y el arrecife, la heterogeneidad de ambientes, así como la deposición de sedimentos terrígenos y la intensidad del oleaje son factores que pueden determinar la presencia-ausencia de opistobranquios (Zamora-Silva, 2003; Valdés *et al.*, 2006; Vital-Arriaga, 2013).

El arrecife Gallega tiene mayores condiciones de perturbación (14) que pueden afectar a las comunidades de opistobranquios en comparación con el arrecife Rizo (12) (Ortiz-Lozano, 2012). Éstas incluyen el aporte de nutrientes y de contaminantes provenientes de la descarga de los ríos (Tovar-Juárez, 2000; Dorantes-Mejía, 2010; Ortiz-Lozano, 2012), la sobrepesca y la extracción de rocas y sustrato madreporico (Zamora-Silva, 2003; Ortiz-Lozano, 2012). Sin embargo, en Gallega se han reportado 18 especies de opistobranquios que equivalen al 45% de las citadas para el estado y al 54% de las registradas para el PNSAV.

Gallega es uno de los arrecifes más afectados por la construcción del puerto y su cercanía a la ciudad de Veracruz (Valadez-Rocha y Ortiz-Lozano, 2013), pero se ha considerado que lo que aún se preserva tiene una condición ambiental aceptable (Márquez-Torres y Gallegos-Martínez, 2014). Si bien no se tienen estudios sobre el grado de perturbación en el arrecife Rizo, la cercanía que tiene a zonas bien evaluadas

como el arrecife En Medio es notable, lo que podría indicar una condición muy similar de buena salud (Martínez-Rodríguez, 2010; Domínguez-Castañedo *et al.*, 2014); además, durante esta investigación se observó el arrecife en buen estado (grandes coberturas de coral hermatípico sano, baja sedimentación y poca basura). Sin embargo, puede ser afectado por la pesca y la gran descarga de agua dulce que le llega durante dos estaciones del año (ANEXO I).

La pérdida de hábitats marinos naturales generará una disminución de recursos socioeconómicos (Sarukhán *et al.*, 2009). Gallega ha sido modificado de su estado natural en los últimos cien años debido a actividades humanas y se verá afectado por los nuevos planes de desarrollo del puerto de Veracruz (Ortiz-Lozano, 2012). El nuevo polígono que delimita el PNSAV cuenta con un área total mayor que la del polígono inicial, pero la mayor parte de este incremento corresponde a zonas arenosas, no arrecifales (DOF, 2012). Gallega y Rizo son arrecifes relevantes por los servicios ecosistémicos que proveen a las poblaciones aledañas (ANEXO I, Tabla II), ya que en general tienen valores altos y muy altos en cuanto a su importancia (Reyna-González, 2014).

A pesar de que los valores de diversidad ( $H'$ ) que se encontraron en este trabajo se consideran bajos, la proporción de especies que presenta Gallega, la alta abundancia de organismos y especies encontradas, así como los valores de los otros dos índices ( $\Delta^+$  y  $X^+$ ), respaldan la importancia de ambos arrecifes para este grupo de moluscos. Además, se ha reportado que sistemas medianamente perturbados pueden albergar una alta diversidad y, por lo tanto, aún vale la pena conservarlos. Dependiendo del grado de perturbación se ha determinado si la diversidad biológica es alta o baja (Connell, 1978), por lo que se esperaría una menor diversidad en arrecife Gallega. Sin embargo, en este trabajo se observó lo contrario.

El arrecife Ingeniero, que tiene condiciones similares a Gallega, se reportó como el de menor cobertura coralina, así como riqueza específica y abundancia de peces (Pérez-España y Vargas-Hernández, 2008). En contraste, en dicho arrecife Zamora-Silva *et al.* (2002) registraron la diversidad ( $H'=2.78$ ) y la equidad ( $J=0.92$ ) más altas para el PNSAV. Aunque hay una diferencia de seis años entre estos estudios, este grupo de moluscos podría ser diverso en este tipo de ambientes a diferencia de otros animales.

La cobertura de los distintos sustratos en arrecife Gallega ha cambiado en diez años. Recientemente, Balderas-Cordero (2014) utilizó el mismo método que González-Martínez (2003) y reportó una disminución en la cobertura de coral vivo (de 0.29 a 0.045 %) y pastos marinos (de 24 a 8.09 %). Si se comparan los valores de diversidad ( $H'$ ) obtenidos en este trabajo con lo reportado también hace casi diez años en Gallega (Zamora-Silva, 2003), se puede ver que en roca coralina el valor fue más alto (de 1.155 a 0.742 bits/ind) y en pastos marinos fue incluso más del doble (de 1.466 a 0.568 bits/ind).

Aunque los resultados mencionados (Zamora-Silva *et al.*, 2002; Zamora-Silva, 2003) no son directamente comparables porque los métodos utilizados para la búsqueda de opistobranquios fueron diferentes, la diversidad ( $H'$ ), la equidad ( $J'$ ) y la composición específica global sí fueron parecidas a lo que se encontró en este trabajo. Por lo tanto, se considera que las ligeras diferencias se debieron a tipo y esfuerzo de muestreo entre estudios. La mayor diversidad ( $H'$ ) encontrada en pastos marinos en este trabajo podría relacionarse a que no ha habido una disminución tan amplia de este sustrato en Gallega (Márquez-Torres y Gallegos-Martínez, 2014) o a que se buscó en diferentes puntos del arrecife.

En Rizo, un trabajo dirigido a gasterópodos en general (Vázquez-Machorro, 2013) registró una alta diversidad ( $H'=3.42$  bits/ind), pero halló sólo tres especies de opistobranquios. Esta baja riqueza específica se atribuyó a la baja cobertura de pastos marinos, lo cual coincide con la baja diversidad encontrada en este estudio ( $H'=0.95$  bits/ind). Sin embargo, la riqueza específica no fue tan baja (6) comparado con otros trabajos dentro del PNSAV (ANEXO IV, Tabla IV). Por lo tanto, hay que considerar que aunque también son gasterópodos, los opistobranquios difieren de los demás en sus hábitos porque no poseen una concha donde retraerse (Rudman y Willan, 1998; Wägele y Klussman-Kolb, 2005) y es necesario realizar trabajos dirigidos sólo a ellos para poder hacer conclusiones más objetivas.

Los opistobranquios poseen un amplio espectro de hábitats debido a la gran diversidad de dietas y especialización que presentan (Camacho-García, 2009). Igualmente, el paisaje arrecifal difiere entre subsistemas y se ha reportado que en el de Veracruz existe una mayor heterogeneidad (Aguilera-Arias, 2012). Por lo tanto, esta

variedad de ambientes puede influir en las especies que se encuentran y, por el mayor intervalo de variación de hábitats (Connell, 1978), se encontró un mayor número de especies en Gallega.

A diferencia de Rojas-Ramírez (2013), quien sí observó en sus datos para tres arrecifes del PNSAV un agrupamiento que dependiera del tipo de sustrato, en este estudio no se encontró una relación o agrupamiento de las especies de opistobranquios al considerar la totalidad de las muestras.

En Rizo todas las especies carnívoras se encontraron en el sustrato pastos marinos. En las zonas de este sustrato donde se realizaron búsquedas, se observó una alta presencia de algas alrededor de las praderas (en Gallega) o dentro de las mismas (en Rizo). Dichas especies se presentaron debajo de rocas que estaban en el área, por lo que hay que considerar que este tipo de organismos se pueden encontrar en las zonas de vegetación (Ortigosa-Gutiérrez, 2005).

Aun cuando es lógico pensar que los organismos herbívoros serán los dominantes en sustratos vegetales y en este trabajo se confirmó que presentan un mayor número de especies en un sustrato como pastos marinos, la diferencia entre carnívoros y herbívoros fue mínima en Gallega. La mayoría de las especies que Vital-Arriaga (2013) reportó en una playa rocosa eran carnívoras. Sin embargo, el 66% de estas especies fueron encontradas sobre alga. Además, de las 16 especies carnívoras reportadas por Sanvicente-Añorve *et al.* (2012a), el 56% perteneció a un ensamble de alga o pastos marinos.

Para las especies herbívoras de opistobranquios, las algas y los pastos marinos no sólo son una fuente de alimentación, también son un refugio y un sitio de reproducción (Zamora-Silva, 2003; Valdés *et al.*, 2006). Ya que dichos sustratos son sésiles, suelen fijarse a ellos invertebrados como los hidrozoides, las ascidias, las esponjas y los briozoarios, de los cuales se alimentan los opistobranquios carnívoros. Al igual que las especies herbívoras, las carnívoras utilizan a las algas y los pastos marinos con la misma función y por ello no es extraño encontrarlas en este ambiente.

En el sustrato coral vivo, se esperaba encontrar una mayor proporción de carnívoros (especialmente del grupo de los nudibranquios) debido a que en los alrededores había una gran cantidad de esponjas e hidrozoarios. En roca coralina del arrecife Gallega también se observó la presencia de estos invertebrados, además de ascidias. Sin embargo, se encontraron sólo dos especies de nudibranquios (*D. branneri* y *F. engeli*).

En Rizo la única especie presente en roca coralina fue *E. crispata* y probablemente por ello se encontraron los valores más bajos para el índice de Shannon ( $H'$ ) y el índice de distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ). Además fue en este sustrato donde se obtuvieron la menor densidad, riqueza específica y abundancia de opistobranquios. Sobre roca coralina, se observó en diversas ocasiones el crecimiento de algas (Vázquez-Machorro, 2013) que *E. crispata* podría estar consumiendo (Zamora-Silva, 2003).

Zamora-Silva (2003) menciona la importancia entre la relación que tienen las especies de opistobranquios en función al sustrato y relaciona la presencia de aplisiomorfos, cefalaspídeos y sacoglosos con la vegetación sumergida (pastos marinos y algas), mientras que relaciona el coral muerto con nudibranquios y *E. crispata*. En este trabajo no se observó esta relación con los grupos mencionados, con excepción del cefalaspídeo *N. gemmatus* en Rizo y las dos especies de aplisiomorfos del género *Aplysia* en ambos arrecifes, que se encontraron sobre pastos marinos.

Durante este trabajo en Rizo, también se vio la relación entre los sustratos coralinos y *E. crispata* (Zamora-Silva, 2003), pero no se vio en Gallega porque la mayor cantidad de organismos de dicha especie se observó en el ambiente rocoso del sustrato mixto. Por otro lado, para el arrecife Verde se ha reportado lo contrario (Ortigosa-Gutiérrez, 2005), ya que se encontró una mayor cantidad de organismos de *E. crispata* sobre algas y pastos marinos. Por lo tanto, la mayor presencia de *E. crispata* en uno u otro sustrato podría depender de las condiciones espaciales y/o temporales de cada localidad.

El sustrato mixto, donde se encontró la mayor cantidad de especies y organismos y se obtuvieron los valores más altos de diversidad ( $H' = 1.50$  bits/ind. y  $\Delta^+ = 74.29$ ),

puede estar proporcionando la mayor cantidad de alimento y refugio para los opistobranquios debido a que fue el sustrato más variable. El ambiente rocoso que es uno de los más favorables para encontrar opistobranquios (Valdés *et al.*, 2006), se ha reportado con altas diversidades y equidades en otras zonas del Atlántico mexicano (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012a; Vital-Arriaga, 2013). En el arrecife Rizo, esta heterogeneidad provista por el sustrato mencionado sólo se observó en pastos marinos y probablemente por esa razón fue donde se registró el mayor número de especies. El mayor número de organismos está sesgado a la abundancia de *E. crispata* en dicho arrecife, pero en general se observaron abundancias bajas para todas las especies categorizadas como raras en Rizo.

Si se apartan las dificultades para localizar a los organismos de este grupo, así como la probabilidad de que exista un error de muestreo, el encontrar en un solo sustrato a la mayoría de las especies reitera que este grupo de moluscos suelen ser especialistas o localizarse donde su alimento habite (Todd, 1983; Rudman y Willan, 1998; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012a; Penney, 2013). *Navanax gemmatus*, que se categorizó como una especie común, estuvo presente en dos de los sustratos estudiados (pastos marinos y mixto) y en todas las temporadas por lo que es frecuente encontrarla, pero en bajas abundancias. Esto se debe a que es un depredador activo y al alimentarse de otros opistobranquios (Valdés *et al.*, 2006), habita donde éstos se encuentren.

Por otro lado, *D. krebsii* fue la única especie que se presentó en Rizo y no en Gallega. Esta especie se alimenta de ascidias y es muy común en el Caribe, además de tener un gran tamaño (Valdés *et al.*, 2006), por lo que su ausencia en el último arrecife podría relacionarse a las condiciones ambientales o a su ciclo de vida. Por su parte, *D. branneri* y *E. cornigera* se consideraron indicadoras (no es frecuente encontrarlas, pero pueden presentar una abundancia media). La primera especie sólo se presentó en la temporada de nortes, mientras que *E. cornigera* se presentó durante secas y nortes (observación del muestreo prospectivo), pero únicamente se encontró en el sustrato mixto. Se ha mencionado la gran especificidad de esta última especie hacia su alimento (Krug *et al.*, 2011), así como su sensibilidad a las perturbaciones (Clark, 1994). Por lo tanto, la presencia de *D. branneri* podría estar señalando un cambio en las condiciones ambientales y la de *E. cornigera* en el hábitat que les rodea.

Los moluscos se han utilizado en diversas ocasiones como bioindicadores debido a que reaccionan a condiciones adversas en su medio y/o pueden tolerar grandes niveles de contaminación que les rodea (Baqueiro-Cárdenas *et al.*, 2007). Se ha visto que los contaminantes pueden afectar su comportamiento y su metabolismo, así como pueden ser acumulados en su cuerpo, lo que implica que sean utilizados como indicadores biológicos. Otros efectos que podrían tener los contaminantes es generar un cambio en la estructura de las poblaciones o comunidades (Baqueiro-Cárdenas *et al.*, 2007).

La equidad de Pielou ( $J$ ) indica cómo están distribuidas las abundancias entre las especies presentes en una localidad (Magurran, 2004). Debido a esto, los valores bajos de este parámetro en la mayoría de las temporadas, sustratos y en los dos arrecifes están dados por la dominante presencia de una sola especie, *E. crispata* que tuvo abundancias mucho mayores en Rizo ( $J = 0.36$ ) que en Gallega ( $J = 0.45$ ).

Se sugiere realizar en trabajos posteriores un análisis de la estructura poblacional de *E. crispata* en el PNSAV, ya que es fácilmente observable y tiene una gran presencia en esta zona. La presencia o ausencia de una población dominante puede considerarse como un factor de desequilibrio o equilibrio en el ambiente (Baqueiro-Cárdenas *et al.*, 2007) y se ha registrado en localidades del Caribe una disminución en las poblaciones de la especie mencionada de 1,000 a 100 organismos en menos de 25 años (Clark, 1994). Por ello, además de ser un buen biomonitor (Dorantes-Mejía, 2010) podría ser un buen indicador ecológico.

### 8.3 Relación con parámetros físico químicos

A través del análisis de varianza (ANDEVA) se comprobó que la temperatura, la salinidad y los sólidos disueltos totales variaron notablemente entre temporadas. Sin embargo, las comunidades de opistobranquios fueron similares entre ellas de acuerdo con el mismo tipo de análisis. Así pues, la segunda hipótesis no fue corroborada debido a que la regresión lineal indicó que no existía ninguna relación entre alguno de los parámetros físico químicos considerados y la diversidad ( $H'$ ), la equidad ( $J$ ) y la abundancia que se encontraron a lo largo de este trabajo.

Los valores más bajos para el índice de Shannon ( $H'$ ) y el índice de distinción taxonómica promedio ( $\Delta^+$ ) se encontraron en la temporada de lluvias en Gallega. Esto se debió a que en esta temporada se obtuvieron la menor densidad, riqueza específica y abundancia de opistobranquios, además de que la única especie que se encontró fue *E. crispata*. El aumento de la turbidez durante esta temporada podría haber afectado las especies que no se hallaron (Zamora-Silva, 2003; Cruz *et al.*, 2013).

En contraste, la temporada de secas obtuvo los valores más altos de riqueza específica y diversidad ( $H'=2.12$  bits/ind.,  $\Delta^+=75.56$ ) en Gallega. En general, durante la temporada de nortes es más difícil buscar opistobranquios, mientras que en la de secas es más sencillo por las condiciones meteorológicas. Por lo tanto, los valores altos podrían deberse a la capacidad del observador.

En la temporada de nortes, la temperatura suele disminuir hasta 18° C, se origina una mezcla que modifica las condiciones de la columna de agua (aumenta los niveles de clorofila *a* y la disponibilidad de nutrientes) y los sedimentos (en suspensión y erosión, cambio de textura), así como produce un oleaje más fuerte (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

A pesar de las complicaciones de búsqueda durante nortes, se obtuvieron valores intermedios (Tabla 7) de diversidad ( $H'$ ) y equidad ( $J'$ ), así como un buen número de especies y organismos encontrados (Figura 11) en los dos arrecifes durante esta temporada. Los valores podrían estar dados por el esfuerzo de muestreo, ya que se repitió la salida en esta temporada (nortes2). Sin embargo, también podría estar dado por el recambio de especies que ocurre en esta temporada del año y que genera altas diversidades (Hernández-Álvarez *et al.*, 2010).

Zamora-Silva (2003) menciona que los valores de diversidad de opistobranquios pueden variar de acuerdo con la temporada del año en la que se realicen los muestreos, debido a aspectos reproductivos y migratorios de algunas especies. Sin embargo, en este estudio no se observaron diferencias significativas ni agrupamientos entre valores de diversidad ( $H'$ ), equidad ( $J'$ ) ni abundancia en ninguna de las temporadas. Se observó un ligero agrupamiento de muestras en la temporada de lluvias (Fig. 20) pero, por los

resultados obtenidos de la regresión lineal, no está relacionado a los cambios de temperatura, salinidad o sólidos disueltos totales.

Durante la temporada de lluvias es cuando más incrementa la turbidez del agua de mar en el PNSAV (Carrillo *et al.*, 2010), lo cual está relacionado con la carga de sedimento que llega a los arrecifes y que afecta a las comunidades biológicas (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008). Lo anterior depende de los ríos, ya que tienen un efecto diferente en la zona dependiendo de su localización geográfica, la temporada del año y los patrones de circulación en general (ANEXO I).

Se ha visto que la sedimentación puede ser realmente elevada (hasta  $2\text{kg/m}^2\text{ día}^{-1}$ ) sin afectar a los corales vivos dentro del PNSAV, por lo que estos invertebrados podrían estar utilizando los nutrientes disueltos en el medio para su crecimiento (Pérez-España y Vargas-Hernández, 2008). Esto indica que cambios bruscos y condiciones desfavorables en estos arrecifes no necesariamente perjudican a todos los grupos biológicos; incluso se debería indagar qué adaptaciones presentan.

En una comunidad de nudibranquios de la zona intermareal rocosa en California, tampoco se encontraron diferencias significativas entre los valores de abundancia ni diversidad entre meses (Nybakken, 1978). Sin embargo, en dicho estudio se comprobó a través de análisis estadísticos que los valores más bajos registrados se debieron a que durante los muestreos el oleaje afectó la presencia de las comunidades. Por lo tanto, hay que considerar que en otras localidades los factores físicos sí han afectado a las comunidades de opistobranquios.

Al analizar la similitud entre temporadas en el trabajo de Nybakken (1978), se observó un patrón en el que se parecían los meses más cercanos entre sí, pero no se agruparon las temporadas. Es decir, la estructura de esa comunidad era relativamente constante, lo que coincide con lo observado en Gallega y Rizo. Sin embargo, sería importante considerar los ciclos de vida de los opistobranquios, ya que en este trabajo el 77% de las especies se encontró en una sola temporada.

Los arrecifes de coral son ambientes muy estables, sin embargo ya se ha mencionado cómo el PNSAV es un caso particular por la presión a la que está sujeto en cada temporada en cuanto a cambios de temperatura, salinidad, oleaje y corrientes. Las comunidades bióticas que habitan este sistema arrecifal pueden presentar mucha variación. Por ejemplo, se ha visto que los grupos de algas pueden cambiar completamente en un tiempo tan corto como 15 días (Pérez-España y Vargas-Hernández, 2008).

En este sistema arrecifal, la temporalidad ha sido reportada para pocas especies de opistobranquios. De las encontradas en este trabajo, se coincide con *A. fasciata*, *A. dactylomela* y *D. dolabrifera* con lo reportado en la literatura (Zamora-Silva y Ortigosa, 2012) donde se indica que sólo se les ha visto entre marzo y agosto. En contraste con lo previamente reportado, en esta investigación *N. gemmatus* y *E. crispata* también se registraron entre septiembre y febrero.

De igual forma, Zamora-Silva (2003), menciona que en Gallega durante la temporada de lluvias las especies de aplisiomorfos tienen mayor abundancia debido a que las condiciones ambientales favorecen la proliferación de pastos marinos y algas. En general, lo anterior concuerda con lo reportado por Vital-Arriaga (2013) para una playa rocosa. Sin embargo, la mayor cantidad de aplisiomorfos encontrados en este trabajo se localizaron durante los meses de abril (nortes) y mayo (secas), lo cual coincide con lo observado por Ortigosa-Gutiérrez (2005) en el arrecife Verde dentro del PNSAV.

Por otro lado, Rojas-Ramírez (2013) sugiere que la alta abundancia que encontró de *N. gemmatus* se debió a que se alimenta de *E. crispata*. Sin embargo, en este trabajo no se observó un patrón de tal observación ya que la mayor abundancia de *N. gemmatus* se presentó con la menor de esa especie herbívora durante la temporada de nortes en Rizo. Por lo tanto, la presencia de dicha especie debe estar dada por otros factores como su ciclo de vida.

El análisis de los ciclos de vida de este grupo de gasterópodos ayudará a comprender por qué sólo tres especies estuvieron presentes durante las tres temporadas. Este tema ha sido escasamente estudiado (Nybakken, 1974; Clark, 1975; Todd, 1983), pero se sabe que difieren mucho entre especies incluso a nivel de género (Krug, 2009). A pesar de esta variación entre grupos, se analizarán dos casos para dar una idea general de lo que podría ocurrir en las comunidades de Rizo y Gallega.

Aunque *E. crispata* es una especie muy común en el Caribe, su ciclo de vida ha sido poco estudiado, al grado de que no se conoce con exactitud cuánto puede llegar a vivir. Sin embargo, Clark (1994) sugiere que puede vivir más de un año y Pierce *et al.* (2006) mencionan que han tenido organismos vivos en laboratorio hasta los 22 meses que aún no se reproducen, por lo que probablemente pueden vivir por más tiempo y por ello podrían ser tan exitosas en el PNSAV. Se ha mencionado que, en general, su número de descendientes es bajo y nacen principalmente en marzo y abril (Clark, 1994). Durante este trabajo se observaron diferentes puestas de huevos de opistobranquios, principalmente sobre pastos marinos en todos los muestreos excepto en el de lluvias (septiembre). No obstante, es difícil identificar si pertenecían a esta especie.

El tipo de larva lecitotrófica que posee *E. crispata*, generalmente se desarrolla más rápido en comparación con la larva planctotrófica (Todd, 1983). Los embriones se desarrollan en aproximadamente 15 días y se convierten en dicha larva que se puede establecer después de un día, así como pasar por metamorfosis al día siguiente del establecimiento (Krug, 2009). En Gallega, Zamora-Silva (2003) relacionó la gran abundancia de dicha especie durante secas a la claridad de las aguas someras, lo cual facilitaría la cleptoplastia. Sin embargo, en este trabajo el éxito de esta especie se vio probablemente relacionado a su longevidad, su rápido desarrollo o a su capacidad de generalista en alimentación, debido a que se presentó en todas las temporadas con altas abundancias (>35 organismos).

Con respecto a las especies raras en Gallega, *Spurilla braziliana* es una especie hermana de *S. neapolitana* (Carmona *et al.*, 2014) que se distribuye en el mar Mediterráneo. Esta última especie tiene un ciclo de vida en promedio de aproximadamente cinco meses y posee una larva planctotrófica (Schlesinger *et al.*, 2009) que permanece en ese estado por largos periodos de tiempo (Clark, 1994). Dicha

larva incluso puede retrasar su establecimiento y metamorfosis debido a que sólo se establece con señales en el ambiente como la presencia de los metabolitos de las anémonas de las que se alimenta (Schlesinger *et al.*, 2009), a diferencia de la larva lecitotrófica de *E. crispata* que no lo requiere (Todd, 1983). Por lo tanto, si *S. braziliana* se comporta de forma similar, se explicaría por qué fue encontrada en una sola temporada.

Se ha documentado que especies de opistobranquios que poseen un ciclo de vida anual, pueden presentarse o no debido a cambios de temperatura en la localidad (Aerts, 1994). Sin embargo, los opistobranquios han presentado alta diversidad en ambientes inestables como playas rocosas (Nybakken, 1978; Vital-Arriaga, 2013) por lo que la variación de su presencia en el PNSAV podría estar determinada por su alimento (Nybakken, 1974; Penney, 2013) más que por cambios ambientales a su alrededor. Por lo tanto, se sugiere seguir con más estudios dirigidos a estos temas, mundial y localmente para complementar el conocimiento del grupo en diversos aspectos.

## Conclusiones

Se obtuvo un total de 13 especies de opistobranquios para los dos arrecifes estudiados, lo cual representa casi el 40% de las registradas en el PNSAV, el 32% en Veracruz y casi el 12% en el Atlántico de México. Además, dos de estas especies (*Flabellina engeli* y *Elysia cornigera*) son nuevos registros para el estado de Veracruz.

Este es el primer estudio sobre opistobranquios en Rizo, donde se encontraron seis especies, de las cuales tres son nuevos registros para este arrecife. Mientras que en Gallega se encontraron 12 especies, de las cuales cinco se registran por primera vez en dicho arrecife.

*Elysia crispata* es la especie dominante en el PNSAV.

Fue útil analizar la diversidad con diferentes medidas ( $\Delta^+$  y  $X^+$ ) ya que dieron otra perspectiva sobre este parámetro y proporcionaron más información sobre otras características como el hábitat y el gremio trófico.

Con estos resultados se considera que las comunidades de opistobranquios son similares entre arrecifes, sustratos y temporadas.

Se encontró un mayor número de especies herbívoras en Gallega, mientras que en Rizo se encontró un mayor número de especies carnívoras, por lo que se confirmó la primera hipótesis establecida en este trabajo. Además, se encontró una especie omnívora (*B. occidentalis*) en ambos arrecifes.

Los cambios en temperatura, salinidad y sólidos disueltos totales entre temporadas, no disminuyó la diversidad de estos moluscos (abundancia,  $H'$  y  $J'$ ), por lo que no se corroboró la segunda hipótesis.

## Consideraciones Finales

Este trabajo es una aportación a un tema poco estudiado (la ecología de opistobranquios) y al conocimiento de localidades importantes para el hombre que están en constante transformación (el PNSAV). Es esencial este tipo de estudios para conocer, conservar, aprovechar y utilizar de manera sustentable nuestros recursos.

## Literatura citada

- Aerts, L. A. M. 1994. Seasonal distribution of nudibranchs in the southern delta area, S. W. Netherlands. *Journal of Molluscan Studies*, 60: 129-139.
- Aguilar-Estrada, L. G. 2012. Estructura comunitaria de los gasterópodos de la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz. *Tesis profesional*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 82 p.
- Aguilera-Arias, J. 2012. Caracterización estructural y dinámica del paisaje en lagunas arrecifales: estudio de caso Sistema Arrecifal Veracruzano. *Tesis de Maestría*. Universidad Veracruzana. Boca del Río, Veracruz. 81 p.
- Balderas-Cordero, A. V. 2014. Análisis de las diferencias en la cobertura de los biotopos de la planicie arrecifal La Gallega, Ver. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 47 p.
- Baqueiro-Cárdenas, E. R., Borabe, L., Goldaracena-Islas, C. G. y Rodríguez-Navarro, J. 2007. Los moluscos y la contaminación. Una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78: 1S-7S.
- Behrens, D. 1991. *Pacific Coast Nudibranch: A guide to the opisthobranchs from Alaska to Baja California*. Sea Challengers, Monterey, California. 107 p.
- Behrens, D. W. y Hermosillo, A. 2005. *Eastern Pacific Nudibranchs: A Guide to the Opisthobranchs from Alaska to Central America*. Sea Challengers, Monterey, California. 137 p.
- Bertsch, H. 1993. *Opisthobranquios (Mollusca) de la costa occidental de México*. 253-270 p. In: Salazar-Vallejo, S. I. y N. E. González (Eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO. México. 865 p.
- Bertsch, H. 2008. Capítulo 11: *Opisthobranquios*. 319-338 p. In: Danemann, G. D. y Excurra, E. (Eds.). Bahía de los Ángeles: Recursos Naturales y Comunidad. Línea base 2007. SEMARNAT, Pronatura Noroeste A. C., SDNHM e INE. México. 740 p.
- Bertsch, H. 2009. *Biogeography of Northeast Pacific opisthobranchs: comparative faunal province studies between Point Conception, California, Usa, and Punta Aguja, Piura, Perú*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco y Sociedad de Malacología de México, A. C. 221-259 p.

- Bertsch, H. y Hermosillo, A. 2007. *Biogeografía alimenticia de los opisthobranchios del Pacífico Noreste*. 71-73 p. In: Ríos-Jara, E., Esqueda-González, M. C. y Galván-Villa, C. M. (Eds.) Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México. Universidad de Guadalajara, México. 286 p.
- Bouchet, P. y Rocroi, J. P. 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia: International Journal of Malacology*, 47 (1-2): 1-397.
- Bray, J. R. y Curtis, C. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325- 349.
- Camacho- García, Y. 2009. *Capítulo IV, Parte 30: Benthic opisthobranchs*. 371-386 p. In: Wehrtmann, I. S. y Cortés, J. (eds). Marine biodiversity of Costa Rica, Central America. Springer, Monographiae biologicae 86. 538 p.
- Carefoot, T. H. 1970. A comparison of absorption and utilization of food energy in two species of tropical *Aplysia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 5: 47-62.
- Carmona, L., Lei, B. R., Pola, M., Gosliner, T. M., Valdés, A. y Cervera, J. L. 2014. Untangling the *Spurilla neapolitana* (Delle Chiaje, 1841) species complex: a review of the genus *Spurilla* Bergh, 1864 (Mollusca: Nudibranchia: Aeolidiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 170: 132-154.
- Carricart-Gavinet, J. y Horta-Puga, G. 1993. *Arrecifes de Coral en México*. 82-86 p. In: Salazar-Vallejo, S. I. y González, N. E. (Eds.) Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO. México. 865 p.
- Carrillo, L. G., Horta-Puga, G. y Carricart-Gavinet, J. P. 2010. *Clima y oceanografía*. 48-59 p. In: Tunnell, J. W. JR., Chávez, E. A. y Withers, K. (Eds.) Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N. México. 293 p.
- Chávez, E. A., Tunnell, J. W. JR. y Withers, K. 2010. *Zonación y ecología de los arrecifes: Plataforma veracruzana y Banco de Campeche*. 60- 100 p. In: Tunnell, J. W. JR., Chávez, E. A. y Withers, K. (Eds.) Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N. México. 293 p.
- Clark, K. B. 1975. Nudibranch life cycles in the Northwest Atlantic and their relationship to the ecology of fouling communities. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 27: 28-69.

- Clark, K. B. 1994. Ascoglossan (=Sacoglossa) molluscs in the Florida Keys: rare marine invertebrates at special risk. *Bulletin of Marine Science*, 54 (3): 900-916.
- Clarke, K. R. y Gorley, R. N. 2006. *PRIMER v6: User manual/tutorial*, PRIMER-E, Plymouth. 192 p.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E. Plymouth. 144 p.
- Colwell, R. K. 2013. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Disponible en: [purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. K. y Longino, J. T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5 (1): 3-21.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2011. *Estudio previo justificativo para la modificación de la declaratoria del área natural protegida Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. Veracruz. 184 p.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1309.
- Constanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. y van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.
- Cruz, S., Calado, R., Serodio, J. y Cartaxana, P. 2013. Crawling leaves: photosynthesis in sacoglossan sea slugs. *Journal of Experimental Botany*, 64 (13): 3999-4009.
- Curtis, N. E. 2005. The intracellular, functional chloroplasts in adult sea slugs (*Elysia crispata*) come from several algal species, and are also different from those in juvenile slugs. *Microscopy and Microanalysis*, 11 (2): 1194-1195.
- Day, J. W., Díaz de León, A., González-Sansón, G., Moreno-Cassasola, P. y Yañez-Arancibia, A. 2005. *Diagnóstico ambiental del Golfo de México (Resumen ejecutivo)*. 15-44 p. In: Caso, M., Pisanty, I. y Excurra, E. (Eds.) Diagnóstico ambiental del Golfo de México. SEMARNAT, INE. México. 627 p.
- De la Cruz, F. V. 2005. Los gasterópodos del Arrecife Lobos: variaciones espacio-temporales en los sedimentos del área de pastos marinos. *Tesis profesional*. Universidad Veracruzana, Tuxpan. Veracruz. 56 p.

- De la Cruz, F. V. 2013. Estructura de las comunidades macrobentónicas y neotónicas asociadas a los sustratos rocosos coralinos del arrecife Lobos, Veracruz, México. *Tesis de Maestría*. Universidad Veracruzana, Tuxpan. Veracruz. 97 p.
- Diario Oficial de la Federación. 1992. Decreto por el que se declara Área Natural Protegida con carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano. Secretaría de Desarrollo Social. México, D.F. Gobierno Federal. 16 p.
- Diario Oficial de la Federación. 2012. Decreto que modifica al diverso por el que se declara Área Natural Protegida con carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano. Secretaría de Desarrollo Social. México, D.F. Gobierno Federal. 14 p.
- Domínguez-Castañedo, N., Granados-Barba, A., Rojas-López, R. y Solís-Weiss, V. 2014. *Metales pesados en sedimentos de la plataforma interna en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. 563-578 p. In: Botello, A. V., Rendón, von Osten, J. y Gold-Bouchot, G. (Eds.) Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias. UAC, UNAM-ICMYL, CINVESTAV-Unidad Mérida. México. 1176 p.
- Dorantes-Mejía, C. P. 2010. *Elysia crispata* (Mollusca: Sacoglossa: Elysiidae) como biomonitor de contaminación en tres arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano, México. *Tesis profesional*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 67 p.
- Emery, K. O. 1963. Coral reefs off Veracruz, Mexico. *Geofísica Internacional*, 3: 11-17.
- Escobar-Toledo, F. D., Parrado-Cortés, M. P., Duarte, L. O. y Zetina-Rejón, M. 2013. Incidencia de la pesca artesanal sobre la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de peces en el Mar Caribe de Colombia. *Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 65: 346-351.
- Fernández-Eguiarte A., Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R. y participantes de grupos temáticos. 2015. *Atlas climático digital de México*. Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM y Servicio Meteorológico Nacional, CONAGUA. Disponible en: <http://uniatmos.atmosfera.unam.mx> [Consultado por última vez: 9/04/2015].

- Fernando, A. V. y Kemp, P. S. Jr. 2007. A key to the benthic shell-less opisthobranch gastropods of North Carolina. *Journal of the North Carolina Academy of Science*, 123 (4): 233-241.
- Franz, D. R. 1970. Zoogeography of northwest Atlantic opisthobranch molluscs. *Marine Biology*, 7: 171-180.
- García-Cubas, A., Reguero, M. y Jácome, L. 1994. *Moluscos arrecifales de Veracruz, México (Guía de campo)*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. México. 143 p.
- García-Méndez, K. D. 2015. Asociaciones entre moluscos Heterobranquios (Mollusca: Gastropoda) y macroalgas en el Pacífico de Costa Rica. *Tesis profesional*. Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica. San José. 98 p.
- Gavagnin, M., Mollo, E., Montanaro, D., Ortea, J. y Cimino, G. 2000. Chemical studies of Caribbean sacoglossans: dietary relationships with green algae and ecological implications. *Journal of Chemical Ecology*, 26 (7): 1563-1578.
- Ghasemi, A. y Zahediasl, S. 2012. Normality tests for statistical analysis: A guide for non-statisticians. *International Journal of Endocrinology and Metabolism*, 10 (2): 486-489.
- González-Cibrián, A. V. R. 2012. Opistobranquios (Mollusca: Opisthobranchia) de Bahía Concepción, Baja California Sur. *Tesis profesional*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 200 p.
- González-Martínez, C. 2003. Caracterización y distribución de los biotopos de la planicie arrecifal de la Gallega, Ver. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 63 p.
- Granados-Barba, A., Abarca-Arenas, L. G. y Vargas-Hernández, J. M. (Eds.). 2007. *Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche. México. 304 p.
- Greenwood, P. G. 2009. Acquisition and use of nematocysts by cnidarian predators. *Toxicon*, 54 (8): 1065-1070.
- Gutiérrez, D., García-Sáez, C., Lara, M. y Padilla, C. 1993. *Comparación de arrecifes coralinos: Veracruz y Quintana Roo*. 787-804 p. In: Salazar-Vallejo, S. I. y González, N. E. (Eds.) Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO. México. 865 p.

- Harris, L. G., Powers, M. y Ryan, J. 1980. Life history studies of the estuarine nudibranch *Tenellia fuscata*. *The Veliger*, 23 (1): 70-74.
- Heilprin, A. 1890. The corals and coral reefs of the western waters of the Gulf of Mexico. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 42: 303- 316.
- Hermosillo, A. 2006. Ecología de los opistobranquios (Mollusca) de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. *Tesis doctoral*. Universidad de Guadalajara. 151 p.
- Hermosillo, A., Behrens, D.W. y Ríos-Jara, E. 2006. *Opistobranquios de México. Guía de babosas marinas del Pacífico, Golfo de California y las Islas Oceánicas*. CONABIO. México. 143 p.
- Hernández, C., Álvarez, F. y Villalobos, J. L. 2010. Crustáceos asociados a sustrato duro en la zona intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: S141-S151
- Hernández-Padilla, H. 2014. Diversidad taxonómica de Gastropodos (Mollusca: Gastropoda) en la planicie arrecifal de Isla de Enmedio, Sistema Arrecifal Veracruzano. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 128 p.
- Hernández-Pérez, J. R. 2015. Estudio faunístico de los moluscos del arrecife “La Perla del Golfo”, Veracruz, México. *Tesis profesional*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 76 p.
- Horta-Puga, G. 2010. *Impactos ambientales*. 183-205 p. In: Tunnell, J. W. JR., Chávez, E. A. y Withers, K. (Eds.) Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N. México. 293 p.
- Hsieh, T. C., K. H. Ma, y Chao, A. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation. Version 1.3.0. Disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/> [Consultado por última vez: 22/04/2015].
- Hurst, A. 1967. The egg masses and veligers of thirty Northeast Pacific opisthobranchs. *The Veliger*, 9 (3): 255-288.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2012. 1. Aspectos geográficos y medio ambiente. 48-74. In: Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2012. *Anuario estadístico de los Estados Unidos Mexicanos*. México. 783 p.

- Islas-Peña, T. V. 2004. Pelecípodos de la planicie del arrecife La Gallega, Veracruz, México. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 102 p.
- Jiménez-Badillo, M., H. Pérez-España, J. Vargas-Hernández, J. Cortés-Salinas y P. Flores-Pineda. 2007. *Catálogo de especies y artes de pesca artesanal del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Veracruzana. México. 182 p.
- Jiménez-Hernández, M. A., Granados-Barba, A. y Ortiz-Lozano, L. 2007. *Análisis de la información científica en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. 1-16 p. In: Granados-Barba, A., Abarca-Arenas, L. G. y Vargas-Hernández, J. M. (Eds.). *Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche. México. 304 p.
- Johnson, S. 1989. Temporal patterns of nudibranch mollusk activity on a subtidal hawaiian reef. *The Veliger*, 32 (1): 1-7
- Jörger, K. M., Stöger, I., Kano, Y., Fukuda, H., Knebelberges, T. y Schrödl, M. 2010. On the origin of Acochlidia and other enigmatic euthyneuran gastropods, with implications for the systematic of Heterobranchia. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 323-343.
- Kandel, E. R. 1979. *Behavioral biology of Aplysia* W. H. Freeman and Company. California. 463 p.
- Kidwell, S. M. 2001. Preservation of species abundance in marine death assemblages. *Science*, 294: 1091-1093.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Benjamin/Cummings, E. U. A. 620 p.
- Krug, P. J. 2009. Not my “type”: Larval dispersal dimorphisms and bet-hedging in opisthobranch life histories. *Biological Bulletin*, 216: 355-372.
- Krug, P. J. 2011. Genes, morphology, development and photosynthetic ability support the resurrection of *Elysia cornigera* (Heterobranchia: Plakobranchoidea) as distinct from the “solar-powered sea slug, *E. timida*. *Invertebrate Systematics*, 25: 477-489.
- Lalli, C. M. y Parsons, T. R. 1997. *Biological oceanography, an introduction*. The Open University. Oxford, Gran Bretaña. 314 p.

- Lehman, R. L. 2010. *Algas de los arrecifes*. 129-140 p. In: Tunnell, J. W. JR., Chávez, E. A. y Withers, K. (Eds.) Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N. México. 293 p.
- LePage, D., Sasak, H., Cheney, L., Oyama, S., Cuevas, C., Aviles, P., Maxuitenko, Y. y Faricloth, G. 2007. Antitumor activity of Zalypsis® in human pancreas tumors. *Cancer Research*, 67: 1519.
- Leyva, R. A. T. 2008. Macrofauna asociada a los pastos marinos (*Thalassia testudinum*), en el arrecife Tuxpan, Veracruz. *Tesis profesional*. Universidad Veracruzana, Tuxpan. Veracruz. 58 p.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. Oxford. 256 p.
- Malaquias, M. A. E., Bercibar, E. y Reid, D. G. 2009. Reassessment of the trophic position of Bullidae (Gastropoda: Cephalaspidea) and the importance of diet in the evolution of cephalaspidean gastropods. *Journal of Zoology*, 277: 88-97.
- Martínez-Rodríguez, A. E. 2010. Contaminación por metales pesados en los arrecifes de grupo sur del Sistema Arrecifal Veracruzano. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 54 p.
- Márquez Torres, A. y Gallegos-Martínez, M. E. 2014. *Efecto de los impactos antropogénicos y naturales en las comunidades de pastos marinos del Sistema Arrecifal Veracruzano*. 1053-1076 p. In: Botello, A. V., Rendón von Osten, J. y Gold-Bouchot, G. (Eds.) Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias. UAC, UNAM-ICMYL, CINVESTAV-Unidad Mérida. México. 1176 p.
- Moore, D. R. 1958. Notes on Blanquilla Reef, the most northerly coral formation in the Western Gulf of Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science (University of Texas)* 5: 151- 155.
- Morelock, J., y Koenig, K. J. 1967. Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment. *Journal of Sedimentary Petrology*, 37 (4): 1001-1005.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA. Zaragoza. 84 p.
- Núñez-Rico, J. 2008. Cobertura de los principales gremios algales del Sistema Arrecifal Veracruzano. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 57 p.

- Nybakken, J. 1974. A phenology of the smaller Dendronotacean, Arminacean and Aeolidacean nudibranchs at Asilomar state beach over a twenty-seven month period. *The Veliger*, 16 (4): 370-373.
- Nybakken, J. W. 1978. Abundance, diversity and temporal variability in a California intertidal nudibranch assemblage. *Marine Biology*, 45: 129-146.
- Nybakken, J. W. 2001. *Marine biology, an ecological approach*. Benjamin Cummings. Nueva York. 516 p.
- Olenin, S. y Ducrottoy, J. P. 2006. The concept of biotope in marine ecology and coastal management. *Marine Pollution Bulletin*, 53: 20-29.
- Ortigosa-Gutiérrez, J. D. 2005. Riqueza y distribución de opistobranquios (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) en la laguna arrecifal de Isla Verde, Ver. *Tesis profesional*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 54 p.
- Ortigosa-Gutiérrez, J. D. 2009. Biogeografía de moluscos opistobranquios de Yucatán, México. *Tesis de Maestría*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 97 p.
- Ortigosa, D., Simões, N. y Calado, G. 2013. Seaslug (Mollusca: Opisthobranchia) from Campeche bank, Yucatan peninsula, Mexico. *Thalassas*, 29 (1): 59-75.
- Ortigosa, D. y Valdés, A. 2012. A new species of *Felimare* (formerly *Mexichromis*) (Gastropoda: Opisthobranchia: Chromodorididae) from the Yucatan Peninsula, Mexico). *The Nautilus*, 126 (3): 98-104
- Ortiz-Lozano, L. 2012. Identification of priority conservation actions in marine protected areas: Using a causal networks approach. *Ocean and Coastal Management*, 55: 74-83.
- Ortiz-Lozano, L., Granados-Barba, A. y Espejel-Carbajal, I. 2009. Ecosystemic zonation as a management tool for marine protected areas in the coastal zone: Application for the Sistema Arrecifal Veracruzano National Park, Mexico. *Ocean and Coastal Management*, 52: 317-323.
- Ortiz-Lozano, L., Pérez-España, H., Granados-Barba, A., González-Gándara, C., Gutiérrez-Velázquez, A. y Martos, J. 2013. The reef corridor of the Southwest Gulf of Mexico: Challenges for its management and conservation. *Ocean and Coastal Management*, 86: 22-32.
- Penney, B. K. 2013. How specialized are the diets of northeastern Pacific sponge-eating dorid nudibranchs? *Journal of Molluscan Studies*, 79: 64-73.

- Perales-Valdivia, H., Sanay-González, R. y Marín-Hernández, M. 2015. Variación temporal de la estructura termohalina en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. *Revista Digital E-Bios*, 2 (8): 123-136.
- Pérez España, H. y Vargas Hernández, J. M. 2008. Caracterización ecológica y monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Primera Etapa. Universidad Veracruzana. Centro de Ecología y Pesquerías Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM002. México D. F. 97 p.
- Pierce, S. K., Curtis, N. E., Massey, S. E., Bass, A. L., Karl, S. A. y Finney, C. M. 2006. A morphological and molecular comparison between *Elysia crispata* and a new species of kleptoplastic sacoglossan sea slug (Gastropoda: Opisthobranchia) from the Florida Keys, USA. *Molluscan Research*, 26 (1): 23-38.
- Poizat, C. 1984. Seasonal variations of Mediterranean interstitial opisthobranch assemblages. *Hydrobiologia*, 118: 83-94.
- Ramos-Ramos-Elorduy, A. 2003. Mesogastrópodos de la planicie arrecifal La Gallega, Veracruz. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 57 p.
- Rao, K. V., Na, M., Cook, J. C., Peng, J., Matsumoto, R., y Hamann, M. T. 2008. Kahalalides V-Y isolated from a Hawaiian collection of the sacoglossan mollusk *Elysia rufescens*. *Journal of Natural Products*, 71(5): 772-778.
- Reyna-González, P. C. 2014. Modelo de soporte para la toma de decisiones en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. *Tesis doctoral*. Universidad Veracruzana. Boca del Río. 137 p.
- Reyna-González, P. C., Bello-Pineda, J., Ortiz-Lozano, L., Pérez-España, H., Arceo, P. y Brenner, J. 2014. Incorporating expert knowledge for development spatial modeling in assessing ecosystem services provided by coral reefs: A tool for decision-making. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49 (2): 279-292.
- Rojas-Ramírez, V. H. 2013. Opistobranquios de la planicie arrecifal de los arrecifes Anegada de Adentro, La Blanquilla y Verde, Veracruz, México. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 81 p.
- Romero-Domínguez, D. A. 2003. Flora marina bentónica del arrecife La Gallega: Un análisis de similitud con localidades insulares y costeras del estado de Veracruz. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 56 p.

- Rosales-Hoz, L., Carranza-Edwards, A. y Celis-Hernández, O. 2007. Environmental implications of heavy metals in surface sediments near Isla de Sacrificios, Mexico. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 78: 353-357.
- Rosales-Hoz, L., Kasper-Zubillaga, J.J., Carranza-Edwards, A. y Celis-Hernández, O. 2008. Composición geoquímica de sedimentos superficiales alrededor del ecosistema arrecifal de Isla Sacrificio, Veracruz, México. *Hidrobiológica*, 18 (2): 1-11.
- Rosales-Hoz, L., Carranza-Edwards, A., Sanvicente-Añorve, L., Alatorre-Mendieta, M. A. y Rivera-Ramírez, F. 2009. Distribution of dissolved trace metals around a coral reef in Southwestern Gulf of Mexico. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, DOI 10.1007/00128-009-9813-6.
- Rosales-Hoz, L., Carranza-Edwards, A., Cerón-Alvarado, J. y Celis-Hernández, O. 2010. Concentración de metales en la zona arrecifal de Veracruz, Golfo de México. *Actas INAGEQ*, Número especial dedicado al XX Congreso Nacional de Geoquímica, 16 (1): 75- 80.
- Rudman, W. B. 1981. The anatomy and biology of alcyonarian-feeding aeolid opisthobranch molluscs and their development of simbiosis with zooxanthellae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 72: 219-262.
- Rudman, W. 2013. *Sea slug forum*. Australian Museum. [Disponible en: <http://www.seaslugforum.net>. Consultado por última vez: 15/11/2014].
- Rudman, W. B. y Willan, R. C. 1998. Opisthobranchia. 915-1036 pp. In: Beesley, P. L., Ross, G. J. B. y Wells, A. (eds) *Mollusca: The Southern Synthesis*. Fauna of Australia. Vol. 5. CSIRO Publishing. Melbourne, Part B viii. 565-1234 p.
- Ruíz-Cruz, C. L. 2014. Riqueza y sistemática del grupo informal Opisthobranchia en los arrecifes Tuxpan, Enmedio y Lobos, Veracruz. *Tesis profesional*. Universidad Veracruzana, Tuxpan. Veracruz. 69 p.
- Salas-Monreal, D., Salas-de-León, D. A., Monreal-Gómez, M. A. y Riverón-Enzástiga, M. L. 2009. Current rectification in a tropical coral reef system. *Coral reefs*, DOI 10.1007/s00338-009-0521-9.
- Salas-Pérez, J. J. y Arenas-Fuentes, V. 2011. Winter water mass of the Veracruz Reef System. *Atmósfera*, 24 (2): 221-231.
- Salas-Pérez, J. J. y Granados-Barba, A. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera*, 21 (3): 281-301.

- Salas-Perez, J.J., Salas-Monreal, D., Arenas-Fuentes, V.E., Salas-de-Leon, D.A. y Riveron-Enzastiga, M.L. 2008. Tidal characteristics in a coral reef system from the western Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas*, 34: 467- 478.
- Salcedo-Ríos, R. 2003. Neogastrópodos de la planicie arrecifal “La Gallega”, Veracruz. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 118 p.
- Sanvicente-Añorve, L., Hermoso-Salazar, M., Ortigosa, J., Solís-Weiss, V. y Lemus-Santana, E. 2012a. Opisthobranch assemblages from a Coral reef system: the role of habitat type and food availability. *Bulletin of Marine Science*, 88 (4): 1061-1074.
- Sanvicente-Añorve, L., Solís-Weiss, V., Ortigosa, J., Hermoso-Salazar, M., y Lemus-Santana, E. 2012b. Opisthobranch fauna from the National Park Arrecife Alacranes, southern Gulf of Mexico. *Cahiers de Biologie Marine*, 53: 447-460.
- Sarukhán, J., Koleff, P., Carabias, J., Soberón J., Dirzo, R., Llorente-Bousquets, J., Halffer, G., González, R., March, I., Mohar, A., Anta, S. y de la Maza, J. 2009. *Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 100 p.
- Schlesinger, A., Goldshmid, R., Hadfield, M. G., Kramarsky, E. y Loya, W. Y. 2009. Laboratory culture of the aeolid nudibranch *Spurilla neapolitana* (Mollusca, Opisthobranchia): life history aspects. *Marine Biology*, 156: 753-761.
- Schrödl, M., Jörger, K. M., Klussman-Kolb, A. y Wilson, N. G. 2011. Bye bye “Opisthobranchia”! A review on the contribution of mesopsammic sea slugs to Euthyneuran systematics. *Thalassas*, 27 (2): 101-112.
- Somerfield, P. J., Clarke, K. R., Warwick, R. M. y Dulvy, N. K. 2008. Average functional distinctness as a measure of the composition of assemblages. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 65: 1462-1468.
- SPSS Inc. 2007. *SPSS for Windows, Version 16.0*. Chicago, SPSS Inc.
- Tapia-Domínguez, M. 2013. Estructura comunitaria de gastrópodos en la planicie arrecifal de Santiaguillo, Sistema Arrecifal Veracruzano. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 49 p.

- Tello-Musi, J. L. 2000. Distribución de biotopos en la zona de la planicie arrecifal de Isla Verde, Veracruz, México. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 61 p.
- Todd, C. D. 1983. *Reproductive and trophic ecology of nudibranch molluscs*. 225-259 p. In: Russell-Hunter, W. D. The Mollusca. Vol. 6: Ecology. EDITORIAL PAIS 695 p.
- Tovar-Juárez, E. 2000. Evaluación de metales pesados en dos sistemas bentónicos arrecifales de Veracruz, Ver. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 68 p.
- Trowbridge, C. D. 2004. Emerging associations on marine rocky shores: specialist herbivores on introduced macroalgae. *Journal of Animal Ecology*, 73: 294-308.
- Tunnell, J. W. JR. 2010. *Distribución de los arrecifes*. 17-29 p. In: Tunnell, J. W. JR., Chávez, E. A. y Withers, K. (Eds.) Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N. México. 293 p.
- Valadez-Rocha, V. y Ortiz-Lozano, L. 2013. Spatial and temporal effects of port facilities expansion on the surface area of shallow coral reefs. *Environmental Management*, 52:250-260.
- Valdés, A., Hamann, J., Behrens, D. W., y DuPont, A. 2006. *Caribbean sea slugs. A field guide to the opisthobranch mollusks from the tropical northwestern Atlantic*. Sea Challengers, California. 289 p.
- Vargas-Hernández, J. M., Hernández-Gutiérrez, A. y Carrera-Parra, L. F. 1993. *Sistema Arrecifal Veracruzano*. 559-575 p. In: Salazar-Vallejo, S. I. y González, N. E. (Eds.) Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO. México. 865 p.
- Vázquez-Machorro, A. 2013. Ensamblaje de los gastrópodos (Mollusca: Gastropoda) de la planicie del arrecife Rizo, Sistema Arrecifal Veracruzano. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 159 p.
- Vital-Arriaga, X. G. 2013. Diversidad y distribución de los opistobranquios béticos (Mollusca: Gastropoda) de Montepío, Veracruz. *Tesis profesional*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 57 p.
- Wägele, H. 1989. Diet of some Antarctic nudibranchs (Gastropoda, Opisthobranchia, Nudibranchia). *Marine Biology*, 100: 439-441.

- Wägele, H. y Klussmann-Kolb, A. 2005. Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) more than just slimy slugs. Shell reduction and its implications on defence and foraging. *Frontiers in Zoology*, 2: 1-18.
- Wägele, H., Klussman-Kolb, A., Verbeek, E. y Schrödl, M. 2013. Flashback and foreshadowing, a review of the taxon Opisthobranchia. *Organisms, Diversity and Evolution*, 1-17.
- Withers, K. y Tunnell, J. W. JR. 2010. *Biodiversidad de los arrecifes*. 101-128 p. In: Tunnell, J. W. JR., Chávez, E. A. y Withers, K. (Eds.) Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N. México. 293 p.
- World Register of Marine Species (WoRMS Editorial board). 2015. World Register of Marine Species. Disponible en: <http://www.marinespecies.org>. [Consultado por última vez: 10/05/2015]
- Zamora-Silva, B. A. 2003. Opistobranquios bénticos de La Gallega, Veracruz, México. *Tesis profesional*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Edo. Méx. 110 p.
- Zamora-Silva, B. A., Cruz, F. y Reguero, M. 2002. Opistobranquios bénticos de Punta Mocambo, Veracruz, México. *Abstracts 49 Annual Meeting of the South Western Association of Naturalist*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 47 p.
- Zamora-Silva, A. y Ortigosa, D. 2012. Nuevos registros de opistobranquios en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 359-369.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice Hall. Nueva Jersey. 944 p.
- Zavala-Hidalgo, J., Morey, S. L. y O'Brien, J. J. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research*, 108: 1-19.
- Zapata, F., Wilson, N. G., Howison, M., Andrade, S. C. S., Jörger, K. M., Schrödl, M., Goetz, F. E., Giribet, G., Dunn, C. W. 2014. Phylogenomic analyses of deep gastropod relationships reject Orthogastropoda. *Proceedings of the Royal Society*, 218: 20141739.

## ANEXO I. Información adicional del área de estudio

Tabla I. Características de los ríos que afectan al Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV). P= Puerto, AL= Antón Lizardo.

Característica/Río	La Antigua	Jamapa	Papaloapan
Escurrencimiento natural promedio anual superficial (hm <sup>3</sup> ) <sup>1</sup>	2,139	2,563	44,662
Área de la cuenca (km <sup>2</sup> ) <sup>1</sup>	2,827	4,061	46,517
Longitud (km) <sup>1</sup>	139	368	354
Influencia de agua dulce y sedimentos en el SAV <sup>2</sup>	Invierno sobre P, principalmente en arrecifes cercanos a la costa	Invierno sobre AL Verano sobre P	Verano sobre AL

1. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2012; 2. Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008.

Tabla II. Características de los arrecifes estudiados. Ar= Arena, CM= Coral muerto\*, CV= Coral vivo, P= Pastos marinos, Al= Algas, Ot= Otros\*\*. L= Laguna arrecifal, B= Barlovento, S= Sotavento. V=Veracruz, AL= Antón Lizardo

Característica	Gallega	Rizo
<b>Distancia a la costa (km)<sup>1</sup></b>	Unido a la costa (artificialmente)	5.25
<b>Profundidad (m)<sup>2</sup></b>	0-12	0-18
<b>Área (m<sup>2</sup>)<sup>1</sup></b>	1,362,000	1,958,000
<b>Longitud (km)<sup>1</sup></b>	1.25	2.87
<b>Perímetro (m)<sup>1</sup></b>	6,750	7,482
<b>Promedio anual de precipitación (mm) durante 1902-2010 y de temperatura (°C) durante 2003-2012<sup>3</sup></b>	126.5 mm 26.35 °C	136.83 mm 26.49 °C
<b>Porcentaje de área arrecifal en el SAV<sup>1</sup></b>	20.93% de subsistema V	7.8% de subsistema AL

<b>Sustratos presentes (%)</b>	4	5	6
	Ar- 42.51	Ar- 49.9	Ar- 35
	CM- 26.28	CM- 24.5	CM- 48
	CV- 0.29	CV- 0.045	CV- 6
	P- 24	P- 8.09	P- 11
	Al- 4	Al- 1.8	Al- Ver nota
	Ot- 3	Ot 15.7	
<b>Especies usadas para pesca<sup>7</sup></b>	1 especie (pulpo)		5 especies: 2 moluscos, 2 peces, 1 crustáceo
<b>Servicios ecosistémicos</b>			
Regulación <sup>7</sup>	Alto (L) y muy alto (B)		Medio
Soporte <sup>7</sup>	Alto y medio (B)		Alto, muy alto (B) y medio (S)
Cultural <sup>7</sup>	Alto y bajo (B)		Bajo y medio (S)
Provisión <sup>7</sup>	Muy alto y medio (B)		Muy alto
<b>Amenazas</b>			
Impacto en pesquerías <sup>7</sup>	Muy alto		Medio
Daño directo al arrecife <sup>7</sup>	Muy alto		Muy alto
Cambios en la estructura biológica <sup>7</sup>	Bajo		Muy alto
Procesos de contaminación <sup>7</sup>	Muy alto		Medio
<b>Aptitud para actividades recreativas<sup>7</sup></b>	Muy apto (L) y no apto (B)		Apto (L) y no apto (B)

1. CONANP, 2011; 2. Tunnell, 2010; 3. Fernández-Eguiarte *et al.*, 2015; 4. González-Martínez, 2003; 5. Balderas-Cordero, 2014, 6. Vázquez-Machorro, 2013; 7. Reyna-González, 2014.

*Nota:* La referencia 6 no cuantificó el sustrato alga, sin embargo menciona su presencia sobre coral muerto.

\*Se considera este sustrato conforme a la clasificación utilizada por los autores 4 y 5 y, se incluye en él a lo que la referencia 6 menciona como pedacera de coral, roca coralina y parches coralinos. \*\*Incluye anémonas y otros invertebrados (sustrato no presente en referencia 6).

## ANEXO II. Información complementaria del grupo de estudio

Clados incluidos dentro de los Heterobranchia de acuerdo con Bouchet y Rocroi (2005). Únicamente se desglosan los grupos dentro de los Opisthobranchia.

Clado Heterobranchia

**Grupo informal** “Lower Heterobranchia”

**Grupo informal** Opisthobranchia

Clado Cephalaspidea

Clado Thecosomata

Clado Gymnosomata

Clado Aplysiomorpha

"Grupo" Acochliidae

Clado Sacoglossa

"Grupo" Cylichnidae

Clado Umbraculida

Clado Nudipleura

Clado Euctenidiidae

Clado Nudibranchia Dexiarchia

Clado Pseudoeuctenidiidae

Clado Cladobranchia

**Grupo informal** Pulmonata

Breve descripción de los clados encontrados en este trabajo (Wägele y Klussman-Kolb, 2005; Hermosillo *et al.*, 2006; Valdés *et al.*, 2006):

**Cephalaspidea** Fischer, 1883. Cuerpo alargado. En la cabeza poseen un escudo cefálico y no presentan rinóforos ni tentáculos. Pueden presentar concha externa o interna, así como parapodios en el dorso. Las especies pueden ser herbívoras, omnívoras o carnívoras, alimentándose de algas, raíces de pastos marinos, poliquetos, bivalvos u otros opistobranquios.

**Aplysiomorpha** Rafinesque, 1815. Cuerpo alargado. Presentan rinóforos de forma enrollada y tentáculos laterales, denominados bigotes, en la cabeza. Si presentan concha es interna y tienen parapodios en la parte dorsal. Las especies son estrictamente herbívoras (se alimentan de algas, cianobacterias o pastos marinos) y son el grupo de opistobranquios con la mayor talla.

**Pleurobranchomorpha** Pelseneer, 1906. Cuerpo ovalado o alargado con la branquia en el lado derecho. En la cabeza tienen rinóforos en forma de tubo unidos en la base, por lo que aparentan forma de “V”. En caso de presentar concha, ésta es interna. Las especies del grupo son carnívoras y, se alimentan de esponjas y ascidias.

**Nudibranchia** Blainville, 1814. Cuerpo alargado u ovalado y aplanado dorsoventralmente. Poseen rinóforos de una gran variedad de formas, así como tentáculos laterales en la cabeza. Todas las especies son carnívoras, alimentándose principalmente de esponjas y cnidarios (anémonas e hidrozoarios). Es el grupo más diverso dentro de los opistobranquios.

**Sacoglossa** von Ihering, 1876. Cuerpo alargado. En la cabeza tienen los rinóforos con forma enrollada y no presentan tentáculos laterales. Las especies del grupo son herbívoras (se alimentan de algas principalmente) y muchos miembros pueden realizar la cleptoplastía.

ANEXO III. Información complementaria del método y los resultados

Tabla III. Matriz de presencia/ausencia con los atributos de las especies de opisthobranchios encontradas en este trabajo que se consideraron para el índice de distinción funcional.

	Gremio trófico			Hábitat Gallega			Hábitat Rizo		Talla máxima (mm)			
	Omnív.	Carnív.	Herbív.	Mixto	Pastos	Roca coral	Pastos	Roca coral	<50	51-100	100-200	>200
<i>Bulla occidentalis</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Navanax gemmatus</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Aplysia fasciata</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Aplysia dactylomela</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Dolabrifera dolabrifera</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxynoe antillarum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elysia cornigera</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Elysia crispata</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Discodoris branneri</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Spurilla braziliana</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Flabellina engeli</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Dendrodoris krebsii</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Pleurobranchus areolatus</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Las referencias para el gremio trófico de cada especie se encuentran en la tabla 3. El hábitat se asignó de acuerdo a lo encontrado en este trabajo: se consideró con el mayor porcentaje de organismos encontrados por sustrato. Por ejemplo, para una especie de la cual se encontró un organismo en sustrato mixto y tres en pastos marinos, equivaldría a un 25% el primer sustrato, mientras que el otro 75% lo tendría pastos marinos, por lo que éste último se consideró como su hábitat. Se consideró la talla máxima reportada (Valdés *et al.*, 2006).

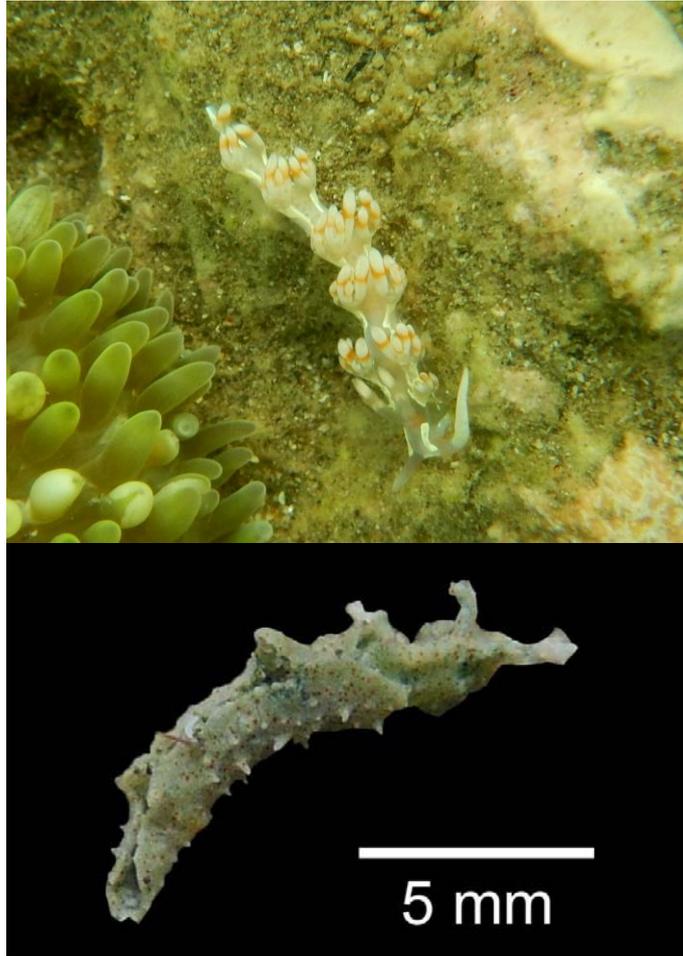


Figura A. Fotografías de las especies que representan un nuevo registro para el estado de Veracruz. Imagen superior: *Flabellina engeli*, imagen inferior: *Elysia cornigera*.

ANEXO IV. Información adicional de la discusión

Tabla IV. Especies de opistobranquios reportadas para Veracruz. Se incluyen registros dentro del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), así como al Norte y al Sur del estado. **Localidad:** G-G= Gallega-Galleguilla, R= Rizo, IV= Isla Verde, AA= Anegada de Adentro, I= Ingeniero, IS= Isla sacrificios, IE= Isla de Enmedio, S= Santiaguillo, P= Pájaros, B=Blanquilla, SAD= Sin arrecife definido, T= Tuxpan, EM= En medio, L= Lobos, M=Montepío, PG= Perla del Golfo. **Literatura:** AE= Aguilar-Estrada (2012), DC<sup>1</sup>= De la Cruz (2005), DC<sup>2</sup>= De la Cruz (2013), HPA= Hernández-Padilla (2014), HPE= Hernández-Pérez (2015), L= Leyva (2008), OG=Ortigosa-Gutiérrez (2005), RC= Ruíz-Cruz (2014), RR= Rojas-Ramírez (2013), TD=Tapia-Domínguez (2013), VA= Vital-Arriaga (2013), VM= Vázquez-Machorro (2013), X=el presente trabajo, ZO=Zamora-Silva y Ortigosa (2012), ZS= Zamora-Silva (2003).

Zona	PNSAV											Norte			Sur	
	G-G	R	IV	AA	I	IS	IE	S	P	B	SAD	T	EM	L	M	PG
<i>Alys riiseanus</i> Mörch, 1875														DC <sup>1</sup>		
<i>Japonactaeon punctostriatus</i> (C. B. Adams, 1870)											ZO					
<i>Ringicula semistriata</i> d'Orbigny, 1842											ZO					
<i>Cylichnella bidentata</i> (d'Orbigny, 1841)							HPA									
<i>Bulla occidentalis</i> A. Adams, 1850	ZO, ZS, X	VM, X	ZO, AE, OG	ZO	ZO		HPA		X					DC <sup>1</sup>	VA	
<i>Haminoea antillarum</i> (d'Orbigny, 1841)											ZO			DC <sup>1</sup>	VA	
<i>Haminoea elegans</i> (Gray, 1825)	ZO, ZS				ZO											
<i>Haminoea succinea</i> (Conrad, 1846)											ZO					
<i>Navanax gemmatus</i> (Mörch, 1863)	ZO, ZS, X	X	ZO, AE, OG, RR				HPA			RR			RC	DC <sup>2</sup> , RC	VA	
<i>Acteocina canaliculata</i> (Say, 1826)			AE								ZO					

Zona	PNSAV											Norte			Sur	
Especie/Arrecife	G-G	R	IV	AA	I	IS	IE	S	P	B	SAD	T	EM	L	M	PG
<i>Acteocina candei</i> (d'Orbigny, 1841)							HPA				ZO			DC <sup>1</sup>		
<i>Volvulella persimilis</i> (Mörch, 1875)											ZO					
<i>Aplysia juliana</i> Quoy y Gaimard, 1832							ZO									
<i>Aplysia fasciata</i> Poiret, 1789	ZO, ZS, X		ZO, AE			ZO										VA
<i>Aplysia dactylomela</i> Rang, 1828	ZO, ZS, X	VM, X	ZO, AE, OG, RR			ZO	ZO	HPA			RR	L		DC <sup>1</sup>		VA
<i>Aplysia parvula</i> Mörch, 1863														DC <sup>1</sup>		
<i>Bursatella leachii</i> Blainville, 1817	ZO, ZS		ZO, AE, OG, RR			ZO										
<i>Dolabrifera dolabrifera</i> (Rang, 1828)	ZO, X		ZO, AE, OG								RR			DC <sup>1</sup>		
<i>Stylocheilus striatus</i> (Quoy y Gaimard, 1832)	ZO		ZO, AE, OG													
<i>Stylocheilus longicauda</i> (Quoy y Gaimard, 1825)	ZO, ZS		ZO													
<i>Cylindrobulla beauui</i> P. Fischer, 1857																HPE
<i>Oxynoe antillarum</i> Mörch, 1863	ZO, ZS, X										RR					
<i>Elysia cornigera</i> Nuttal, 1989	X															
<i>Elysia crispata</i> Mörch, 1863	ZO, ZS, X	VM, X	ZO, AE, OG, RR	ZO, RR		ZO	ZO, HPA	TD	X		RR	RC	RC	DC <sup>1</sup> , DC <sup>2</sup>		VA

Zona	PNSAV											Norte			Sur	
Especie/Arrecife	G-G	R	IV	AA	I	IS	IE	S	P	B	SAD	T	EM	L	M	PG
<i>Elysia subornata</i> A. E. Verrill, 1901	ZO, ZS		ZO, AE, OG											DC <sup>1</sup>		
<i>Elysia ornata</i> (Swainson, 1840)			AE													
<i>Pleurobranchus areolatus</i> Mörch, 1863	X		RR	RR								RC		DC <sup>2</sup>		
<i>Discodoris branneri</i> (MacFarland, 1909)	ZO, X	X	ZO, AE, OG, RR									RC			VA	
<i>Dendrodoris krebsii</i> (Mörch, 1863)		X								RR						
<i>Phidiana lynceus</i> Bergh, 1867															VA	
<i>Flabellina engeli</i> Marcus y Marcus, 1968	X															
<i>Dondice occidentalis</i> (Engel, 1925)	ZO				ZO											
<i>Berghia rissodominguezi</i> Muniain y Ortea, 1999															VA	
<i>Spurilla braziliana</i> MacFarland, 1909	X		ZO, AE, OG												VA	
<i>Bulla</i> sp.																HPE
<i>Discodoris</i> sp.	ZS		AE							RR						
<i>Berghia</i> sp.															VA	
<i>Spurilla</i> sp.	ZS															
Discodorididae										RR						
Dorididae																HPE
TOTAL	20	6	16	3	7	1	7	1	2	8	7	4	2	13	11	3

Total de especies: PNSAV= 33 (3 sin identificación a especie), Veracruz= 40 (6 sin identificación a especie).

Tabla V. Comparación de los trabajos dirigidos únicamente a opistobranquios en la costa atlántica mexicana. **Arrecifes:** IV= Isla Verde, AA= Anegada de Adentro, B= Blanquilla, G= Gallega, R= Rizo, T= Tuxpan, EM= En medio, LO= Lobos.

	<b>Zamora-Silva <i>et al.</i> (2002)</b>	<b>Zamora-Silva (2003)</b>	<b>Ortigosa-Gutiérrez (2005)</b>	<b>Rojas-Ramírez (2013)</b>	<b>Vital-Arriaga (2015)</b>	<b>Ruíz-Cruz (2014)</b>	<b>Vital-Arriaga (2013)</b>	<b>Sanvicente-Añorve <i>et al.</i> (2012a)</b>
<b>Localidad</b>	Ingeniero	Gallega	IV	AA, B, IV	Gallega, R	T, EM, LO	Montepío	Alacranes
<b>Especies encontradas</b>	8	12	10	12: 4, 7, 6	13: 12, 6	4: 3, 2, 1	11	32
<b># organismos</b>	-	271	376	398	460: 206, 254	45	165	957
<b>Grupos totales por estudio</b>	4 clados, 7 familias, 6 géneros	4 clados, 9 familias, 10 géneros	4 clados, 7 familias, 8 géneros	5 clados, 8 familias, 10 géneros	5 clados, 10 familias, 11 géneros	3 clados, 4 familias, 4 géneros	4 clados, 8 familias, 10 géneros	4 clados, 15 familias, 22 géneros
<b>Método (directo o indirecto)</b>	Directo por área: cuadrantes	Directo por área: transectos con cuadrantes	Directo por área: búsqueda errante	Directo por área: transectos con cuadrantes	Directo por tiempo	Directo por tiempo e indirecto	Directo por tiempo e indirecto	Directo por tiempo e indirecto por vol.
<b>Cobertura total</b>	775 m <sup>2</sup>	2000 m <sup>2</sup>	74 km <sup>2</sup>	AA (1475 m <sup>2</sup> ), B (925 m <sup>2</sup> ), V (1225 m <sup>2</sup> )	51 h: G (27h), R (24h)	33 h	> 25 h	74.4 h, 83 L
<b>Temporalidad</b>	-	Mensual, de marzo a febrero	Primavera y otoño	Abril, julio y diciembre	Nortes, lluvias y secas	Marzo a diciembre	Nortes, lluvias y secas	Diciembre, abril y septiembre
<b>Índices:</b>								Por sustrato:
<b>H'</b>	2.78	1.872	2.78	0.83, 2.17, 1.68	1.62, 0.954	-	2.997	2.11 algal y 3.05 rocoso
<b>H' máx</b>	3	3.585	3.32		3.58, 2.584	-	3.459	-
<b>J'</b>	0.928	0.522	0.837	0.32, 0.68, 0.56	0.45, 0.369	-	0.866	0.57 algal, 0.88 rocoso

*Nota:* No se incluyó Ortigosa-Gutiérrez (2009) debido a que no menciona esfuerzo de muestreo y, al ser sobre biogeografía, no reporta índices de diversidad.

Tabla VI. Número de especies de opistobranquios reportado en el Pacífico Este Tropical y las regiones Este y Oeste del Atlántico (Tomado de Bertsch, 2009).

Región marina	Pacífico Este	Atlántico Este	Atlántico Oeste
Provincia	Mar de Cortés (183)	Mediterránea (323)	Carolineana (42)
(número de	Mexicana (158)	Mauritania (261)	Caribeña (329)
especies)	Panameña (218)	Senegalense (121)	Brasileña (93)