



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

**DIVERSIDAD DE LA MACROFAUNA BENTÓNICA EN LAS PLAYAS  
DE YUCATÁN: PATRONES ESPACIO TEMPORALES DE  
DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**OLMOS GARCÍA RICARDO ERNESTO**

**TUTOR PRINCIPAL:**

**DR. EDLIN JOSÉ GUERRA CASTRO**  
ENES MÉRIDA, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

**DRA. VIVIANNE SOLÍS WEISS**  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS

**DRA. ELSA NOREÑA BARROSO**  
FACULTAD DE QUÍMICA, UNIDAD SISAL.

**DR. FERNANDO NUNO DIAS MARQUES SIMOES**  
FACULTAD DE CIENCIAS. UNIDAD SISAL.

**DR. ALEC TORRES FREYERMUTH**  
INSTITUTO DE INGENIERÍA. UNIDAD SISAL.

**MÉXICO, MÉRIDA, OCTUBRE, 2022**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



**DIVERSIDAD DE LA MACROFAUNA BENTONICA EN LAS PLAYAS  
DE YUCATÁN: PATRONES ESPACIO TEMPORALES DE  
DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
MAESTRO(A) EN CIENCIAS**

**PRESENTA:  
OLMOS GARCÍA RICARDO ERNESTO**

**TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:  
DR. EDLIN JOSÉ GUERRA CASTRO  
ENES MÉRIDA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR:  
DRA. VIVIANNE SOLÍS WEISS  
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS**

**DRA. ELSA NOREÑA BARROSO  
FACULTAD DE QUÍMICA, UNIDAD SISAL.**

**DR. FERNANDO NUNO DIAS MARQUES SIMOES  
FACULTAD DE CIENCIAS. UNIDAD SISAL.**

**DR. ALEC TORRES FREYERMUTH  
INSTITUTO DE INGENIERÍA. UNIDAD SISAL.**

**MÉXICO, CD. MX., OCTUBRE, AÑO**

## Agradecimientos

En primera instancia quisiera brindar mi gratitud a la Universidad Autónoma de México, y especialmente al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, entidades que me han permitido realizar mis estudios de maestría y continuar creciendo académicamente. Así mismo, mi más profundo agradecimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca de manutención otorgada (#1080512), la cual me permitió llevar a cabo mis estudios.

A la DGAPA por el financiamiento del Proyecto PAPIIT IA206320, mismo que fue fundamental para realizar este estudio.

De la misma manera, mi más profundo agradecimiento a la Unidad Académica Sisal, la UMDI-Sisal, al Instituto de Ingeniería, la Facultad de Ciencias y la ENES-Mérida, por brindarme las instalaciones, materiales y facilidades necesarias para desarrollar este trabajo.

Me gustaría agradecer especialmente a mi director de tesis el Dr. Edlin José Guerra Castro, por la confianza depositada en mí, la paciencia, el tiempo, las pláticas, las enseñanzas, la amistad y todo el apoyo brindado durante el desarrollo de este trabajo, sin duda uno de mis ejemplos a seguir.

A los miembros de mi comité tutorial, la Dra. Vivianne Solís Weiss, la Dra. Elsa Noreña Barroso, el Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simoes y al Dr. Alec Torres Freyermuth, por sus enseñanzas, aportaciones y apoyo durante toda la realización de este trabajo, así como sus comentarios y revisiones del documento de tesis.

Al Dr. Juan José Cruz Mota, al Dr. Edlin J. Guerra Castro (nuevamente), a las compañías PRIMER-e, Beta Solutions y al apoyo económico dado por el Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología por permitirme (e impartirme) tomar el fascinante Taller en Análisis Multivariado para Ecología (& Ciencias Ambientales) usando PRIMER v7 y PERMANOVA+; Curso que fue parte fundamental para el entendimiento, procesamiento y análisis de mis datos, infinitas gracias.

Al Camilo Sergio Rendon Valdez del Instituto de Ingeniería por su gran apoyo durante el procesamiento de las muestras de granulometría.

A todas las personas que apoyaron durante los muestreos realizados, María Muciño, Pedro Homá, Gabriela Villamonte, Frank Ocaña, Rossy, Jorgito y Ricardo. Un agradecimiento especialmente a Biol. Raúl Castillo Caput, por tu INMENSA ayuda durante el procesamiento de muestras, sin duda sin tu trabajo aún seguiría revisando arena.

## **Dedicatorias**

A Frank, Rossy, Armando y Ari, grandes amigos que me dejó la maestría, muchas gracias por las pláticas, risas, comidas y más.

A toda mi familia, por su apoyo durante esta etapa; especialmente a mi mamá por siempre ayudarme en cualquier cosa que necesité, preocuparse por mí siempre, procurarme cuando estoy contigo y siempre quererme a pesar de todo. Este trabajo es el fruto de tantos años de tu dedicación hacia mí. Te quiero mucho.

A Lilicita, por ser siempre apoyarme en todo, por alentarme a ser mejor persona cada día, por darme ánimos cada que lo necesité, por apoyarme en los momentos difíciles y por compartir tantos momentos juntos. Te amo.

rdido un perro, pico 3

A Pippersito, a pesar de ya no estar, siempre estuviste y estarás.

## Listado de tablas

|   |    |
|---|----|
| Tabla I Análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) para evaluar patrones espaciotemporales de variabilidad en la estructura de la macrofauna de las playas arenosas de Yucatán, de acuerdo con un modelo lineal multifactorial que incluye Muestreo, Localidad, Sitio y Estrato litoral. _____   | 36 |
| Tabla II Análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) para evaluar patrones espaciotemporales de variabilidad en el tamaño medio de grano granulometría de las playas arenosas de Yucatán, de acuerdo con un modelo lineal multifactorial que incluye Muestreo, Localidad y Estrato litoral. _____ | 39 |
| Tabla III Análisis de varianza (ANOVA) basado en permutaciones para evaluar patrones espaciotemporales de variabilidad en la pendiente de las playas arenosas de Yucatán, de acuerdo con un modelo lineal bifactorial que incluye Muestreo y Localidad. _____   | 44 |
| Tabla IV Análisis de varianza (ANOVA) basado en permutaciones para evaluar patrones espaciotemporales de variabilidad en el ancho de las playas arenosas de Yucatán, de acuerdo con un modelo lineal bifactorial que incluye Muestreo y Localidad. _____  | 45 |
| Tabla V Combinación de variables que proporcionan las mayores correlaciones entre las matrices de similitud biológica y ambiental. Los modelos son ordenados de mayor a menor correlación. ____   | 47 |
| Tabla VI. Listado taxonómico de la macrofauna bentónica de las playas arenosas del estado de Yucatán, México _____  | 76 |

## Listado de figuras

|   |    |
|---|----|
| Fig. 1 Imágenes satelitales de los puertos de abrigo de las seis localidades estudiadas. _____  | 14 |
| Fig. 2 Mapa de las localidades estudiadas de costa de Yucatán. _____  | 18 |
| Fig. 3 Diseño esquemático de muestreo aplicado en cada sitio. _____   | 22 |
| Fig. 4 Número de especies registrado por grupo taxonómico. _____  | 27 |
| Fig. 5 Número de individuos por temporada y grupo taxonómico. _____   | 28 |
| Fig. 6 Abundancia relativa por grupo taxonómico. _____  | 29 |
| Fig. 7 Medias generales ( $\pm$ desviación estándar) de la densidad de especies (A) y la densidad de organismos (B) por núcleo. _____   | 31 |
| Fig. 8 Curvas de acumulación de especies y extrapolación de los valores de riqueza y análisis de la cobertura muestral en las playas arenosas de Yucatán. _____                         | 33 |
| Fig. 9 Variabilidad en la composición de especies entre los sitios de cada localidad, según el estrato litoral para cada localidad. _____   | 34 |
| Fig. 10 Variación local y temporal de la estructura de la comunidad macrobentónica de las playas arenosas de Yucatán. _____   | 37 |
| Fig. 11 "Shade plot" de las muestras promediadas (columnas) por Muestreo (nortes, lluvias y secas), Localidad y Estrato (D $\leftarrow$ Supramareal, S $\leftarrow$ Intermareal). _____ | 38 |

|  |    |
|--|----|
| Fig. 12 Porcentaje promedio de las fracciones relativas del tamaño de grano por temporada, localidad y estrato mareal. _____                                   | 41 |
| Fig. 13 Análisis canónico de coordenadas principales de la variación local en la composición del sedimento de las playas del estado de Yucatán. _____          | 42 |
| Fig. 14 Variación temporal en la composición del sedimento en las playas arenosas de la costa de Yucatán. _____  | 43 |
| Fig. 15 Pendiente promedio ( $\pm$ desviación estándar) por localidad. _____   | 45 |
| Fig. 16 Ancho de playa promedio ( $\pm$ desviación estándar) por localidad. _____  | 46 |
| Fig. 17 Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de la variación en la composición de la macrofauna por localidad en función del tamaño de grano. _____ | 47 |
| Fig. 18 Mapa de los sitios muestreados de la localidad Celestún. _____   | 78 |
| Fig. 19 Mapa de los sitios muestreados de la localidad Sisal. _____  | 78 |
| Fig. 20 Mapa de los sitios muestreados de la localidad Progreso. _____   | 79 |
| Fig. 21 Mapa de los sitios muestreados de la localidad Telchac. _____  | 79 |
| Fig. 22 Mapa de los sitios muestreados de la localidad Dzilam. _____   | 80 |
| Fig. 23 Mapa de los sitios muestreados de la localidad Progreso. _____   | 80 |

# Índice

|   |    |
|---|----|
| <b>Agradecimientos</b> .....  | 2  |
| <b>Dedicatorias</b> .....   | 4  |
| <b>Listado de tablas</b> .....  | 5  |
| <b>Listado de figuras</b> .....   | 5  |
| <b>Introducción</b> .....   | 9  |
| Aspectos físicos de las playas arenosas .....                                     | 9  |
| Aspectos biológicos de las playas arenosas .....                                  | 10 |
| Importancia de las playas arenosa del sureste del Golfo de México .....           | 11 |
| Presión antropogénica en las playas del sureste del Golfo de México .....         | 12 |
| <b>Antecedentes</b> .....   | 14 |
| <b>Objetivos</b> .....  | 16 |
| <b>Hipótesis</b> .....  | 17 |
| <b>Área de estudio</b> .....  | 17 |
| <b>Materiales y Métodos</b> .....   | 21 |
| Colecta y procesamiento <i>in situ</i> de las muestras .....                      | 22 |
| Trabajo de laboratorio .....  | 22 |
| Trabajo de gabinete .....   | 23 |
| <b>Resultados</b> .....   | 27 |
| Diversidad taxonómica y abundancia de la macrofauna bentónica .....               | 27 |
| Componentes de la diversidad de especies .....                                    | 32 |
| 1. Diversidad $\alpha$ y $\gamma$ .....   | 32 |
| 2. Diversidad $\beta$ .....   | 34 |
| Análisis espacial y temporal de la $\alpha$ -diversidad .....                     | 35 |
| Características físicas de las playas y su relación con la macrofauna.....        | 39 |
| 1. Variación espaciotemporal de la granulometría.....                             | 39 |
| 2. Variación espaciotemporal de la pendiente y ancho de la playa.....             | 44 |
| 3. Relación entre la macrofauna y las características físicas de las playas ..... | 46 |
| <b>Discusión</b> .....  | 48 |
| Patrones de diversidad en playas de Yucatán.....                                  | 48 |
| Potenciales procesos reguladores de la diversidad en playas de Yucatán .....      | 50 |
| <b>Conclusiones</b> .....   | 59 |
| <b>Referencias bibliográficas</b> .....   | 60 |
| <b>Anexos</b> .....   | 76 |



|                          |    |
|--------------------------|----|
| Listado taxonómico ..... | 76 |
| Sitios muestreados ..... | 78 |

## Introducción

Dentro de los hábitats costeros, las playas arenosas son los ecosistemas más ampliamente distribuidos a nivel mundial, ocupando aproximadamente un tercio de las costas desprovistas de hielo (Luijendijk et al., 2018). Estas zonas se caracterizan por su conectividad con los ecosistemas adyacentes, actuando como ecotono entre los ambientes terrestre y marino (Barboza & Defeo, 2015; McLachlan & Brown, 2006). Actualmente, las playas son uno de los ecosistemas marinos más impactados por las actividades humanas y más vulnerables al cambio climático (Defeo et al., 2009). Estos ambientes están comprimidos debido al aumento del nivel del mar, desde la parte marina y, al desarrollo costero y expansión de los asentamientos humanos en la parte terrestre (Schlacher, Schoeman, et al., 2008). Estas presiones actúan en múltiples escalas temporales y espaciales, afectando a las comunidades biológicas nativas de estas zonas en varias escalas espacio-temporales (Defeo et al., 2009), por lo que conocer su estado actual, así como sus patrones espaciotemporales, es menester para el diseño de medidas de gestión de las zonas costeras.

### **Aspectos físicos de las playas arenosas**

Las playas arenosas son uno de los ambientes marinos más dinámicos que existen; éstas se ven sometidas a la acción de diversos factores físicos tales como viento, oleaje, mareas y corrientes, entre otros factores ambientales. La interacción de estos agentes determina la morfología de la playa, ocasionando que las playas presenten constantes cambios espaciales y temporales (McLachlan et al., 1993; McLachlan & Brown, 2006). La interacción entre el clima de las olas y el tipo de sedimento produce una gama de morfotipos de playa, donde encontramos:

**1)** Playas reflejantes: Es el estado de mayor acreción, generalmente son estrechas y con una pendiente pronunciada. Generalmente están formadas bajo condiciones de olas de baja energía y pequeñas mareas, con arenas gruesas, no tienen una zona de surf y la energía de las olas es reflejada de vuelta al océano desde las olas que rompen directamente en la cara de la playa, por lo que el clima de lavado (“swash”) es más riguroso; además, debido al tipo de sedimento, presentan un buen drenaje (Defeo & McLachlan, 2005; Finkl, 2004).

2) Playas disipativas: Representan estados erosivos o disipativos; comúnmente son anchas y con una pendiente suave. Se forman en condiciones de olas de gran energía y presentan arenas finas, así como una amplia zona de surf en la cual las olas disipan gran parte de su energía, por lo que llegan débiles hasta la cara de la playa. El drenaje es lento y el clima de lavado es menos impetuoso; tienden a ser más frecuentes en latitudes altas (Defeo & McLachlan, 2005; Short, 1996)

3) Intermedias: Presentan características intermedias entre las disipativas y las rreflejantes (Defeo & McLachlan, 2005).

### **Aspectos biológicos de las playas arenosas**

Al ser tan dinámicas, las playas arenosas representan uno de los ambientes marinos más hostiles para las comunidades macrobentónicas, ya que están sometidas a estrés constante debido a los numerosos procesos físicos y químicos que tienen lugar en el litoral, lo que, aunado a los rasgos intrínsecos de cada especie, limitan su distribución espacial y temporal (Brazeiro & Defeo, 1996; McLachlan et al., 1993).

A pesar de lo hostiles que resultan estos ambientes, las playas arenosas poseen una fauna diversa y abundante, encontrándose representantes de la mayoría de fila de invertebrados, aunque generalmente los crustáceos, moluscos y poliquetos son los dominantes y alcanzan altas abundancias (hasta 100,000 *ind/m*<sup>2</sup> en algunas playas) (Defeo & McLachlan, 2005; McLachlan & Brown, 2006). Dentro de la macrofauna, encontramos organismos depredadores, carroñeros, filtradores y detritívoros. Sin embargo, cabe señalar que la mayoría de los invertebrados macrofaunales son crípticos, es decir, organismos difíciles de observar debido a sus hábitos excavadores y emergen únicamente cuando es necesario para alimentarse o realizar otras funciones vitales, a menudo cuando están cubiertos por la marea, por lo que generalmente se les divide en intermareales y supralitorales (McLachlan & Brown, 2006).

La mayoría de los estudios sobre ecología de playas arenosas se han efectuado en países subtropicales o de mediana latitud, con relativamente pocos estudios en playas tropicales. De estos, se puede extraer que la variabilidad temporal y espacial de las comunidades bentónicas que habitan las playas arenosas responde

principalmente a los factores físicos como mareas, procesos de barrido de ola (*swash*), corrientes, así como el tamaño medio de grano del sedimento, la pendiente, el contenido de agua intersticial y el contenido de materia orgánica (Barboza & Defeo, 2015; Defeo & McLachlan, 2005, 2013; Hernandez et al., 1998; Jaramillo et al., 1996; McLachlan et al., 1993; Torres-Alfaro, 2010).

En algunos estudios, han planteado paradigmas acerca de la macrofauna en estos ambientes (Defeo & McLachlan, 2005, 2013). Estos estudios se basan en el modelo morfodinámico de las playas y se plantea que la diversidad de especies, abundancia y biomasa de éstas, aumentan exponencialmente desde playas reflejantes a disipativas; esto basado en el concepto del predominio de los factores físicos en un ambiente riguroso (Barboza & Defeo, 2015; McLachlan & Dorvlo, 2005). No obstante, se ha sugerido que, en las comunidades de playas disipativas no perturbadas, las interacciones biológicas tales como la competencia intra e interespecífica son agentes reguladores más importantes que los agentes físicos. El argumento que sostiene esta hipótesis es que, en ambientes no perturbados, las densidades son mayores en comparación con ambientes alterados, en los cuales los factores físicos toman mayor importancia (Defeo & McLachlan, 2005).

Las poblaciones y comunidades de la macrofauna tienden a tener una estructura bien definida, con variaciones longitudinales y perpendiculares a lo largo de la playa (Defeo & McLachlan, 2013). Las especies suelen agregarse en parches elípticos paralelos a la costa, que abarcan desde metros a kilómetros, donde los individuos competitivamente dominantes se encuentran en el centro del parche, donde se localizan las condiciones óptimas para su desarrollo, mientras que los individuos de menor tamaño tienden a ser desplazados hacia los extremos de los parches (Defeo & McLachlan, 2005).

### **Importancia de las playas arenosa del sureste del Golfo de México**

Las playas arenosas proporcionan numerosos servicios ecosistémicos, que van desde la regulación de procesos naturales, como control de la erosión de la línea de costa, protección costera ante tormentas, reciclaje de nutrientes, captación y purificación de agua. Las playas también son importantes para la vida silvestre, proveen sitios de anidación para tortugas y aves playeras, áreas de cría para peces

e invertebrados en la zona de rompiente de las olas, así como zonas de alimentación para numerosas especies. Así mismo, proveen de recursos y materias primas, y son fuentes de materiales para la construcción o alimento para consumo humano. En particular, las playas son lugares apreciados globalmente para la recreación y el turismo, y constituyen el sostén de muchas economías basadas en el turismo (Defeo et al., 2009; Harris et al., 2014; Schlacher et al., 2007; Schlacher, Schoeman, et al., 2008).

Particularmente en Yucatán, las playas arenosas se extienden a lo largo de 286 km de línea costera, representando el 86 % del litoral del estado (LANRESC, 2017). En el transcurso de la historia, su aprovechamiento ha variado en uso e intensidad, incluyendo la pesquería ribereña, plantación y extracción de cocoteros, actividades portuarias, procesamiento de alimentos y turismo local (Herrera-Silveira et al., 2005). Si bien las playas arenosas son uno de los ecosistemas costeros donde más actividades humanas se desarrollan y que a la par generan una derrama económica imprescindible para las comunidades costeras, sus funciones ecológicas y valores naturales intrínsecos generalmente son ignorados o, en el mejor de los casos, considerados como elementos secundarios (McLachlan & Brown, 2006; Schlacher et al., 2007).

## **Presión antropogénica en las playas del sureste del Golfo de México**

En el estado de Yucatán la población de los pueblos costeros ha aumentado notablemente, pasando de 27,000 habitantes en 1970, a más de 100,000 para el 2000 y para el 2011 ya albergaba al 6.5% de la población del estado (García de Fuentes et al., 2011; Herrera-Silveira et al., 2005). Adicionalmente, es sabido que durante los meses de verano la población incrementa notablemente en las comunidades costeras debido al “turismo de segunda residencia” (García de Fuentes et al., 2011).

Algunas actividades humanas como el cambio en el uso de suelo, la contaminación asociada a los asentamientos humanos, el aumento en la extracción de recursos naturales, entre otras, afectan la dinámica de los ecosistemas costeros en Yucatán

(LANRESC, 2017). Particularmente la construcción de casas y hoteles frente al mar, así como el establecimiento de estructuras costeras como espigones, rompeolas y escolleras (tanto regulados como no regulados), han cambiado la dinámica y estructura de las playas del estado, modificando e interrumpiendo el transporte de sedimentos a diferentes escalas espaciotemporales, jugando un papel fundamental en la erosión y acreción de la playa en algunas zonas, dando como resultado la alteración de la línea de costa (Fig. 1) (Appendini et al., 2012; Cuevas-Jimenez & Euán-Ávila, 2009; Herrera-Silveira et al., 2005; LANRESC, 2018; Medellín, 2017).

Como se mencionó anteriormente, estas modificaciones actúan en múltiples escalas, y podrían afectar a las comunidades biológicas nativas de estas zonas en varias escalas espacio-temporales (Defeo et al., 2009; Herrera-Silveira et al., 2005). En este sentido, resulta difícil valorar la magnitud de la amenaza del desarrollo costero sobre la biodiversidad de las playas (LANRESC, 2017). Ante cualquier modificación sustancial de la línea de costa, la pérdida de biodiversidad es un desenlace inevitable, cuya estimación dependerá de conocer su estado antes, durante, y después del impacto. Así mismo, para poder identificar el nivel de resiliencia del ecosistema y las medidas efectivas de conservación, es fundamental conocer los componentes del sistema previo a la perturbación, lo cual implica estimar la variación de la biodiversidad a diferentes escalas espacio-temporales (Cruz-Motta et al., 2007; Underwood, 1991).



Fig. 1 Imágenes satelitales de los puertos de abrigo de las seis localidades estudiadas. Obsérvese la acumulación de arena en el lado este de los puertos (Google Earth, 2020).

## Antecedentes

Se han realizado algunos estudios sobre la macrofauna en las playas arenosas del Golfo de México y unos cuantos en la costa yucateca. Los primeros registros de la macrofauna en el Golfo de México se remontan a los años 70's, destacando el trabajo realizado por Dexter (1976), el cual reporta la infauna de 11 playas arenosas a lo largo del Golfo de México y la costa del Pacífico Mexicano. Particularmente para el Golfo de México registró 14 especies, de las cuales el isópodo *Excirolana braziliensis* y el poliqueto *Scolelepis agilis* fueron las especies más frecuentes.

De manera similar, Méndez et al. (1985), evaluaron la importancia de la granulometría en la distribución de organismos bentónicos del estado de Veracruz. En ese trabajo, se estudiaron 29 localidades, identificándose un total de 28 especies de las cuales la mayoría se encontraron en playas de arena fina. Asimismo, Arriaga Becerra (1985) presentó un estudio preliminar de la macrofauna de invertebrados de nueve playas arenosas de Quintana Roo y seis de Yucatán, en el que reportó 41 especies para ambos estados; de las cuales el oligoqueto *Stephensoniella marina* fue la especie más abundante de la zona supralitoral, mientras que para la zona mesolitoral la especie más abundante fue *Pontodrilus*

*bermudensis*. La zona infralitoral fue la que presentó una mayor diversidad, mientras que la zona supralitoral fue la que presentó los valores más bajos.

Además, se han descrito varias especies nuevas de crustáceos para el Golfo de México. Rocha-Ramírez et al. (2010), describieron una nueva especie de isópodo (*Ancinus jarocho*) para la zona mesolitoral de las playas arenosas del estado de Veracruz. Asimismo, Paz-Ríos & Ardisson (2013) describieron una nueva especie de anfípodo (*Caribboecetes progreso*) para el norte de la península de Yucatán.

También, Rocha-Ramírez et al. (2016) estudiaron la variación nictemeral de los ensamblajes de macrocrustáceos en una playa arenosa del centro-norte de Veracruz, México. En ese estudio se registraron nueve especies, de las cuales *Emerita benedicti*, *Excirolana braziliensis*, *Excirolana* sp. y *Pseudohaustorius* sp. resultaron ser dominantes.

Uno de los estudios ecológicos más completos en la región es el de Hidalgo (2017). En este estudio se presenta la variabilidad estacional de la macrofauna en tres playas del estado de Veracruz, destacando el registro de 37 especies de invertebrados. Además, se determinó que *Scolelepis (Scolelepis) vossae* se presenta en playas con una calidad ambiental de mala a moderada, que *Excirolana braziliensis* se encuentra en condiciones ambientales moderadas y, finalmente, que *Haustorius mexicanus* se registró en zonas con condiciones de moderadas a buenas.

Particularmente para el estado de Yucatán, Guerra-Castro et al. (2020) caracterizaron la macrofauna, granulometría y concentración de hidrocarburos policíclicos aromáticos de las playas arenosas de seis localidades a lo largo de la costa yucateca. En este estudio se reportaron 31 especies de invertebrados, de las cuales cuatro especies son dominantes a lo largo de toda la costa yucateca (*Polyophthalmus pictus*, *Tubificoides diazi*, *Excirolana braziliensis* y *E. mayana*). No obstante, se detectaron patrones de variación espacial marcados, con tendencias de diferencias en composición y abundancia de especies entre las localidades estudiadas. Dzilam y El Cuyo fueron las localidades más disímiles, mientras que el resto de las localidades fueron similares entre si pero diferentes a Dzilam y El



Cuyo. De la misma manera, la comunidad fue muy variable entre los sitios (pocos kilómetros de distancia) y entre estratos de marea (pocos metros de distancia). Asimismo, la densidad de los individuos fue relativamente alta (20-200 ind/ 0.01 m<sup>2</sup>), mientras que la densidad de especies fue baja (2-4 especies/0.01 m<sup>2</sup>). Además, la diversidad regional de la macrofauna reportada en este estudio se encuentra entre las más altas conocidas (Barboza & Defeo, 2015).

Si bien estos aportes son sustanciales y han permitido construir una idea de los patrones de diversidad de la macrofauna en el Golfo de México y especialmente en la costa yucateca, aún no se conocen las variaciones temporales que presenta la macrofauna en esta zona. Por ello, este estudio abordará las siguientes preguntas de investigación:

- ❖ ¿Concuerdan los patrones espaciotemporales de diversidad de especies de la macrofauna en las playas de Yucatán con los reportados en la literatura?
- ❖ ¿De qué manera se ajustan los patrones de diversidad de las especies a las características granulométricas de cada playa?

Para responder a estas preguntas, se han planteado los siguientes objetivos.

## Objetivos

### General

- Realizar la caracterización ecológica de la comunidad macrobentónica de las playas del estado de Yucatán a través de diferentes escalas espaciales y temporales.

### Particulares

- Elaborar un listado taxonómico de la macrofauna bentónica recolectada en la zona intermareal.
- Cuantificar la diversidad de especies en los componentes  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  de la macrofauna bentónica de las playas de Yucatán, así como sus patrones de variación temporal.
- Determinar los patrones de distribución y extensión espacial de las especies.
- Explorar la relación que existe entre los patrones de diversidad de especies y las características físicas de la playa (i.e. granulometría, ancho y pendiente de playa).

## Hipótesis

Como posibles respuestas a las preguntas de investigación, se propusieron cuatro hipótesis alternativas:

- I. La composición de especies es estable y uniforme a lo largo de toda la costa. Este patrón implicaría que la diversidad es sostenida principalmente por interacciones biológicas.
- II. La composición de especies fluctúa temporalmente a lo largo de toda la costa, con poca variación espacial. Este patrón implicaría que la diversidad es resultado de recambio de especies debido a cambios climáticos, pero no a procesos ambientales espaciales.
- III. La composición de especies varía de forma gradual a lo largo de la costa, sin temporalidad evidente. Este patrón indicaría que la diversidad es producto de procesos espaciales auto correlacionados, como gradientes ambientales o dispersión limitada.
- IV. La composición y riqueza de especies es dinámica y heterogénea a lo largo de la costa. Este patrón indicaría que la diversidad es mediada por procesos ambientales locales, así como a los procesos climáticos.

De los procesos ambientales locales que se refieren en las hipótesis III y IV, en este estudio sólo se evaluaron los relacionados con las principales características físicas de la playa (i.e. granulometría, ancho y pendiente de la playa).

## Área de estudio

El presente trabajo se realizó en seis localidades de la costa del estado de Yucatán: Celestún, Sisal, Progreso, Telchac Puerto, Dzilam de Bravo y El Cuyo (Fig. 2; Anexo 2).

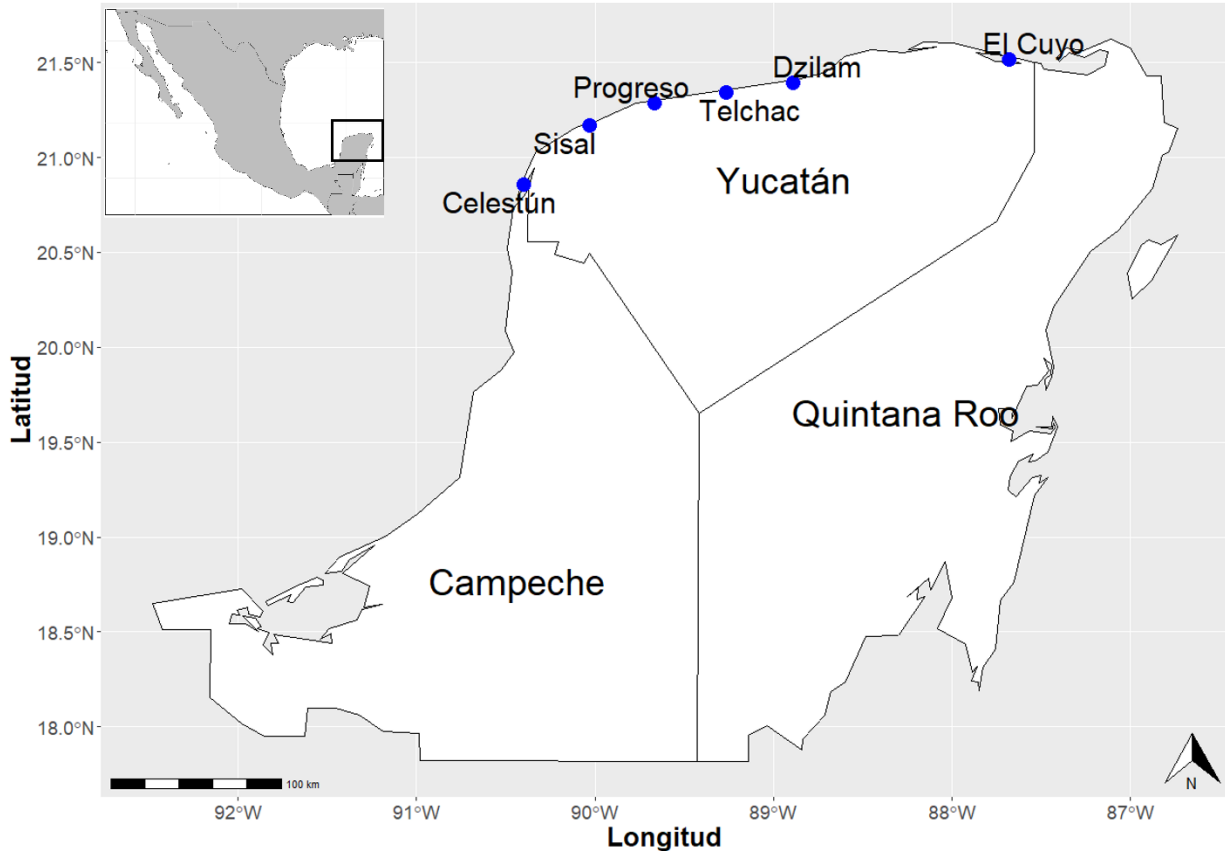


Fig. 2 Mapa de la costa de la Península de Yucatán. Se indican las localidades estudiadas: Celestún, Sisal, Progreso, Telchac Puerto, Dzilam de Bravo y El Cuyo.

En la región predomina el clima cálido subhúmedo con lluvias regulares en los meses de verano (de junio a octubre) (DIGAOHM, 2020). No obstante, por su ubicación geográfica, la península de Yucatán está expuesta continuamente al efecto de tormentas tropicales, huracanes (junio-noviembre)(Cuevas-Jimenez & Euán-Ávila, 2009; NHC & CPHC, 2021; Pech-Pool et al., 2010) y eventos atmosféricos de meso-escala denominados “Oleadas de Frio Centroamericano” (Central America Cold Surge), coloquialmente conocidos en México como “nortes”, los cuales se presentan durante la mayoría del año, alcanzando sus máximos en los meses de otoño e invierno (octubre-febrero) presentándose 2 o 3 eventos mensualmente (Kurczyn et al., 2021; Medellín & Torres-Freyermuth, 2019). Estas características han permitido definir el patrón temporal anual de la costa yucateca en: secas (de marzo a mayo), lluvias (de junio a octubre) y nortes (de noviembre a febrero). Sin embargo, los límites de este patrón no siempre están bien definidos.

En general, la región es kárstica y no presenta ríos o estuarios superficiales; sin embargo, cuenta con numerosas lagunas costeras rodeadas por extensos bosques de manglar, las cuales se encuentran fuertemente influenciadas por las descargas de agua dulce subterráneas propias de la región (Herrera-Silveira et al., 2005). Estas lagunas costeras se conectan al océano a través de una o más bocas, que permanecen abiertas de forma permanente o intermitente, y en su ausencia, la descarga se realiza de manera subterránea hacia el litoral (Herrera-Silveira & Morales-Ojeda, 2010).

Las playas arenosas del litoral yucateco se caracterizan por ser micromareales, dominadas por la brisa marina; además presentan un perfil disipativo, pendientes bajas y arenas de medianas a gruesas (Appendini et al., 2012; Medellín & Torres-Freyermuth, 2019). El régimen de mareas es mixto, predominando la marea diurna, y con mareas semidiurnas durante las mareas muertas. El rango de la marea varía de 0.1 a 0.8 m entre mareas muertas y mareas vivas (Cuevas-Jimenez & Euán-Ávila, 2009; Valle-Levinson et al., 2011). El oleaje es de baja energía y predominan las olas provenientes del noreste, sin embargo durante los eventos de nortes (CACS) las olas arriban desde el nor-noroeste (Medellín & Torres-Freyermuth, 2019). La corriente dominante en la región costera tiene una dirección de este a oeste (Enriquez et al., 2010).

A continuación, se describen brevemente las localidades estudiadas:

### **Celestún**

Celestún se encuentra a 93 Km de Mérida, en el extremo occidental del estado de Yucatán, casi en el límite con Campeche, en el interior del parque natural Ría Celestún. Se ubica en las coordenadas 20°46'00" N y 90°11'00" O. Se considera una playa con un estado de salud del ambiente intermedio (DIGAOHM, 2020; LANRESC, 2017).

### **Sisal**

Sisal se encuentra en el litoral noroeste de Yucatán y pertenece al municipio de Hunucmá. Se ubica en las coordenadas 21°09'45" N y 90°02'56"O. Presenta una playa arenosa expuesta con un clima cálido subhúmedo con lluvias regulares en

verano. La temperatura media anual es de 25.6°C, con una máxima de 36°C y una precipitación de 300 a 600 mm anuales. El estado de salud del ambiente es intermedio (DIGAOHM, 2020; LANRESC, 2017).

### **Progreso**

Se encuentra en el municipio Puerto de Progreso de Castro, es el principal puerto del estado de Yucatán. Se localiza al noroeste del estado de Yucatán, a 36 km al norte de Mérida, se ubica en las coordenadas 21°16'58" N y 89°39'49" O. Las playas de Progreso se caracterizan por ser estrechas con arenas de tamaño medio de color blanco y café claro con pequeñas conchas. En ellas se desarrollan actividades turísticas, paseos en lancha, así como la pesca comercial y deportiva. Se le considera como una playa impactada por actividades antropogénicas con una mala salud ambiental (DIGAOHM, 2020; LANRESC, 2017).

### **Telchac Puerto**

El puerto de Telchac se encuentra a 42 Km de Progreso y a 75 Km de Mérida por vía terrestre y a 45 Km de Progreso por mar. Es un puerto de dimensiones importantes; el canal de acceso se comunica con un estero. Se ubica con las coordenadas 21°19' N y 89°25' O. Las playas de Telchac han estado sujetas a procesos de erosión. La arena fina y mediana que constituye las playas se acumula en la escollera oriental del puerto de abrigo. Está considerada como una playa con un mal estado de salud ambiental (DIGAOHM, 2020; LANRESC, 2017).

### **Dzilam de Bravo**

Se localiza a 55 Km de Mérida, se encuentra en la parte este del estado de Yucatán con las coordenadas 21°19'00" N y 89°58'00" O. Las playas están formadas por arena mediana y fina, son angostas y casi planas. El mar es muy somero frente a Dzilam y existen varios bajos en forma de cordones arenosos que se extienden paralelos a la línea de playa. Es apreciada como una playa con una buena salud ambiental (DIGAOHM, 2020; LANRESC, 2017).

## **El Cuyo**

Se localiza al norte de la península y forma parte del municipio de Tizimín. Se ubica con las coordenadas 21°51'00" N y 87°68'00" O. La marea es de tipo mixto diurno, con una amplitud máxima de 90cm. Presenta un oleaje del NE, con olas de 0.3m hasta 1 m de altura. Durante los meses invernales y bajo influencia de "nortes", pueden alcanzar hasta los 2 m de altura. Al igual que Dzilam, presenta una buena salud ambiental (DIGAOHM, 2020; LANRESC, 2017).

## **Materiales y Métodos**

Se realizaron tres visitas a las localidades de estudio, una por temporada, entre de noviembre del 2020 a septiembre del 2021. Lo anterior, con la finalidad de capturar la variabilidad de la macrofauna debida a procesos climáticos estacionales. En cada localidad, se eligieron aleatoriamente cuatro sitios con una separación aproximada de 2 a 3 Km entre cada uno (Anexo 2). Posteriormente se trazaron dos segmentos de 30 metros de longitud paralelos a la línea de costa, considerando la línea de máxima deriva de marea y amplitud de la ola diurna, de los cuales el primero corresponde el estrato supramareal (seco) y el segundo el intermareal (húmedo). A lo largo de cada segmento se tomaron seis muestras aleatorias, para un total de 12 muestras por sitio, todas las muestras fueron tomadas con una separación mínima de 1 m entre si (Fig. 3). Este esfuerzo de muestreo, se realizó tomando como base el protocolo de muestreo para playas arenosas de la red *Pole to Pole of the Americas* (MBON Pole to Pole, 2019) y el propuesto por Guerra-Castro et al. (2020).

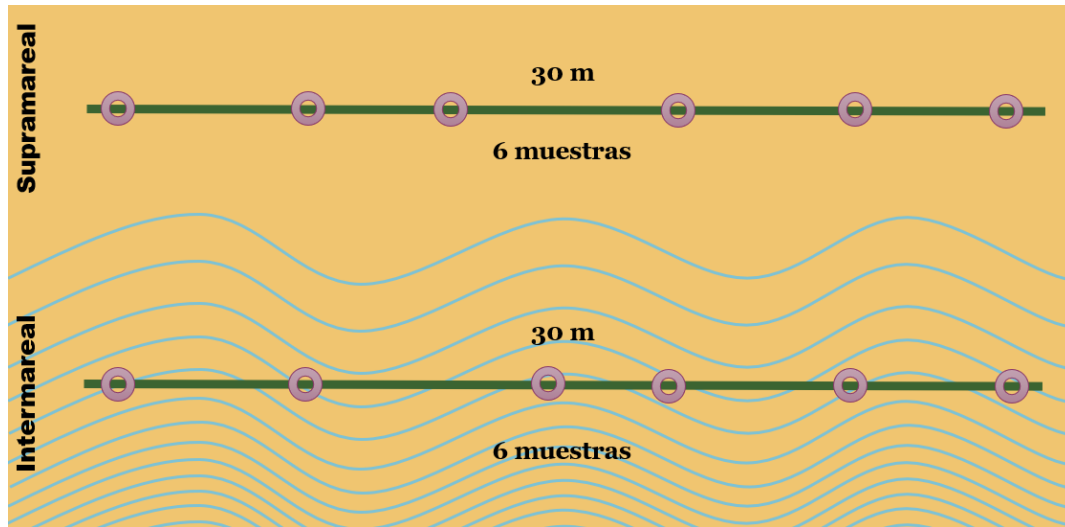


Fig. 3 Diseño esquemático de muestreo aplicado en cada sitio. Dos transectos de 30 m paralelos a la costa en los cuales se tomaron aleatoriamente seis muestras.

**Colecta y procesamiento *in situ* de las muestras:** Las muestras fueron recolectadas con un nucleador de PVC de 22 cm de diámetro, el cual se insertó 25 cm dentro del sedimento y se extrajo del suelo haciendo vacío. Las muestras fueron tamizadas en el sitio con una red de malla de 0.5 mm. Los tamizados resultantes se depositaron en bolsas Ziploc® debidamente etiquetados y, posteriormente fijados en una solución de formol al 4%, el cual fue sustituido por alcohol al 70% pasadas 48 horas. La posición geográfica de cada sitio fue registrada con un GPS. En cada sitio, se midió la pendiente de la playa usando un nivel digital (marca Leica, modelo 200m Sprinter). El esfuerzo de muestreo por sitio resultó en un área muestreada de 0.45 m<sup>2</sup>, superior a los 0.3 m<sup>2</sup> recomendado para playas según Schlacher et al. (2008).

**Trabajo de laboratorio:** Los organismos fueron separados del sedimento a través de un proceso de tamizado y decantación de las muestras, el resultante fue posteriormente revisado en un microscopio estereoscópico y únicamente se seleccionaron los organismos vivos al momento del muestreo (biocenosis). Este procedimiento fue realizado en el laboratorio de ecología de la UMDI Sisal y en un laboratorio temporal habilitado en casa debido a las condiciones sanitarias que se impusieron por la pandemia por COVID19. Los organismos fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible usando literatura especializada (Abbott, 1954; García-Cubas & Reguero, 2004, 2007; Kensley & Schotte, 1989; Lecroy,

2000; León-González et al., 2021; Tunnell et al., 2010) y fueron depositados en las colecciones científicas de la UMDI-Sisal de la Facultad de Ciencias. La granulometría se determinó utilizando un analizador de partículas CAMSIZER® P4, disponible en la Unidad Académica Sisal del Instituto de Ingeniería de la Unidad Académica Sisal de la UNAM.

**Trabajo de gabinete:** Con cada muestra georreferenciada y con el registro de cada especie por muestra, se creó una base de datos geográfica, siguiendo el estándar *Darwin Core* (Darwin Core Task Group, 2009). La versión en desarrollo de esta base de datos está disponible en [https://github.com/edlinguerra/IA206320\\_publico.git](https://github.com/edlinguerra/IA206320_publico.git), y será enviada a la plataforma *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF), para su publicación en el *Ocean Biodiversity Observation Network* (OBIS).

Se obtuvo la abundancia de las especies para estimar la densidad promedio de cada una, así como los índices de diversidad: por localidad (componente  $\alpha$ ), a nivel regional (componente  $\gamma$ ), y las diferencias locales y temporales en diversidad (componente  $\beta$ ) (Clarke et al., 2014; Legendre & Legendre, 1998). Para analizar patrones de diversidad local y regional ( $\alpha$  y  $\gamma$ ) se utilizó el estimador no paramétrico Chao 2, paralelamente se proyectó la riqueza de especies observadas usando una curva de acumulación de especies y la cobertura de muestreo (Chao & Jost, 2012; Gotelli & Colwell, 2011). Para analizar los patrones de variación locales y temporales ( $\beta$ ) se utilizó el coeficiente de Jaccard y la aproximación analítica de Anderson (2010). Específicamente, se comparó la variación en la composición de especies entre núcleos para cada combinación de Muestreo  $\times$  Localidad  $\times$  Sitio  $\times$  Estrato, usando una prueba de dispersión multivariada basada en distancias y 9999 permutaciones (Anderson, 2005) sobre la matriz de Jaccard. El objetivo fue someter a prueba la hipótesis nula de que la variabilidad en la composición de especies es homogénea en cada estrato, fijando el sitio, localidad y muestreo. Seguidamente se descompuso la  $\beta$ -diversidad en los componentes de recambio y pérdida de especies usando la metodología de Baselga (2010).

Para evaluar cambios en la estructura de la comunidad, las abundancias de cada especie fueron organizadas en una matriz de  $N \times P$ , siendo  $N$  el número total



muestras y P el número de variables (especies) registradas en total. Dicha matriz de abundancias fue transformada ( $\log x+1$ ) para disminuir la influencia de las especies dominantes. Seguidamente, se estimó el coeficiente de similitud Bray-Curtis, entre todos los pares de muestras. La variación total en dicha matriz fue descompuesta con un modelo lineal mixto multifactorial usando PERMANOVA (Anderson, 2017; Anderson et al., 2017) cuyas fuentes de variación fueron: Muestreo (factor aleatorio, tres niveles, ortogonal con interacciones de 1er y 2do orden), Localidad (factor fijo, seis niveles, ortogonal con interacciones de 1er y 2do orden), Estrato (factor fijo, dos niveles, ortogonal con interacciones de 1er y 2do orden) y Sitio (factor aleatorio, cuatro niveles, anidado en la interacción de 2do orden *Muestreo x Localidad x Estrato*). La probabilidad de la hipótesis nula en cada fuente de variación se calculó con 9999 permutaciones de los residuales bajo el modelo nulo reducido. El criterio para rechazar la hipótesis nula fue definido como cualquier valor de probabilidad inferior a 0.05. Para determinar si la dispersión multivariada de los grupos fue homogénea, se aplicó una prueba de homogeneidad de dispersión multivariada (PERMDIST), bajo la hipótesis nula de igual dispersión entre grupos. A continuación, para visualizar el patrón de relaciones de similitud, se utilizaron los centroides de la combinación de los niveles de *Muestreo x Localidad x Sitio x Estrato* y se realizó un análisis canónico de coordenadas principales (CAP), para apreciar de mejor manera los patrones de cambio. Paralelamente, los centroides de cada localidad fueron proyectados en un MDS no métrico.

De manera similar, para la representación espacio temporal de las variables físicas de la playa (granulometría, pendiente y ancho de la playa), los datos fueron almacenados en bases de datos siguiendo la estructura Darwin Core, así como en una matriz de  $N \times P$  (muestras  $\times$  variables). Con el fin de comparar la variación espaciotemporal en la composición del sedimento, se realizó un análisis multivariado de varianza a los perfiles granulométricos de todas las muestras. Para esto, se calcularon las distancias Euclidianas entre cada par de muestras, considerando las 27 fracciones de grano luego de normalizar las variables (centrar en cero y dividir por la desviación estándar). Posteriormente se descompuso la variación total usando un modelo lineal con las siguientes fuentes de variación: Muestreo (factor aleatorio, tres niveles, ortogonal con interacciones de 1er y 2do

orden), Localidad (factor fijo, seis niveles, ortogonal con interacciones de 1er y 2do orden) y Estrato (factor fijo, dos niveles, ortogonal con interacciones de 1er y 2do orden). Debido a que se tomó una muestra para cada combinación de *Muestreo x Localidad x Sitio x Estrato*, las réplicas en este caso correspondieron a los sitios. De la misma manera que en el análisis de la macrofauna, la probabilidad de la hipótesis nula en cada fuente de variación se calculó con 9999 permutaciones de los residuales bajo el modelo nulo reducido, con un nivel de significancia de 0.05. Este análisis permitió evaluar las hipótesis nulas de que la composición granulométrica no varía en el tiempo, no difiere entre localidades ni entre estratos. A continuación, se calcularon los centroides de cada *Muestreo x Localidad x Estrato*, para posteriormente proyectarlos en un MDS métrico y un CAP.

Para comparar la variación espaciotemporal en el ancho y la pendiente de la playa, se realizó un análisis multivariado de varianza a las medidas obtenidas en cada sitio. Las variables fueron normalizadas (centradas en cero y divididas por la desviación estándar) y se estimó una matriz de distancias Euclidianas entre todos los sitios. La variación total se descompuso usando un modelo lineal en donde las fuentes de variación fueron Muestreo (factor aleatorio, tres niveles, ortogonal con interacción de 1er orden) y Localidad (factor fijo, seis niveles, ortogonal con interacción de 1er). Para este análisis, las réplicas corresponden a las medidas realizadas en cada sitio. Al igual que en los análisis anteriores, la probabilidad de la hipótesis nula en cada fuente de variación se calculó con 9999 permutaciones de los residuales bajo el modelo nulo reducido, con un nivel de significancia de 0.05. Este análisis permitió evaluar las hipótesis nulas de que la pendiente y el ancho de playa no varía en el tiempo, ni difiere entre localidades.

Finalmente, la comparación cuantitativa de los patrones espaciotemporales de los dos tipos de matrices (biológica y sedimentos), se efectuó con la aproximación BIO-ENV (Clarke & Ainsworth, 1993). Esta aproximación consiste en la búsqueda interactiva del subconjunto de variables ambientales con mayor correlación multivariada respecto a la matriz de similitud biológica, usando el coeficiente de correlación de rangos de Spearman, aleatorización y permutaciones para someter a prueba la hipótesis nula de no correlación. Los análisis estadísticos se realizaron

con los programas R, así como con PRIMER 7 (Anderson et al., 2008; Clarke & Gorley, 2015; R Core Team, 2020).

## Resultados

### Diversidad taxonómica y abundancia de la macrofauna bentónica

En los 844 núcleos evaluados de las seis localidades estudiadas, se registraron un total de 59 taxa/especies de macrofauna marina, los cuales pertenecen a cinco filos: 1. Annelida con dos clases (Clitellata y Polychaeta), 2. Arthropoda con representantes de cuatro clases, Hexanauplia, Malacostraca (Isópodos, Anfípodos y Decapodos), Merostomata y Ostracoda; 3. Mollusca con dos clases (Gastropoda y Bivalvia); 4. Echinodermata (Ophiuroidea) y 5. Sipuncula. Además, se observaron un total de 70 morfoespecies de insectos y quelicerados, agrupados en ocho ordenes (Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Orthoptera, Hemiptera, Acari, Araneae, y Pseudoscorpionida). Considerando que la literatura convencional de ecología de playas excluye a los insectos y quelicerados (Omar Defeo, com. pers.), en este trabajo se presentan los análisis solo para la macrofauna marina.

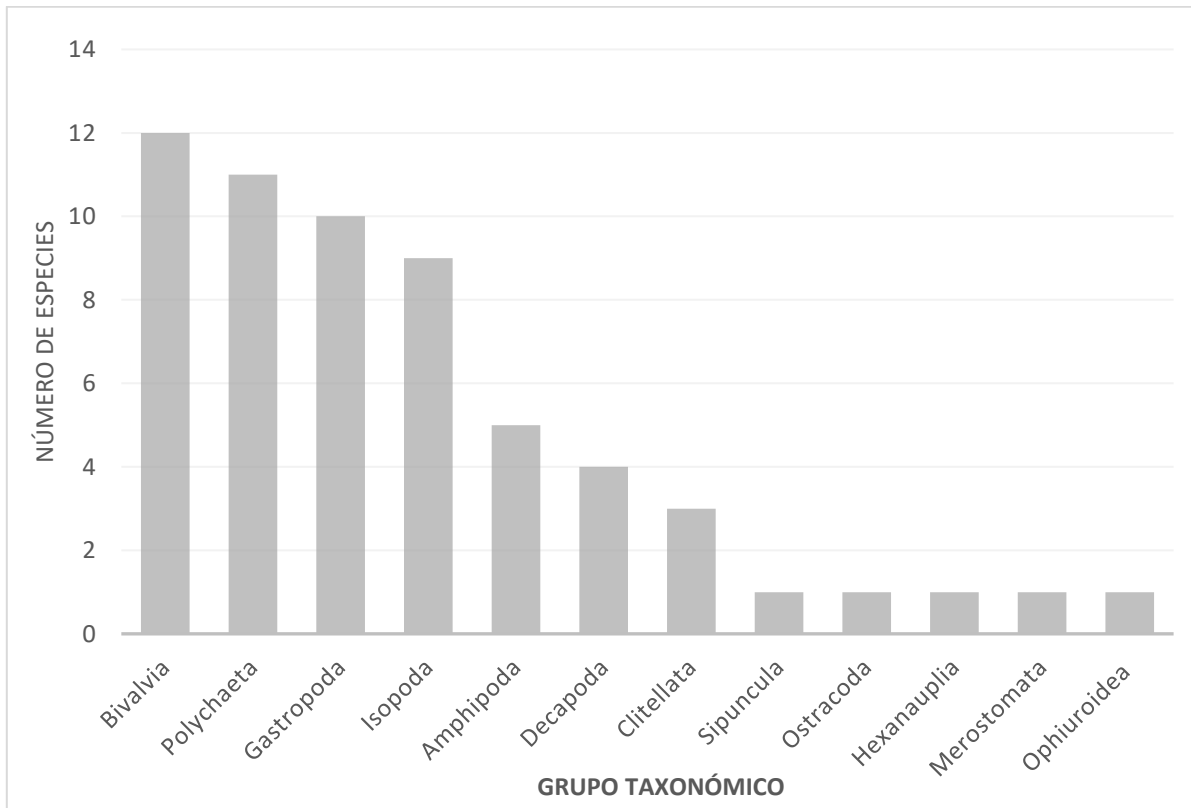


Fig. 4 Número de especies registrado por grupo taxonómico en las playas arenosas de Yucatán.

El grupo con mayor riqueza específica fue Bivalvia con 12 especies, seguido por Polychaeta (11 especies), Gastropoda (10 especies), e Isopoda (nueve especies),

Amphipoda (cinco especies), Decapoda (cuatro especies), mientras que Clitellata presentó 3 especies, por último, Ostracoda, Hexanauplia, Merostomata, Ophiuroidea y Sipuncula fueron los grupos menos diversos contando únicamente con una especie cada uno (Fig. 4). De los especímenes reportados, el 73% fue identificado a nivel de especie, 5% a nivel de género y 22% a niveles taxonómicos mayores. En la Tabla VI se presenta el árbol taxonómico de los especímenes identificados según el criterio de clasificación del *World Register of Marine Species* (WoRMS Editorial Board, 2022).

Un total de 29,308 organismos fueron contabilizados, de los cuales 6,097 se obtuvieron durante la campaña correspondiente a nortes (20.8%), 9,150 en el muestreo de secas (31.22%) y 14,061 durante el muestreo de lluvias (47.97%) (Fig. 5).

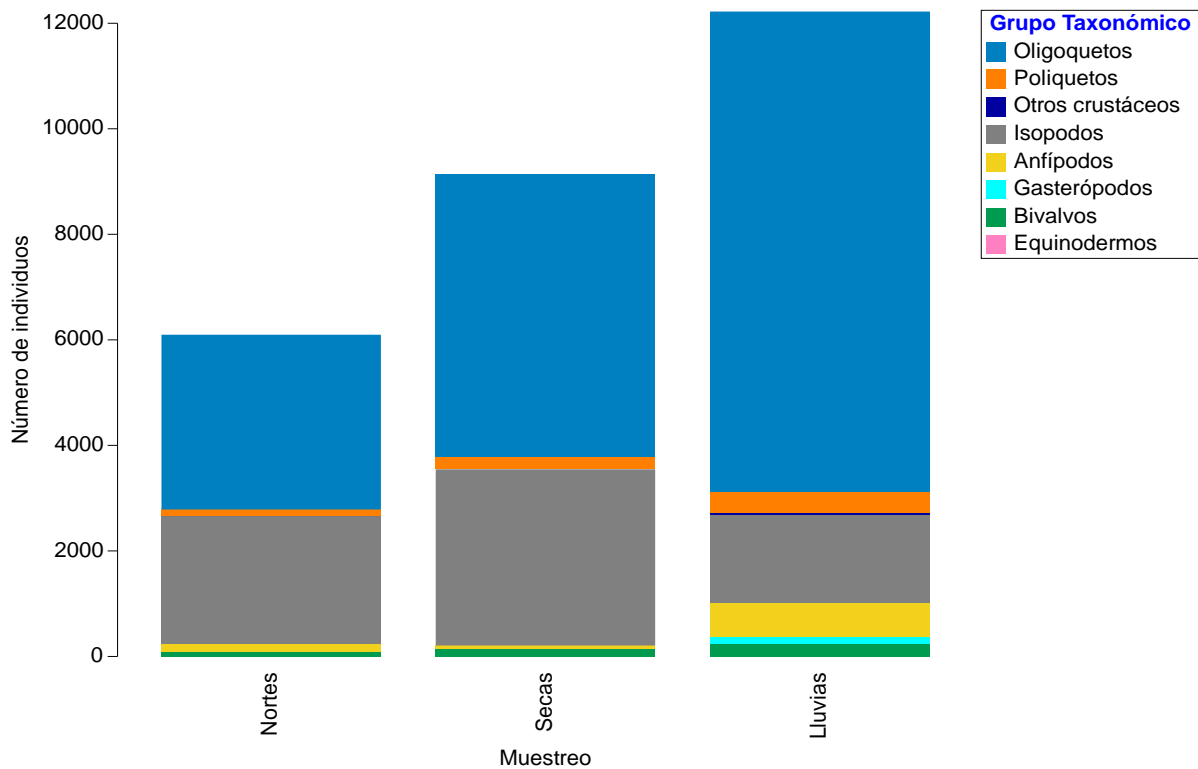


Fig. 5 Número de individuos por temporada y grupo taxonómico de las playas arenosas de la costa yucateca.

El grupo predominante en todas las campañas fue el de los oligoquetos, aportando en todos los casos más del 50% de la abundancia relativa por temporada, siendo en el muestreo de lluvias donde presentaron su mayor abundancia. Los isópodos fueron el segundo grupo más abundante, aportando el 39.5% y 36.5% durante los

muestreos de nortes y secas respectivamente, mientras que en lluvias contribuyeron con el 11.7% a la abundancia total de la temporada. Los poliquetos figuraron con poco más del 2% de la abundancia relativa de cada muestreo, siendo su máximo durante las lluvias (Fig. 6). De manera similar, los anfípodos presentaron su mayor abundancia durante el muestreo de lluvias (4.64%), mientras que en nortes y secas esta disminuyó considerablemente (2.46% y 0.67%, respectivamente). La abundancia de los bivalvos fue constante en todos los muestreos (aprox. 1.5%). Los taxones restantes no representaron más del 1% de la abundancia total por temporada.

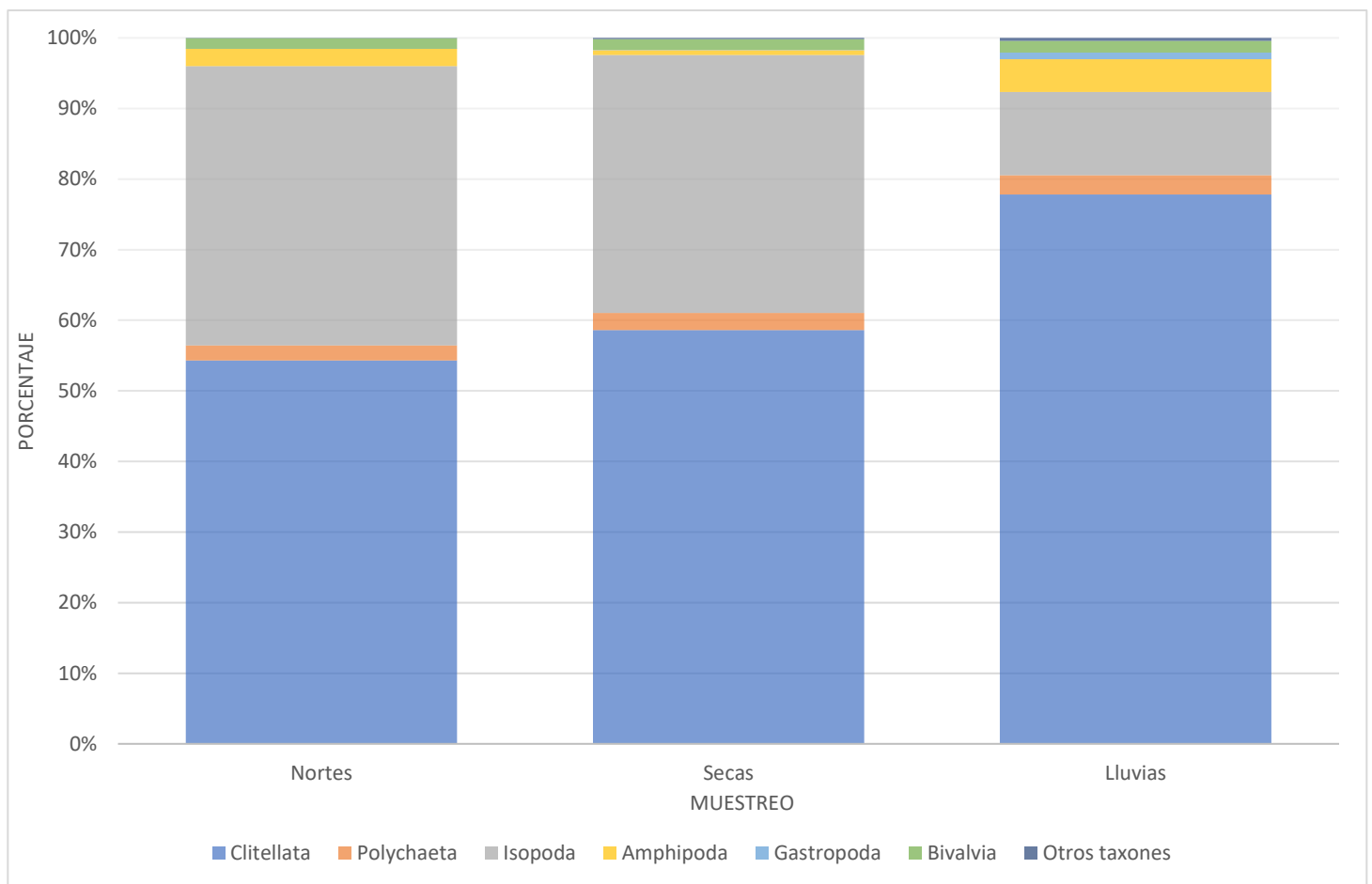


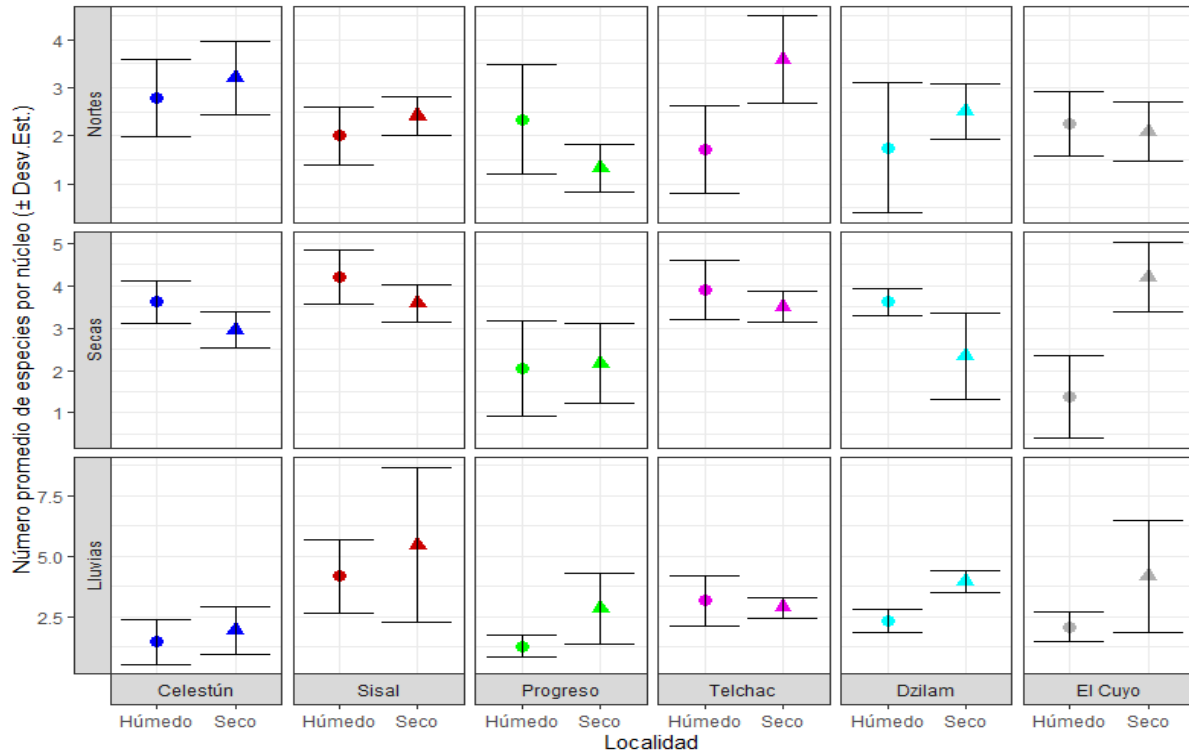
Fig. 6 Abundancia relativa por grupo taxonómico en los muestreos realizados en este estudio a lo largo de la costa de Yucatán .

En la Fig. 7 se puede ver que, en efecto, la riqueza de especies, así como la densidad de organismos por núcleo variaron entre estratos, localidades y muestreos. Durante los eventos de nortes la mayor riqueza promedio por núcleo se

encontró en el supramareal de Telchac (3.58 especies/núcleo), seguido por el supramareal de Celestún (3.20 especies/núcleo). El supramareal de Progreso fue el estrato con menor número de especies promedio durante el muestreo (1.3 especies/núcleo). En el muestreo correspondiente a secas, el intermareal de Sisal y el supramareal de El Cuyo fueron los estratos con el valor más alto de riqueza promedio por núcleo (4.2 especies/núcleo); en contraste, el intermareal de El Cuyo fue el estrato con el valor más bajo (1.37 especies/núcleo). Por otra parte, Sisal fue la localidad con mayor riqueza promedio por núcleo tanto en el supramareal como en el intermareal durante el muestreo de lluvias (5.45 y 4.16 especies/núcleo, respectivamente), mientras que Celestún fue la localidad con los menores valores de riqueza por núcleo en ambos estratos (Fig. 7A)

Respecto a la densidad de organismos por núcleo (Fig. 7B), durante el muestreo de nortes, el mayor número de organismos promedio por núcleo se registró en el intermareal de Dzilam con una alta variabilidad (65.62 ind/núcleo  $\pm$  122), mientras que el supramareal de Progreso fue el estrato que exhibió la menor densidad promedio (2.75 ind/núcleo). En el muestreo de secas, tanto el supramareal de Telchac como el intermareal de Dzilam fueron las zonas con mayores valores promedio (70.5 y 87.1 ind/núcleo). En esta campaña, los menores valores de abundancia por núcleo se hallaron en el intermareal de El Cuyo encontrando 2.1 ind/núcleo en promedio. Por último, en el muestreo de lluvias, la menor abundancia promedio se reportó en el intermareal de Progreso (2 ind/núcleo), mientras que el supralitoral de Dzilam presentó el mayor valor promedio de densidad por núcleo para todos los muestreos realizados (372 ind/núcleo).

A)



B)

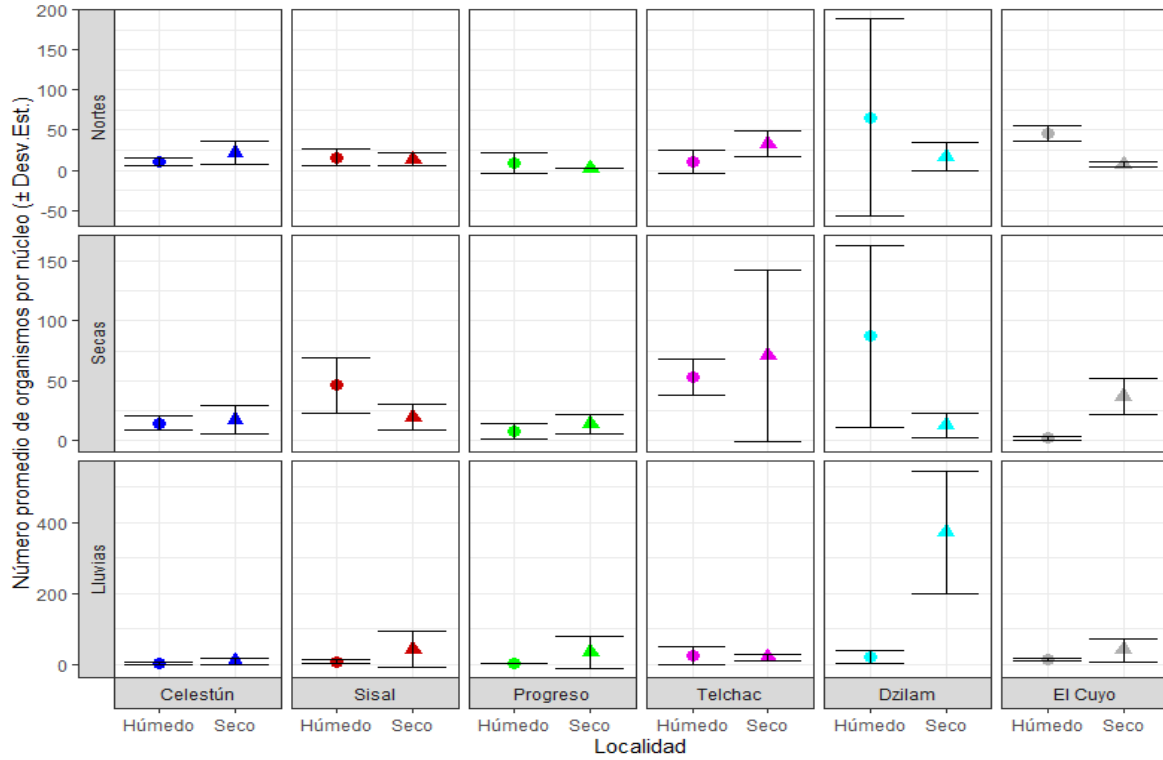


Fig. 7 Medias generales ( $\pm$  desviación estándar) de la densidad de especies (A) y la densidad de organismos (B) por núcleo de los tres muestreos realizados en las playas arenosas de Yucatán. El error estándar fue calculado como la desviación de los promedios de los sitios de cada localidad. Los estratos intermareales están indicados como "Seco" para Supramareal y "Húmedo" para Intermareal.



## Componentes de la diversidad de especies

### 1. Diversidad $\alpha$ y $\gamma$

El número total de especies por localidad se muestra en la Fig. 8A. Sisal fue la localidad con mayor riqueza específica (41 especies), seguida por El Cuyo (27 especies), Dzilam (25 especies) y Progreso (24 especies). Tanto Telchac como Celestún fueron las localidades con menor riqueza específica con 14 y 13 especies respectivamente. La riqueza varió entre los muestreos, en el primer muestreo se registraron 27 especies, durante el segundo 24 especies, mientras que en el último se contabilizaron 48 especies. En general, en el estrato intermareal se presentó mayor riqueza, registrando 50 especies, mientras que en el intermareal se registraron 42.

Las curvas de acumulación y extrapolación de especies exhibieron comportamientos diferentes entre las localidades (Fig. 8A). Las curvas de Celestún y Telchac se estabilizaron rápidamente (antes de las 30 muestras). Las curvas de Progreso, Dzilam, y el Cuyo se comportaron de manera similar, mostrando tendencia a volverse asíntotas, mientras que Sisal difirió en comportamiento a las demás localidades, teniendo un crecimiento mayor al resto de las curvas. En cuanto a la curva de acumulación de especies de la región (Fig. 8D) es notable que no alcanzó una pendiente igual a cero, lo que permite suponer que aún faltan especies por registrar, la extrapolación dada por el estimador Chao de 2° orden indica una riqueza potencial cercana a 80 especies para la región.

A pesar de la tendencia, la cobertura del muestreo fue superior a 0.9 en todas las localidades (Fig. 8B), lo cual supone un déficit en la detección de especies inferior al 10%. Al evaluar la interpolación de la riqueza de especies por la completitud del muestreo al 0.9, se detectó que Sisal es la localidad con mayor riqueza, mientras que Telchac y Celestún son las localidades con menor riqueza de especies (Fig. 8C).

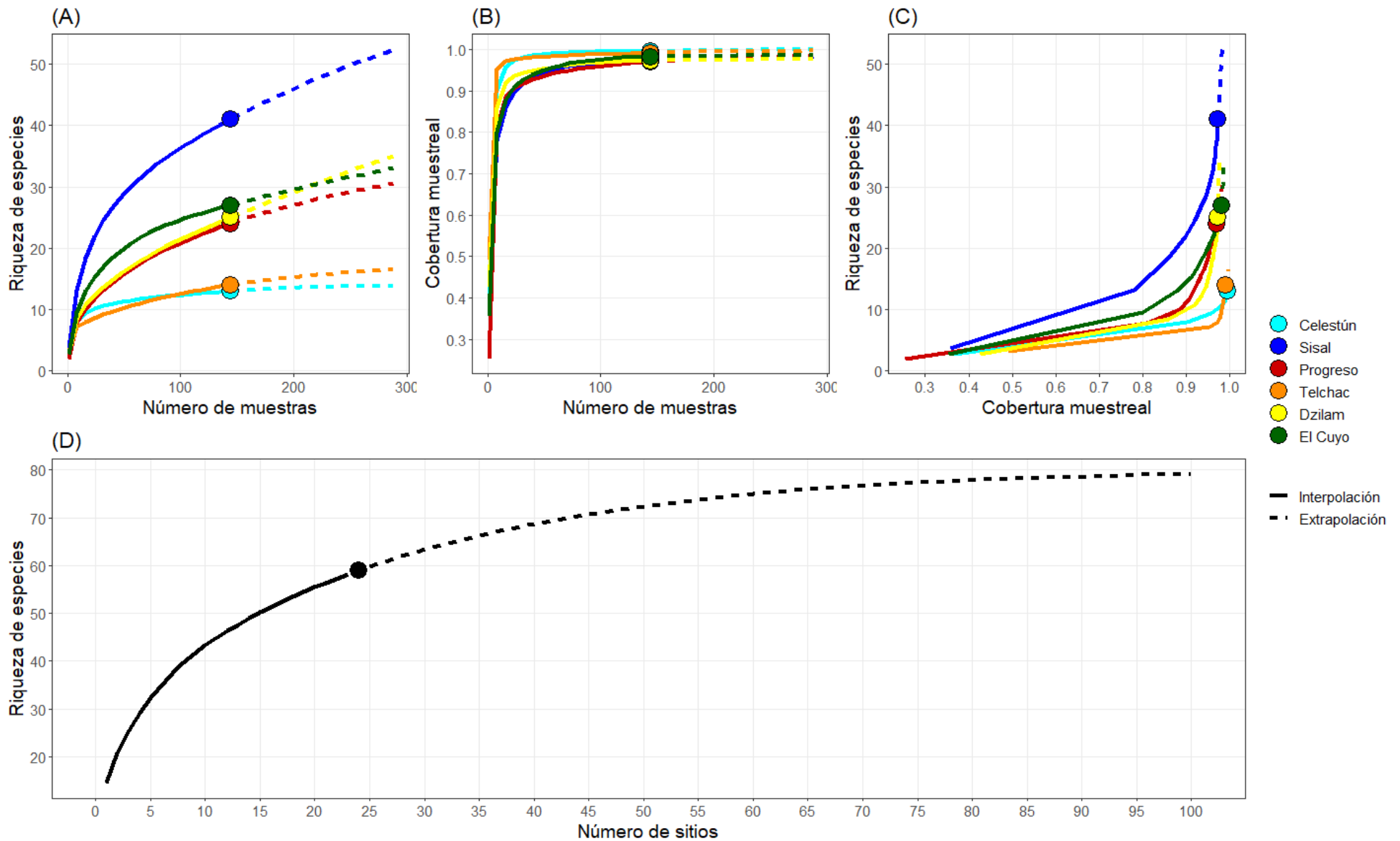


Fig. 8 Curvas de acumulación de especies y extrapolación de los valores de riqueza y análisis de la cobertura muestral en las playas arenosas de Yucatán. (A) Curva de acumulación de especies basada en la incidencia de especies de cada localidad. (B) Curva de acumulación de la cobertura muestral basada en la incidencia de cada localidad. (C) Curvas de completitud de las muestras para cada localidad conjuntando las curvas de los paneles A y B. (D) Curva de acumulación de especies para la costa de Yucatán basada en la incidencia de las especies en 24 sitios. Las líneas solidas representan los valores interpolados, mientras que las líneas punteadas simbolizan los valores extrapolados, los valores observados se presentan como círculos.

## 2. Diversidad $\beta$

Con relación a la diversidad  $\beta$ , la disimilitud total de Jaccard fue del 78%; de este porcentaje el 61% corresponde a recambio de especies, mientras que el 17% restante es debido a la pérdida de especies por efecto del anidamiento. La disimilitud de Jaccard indica que solo el 22% de las especies se encuentran en todos los sitios.

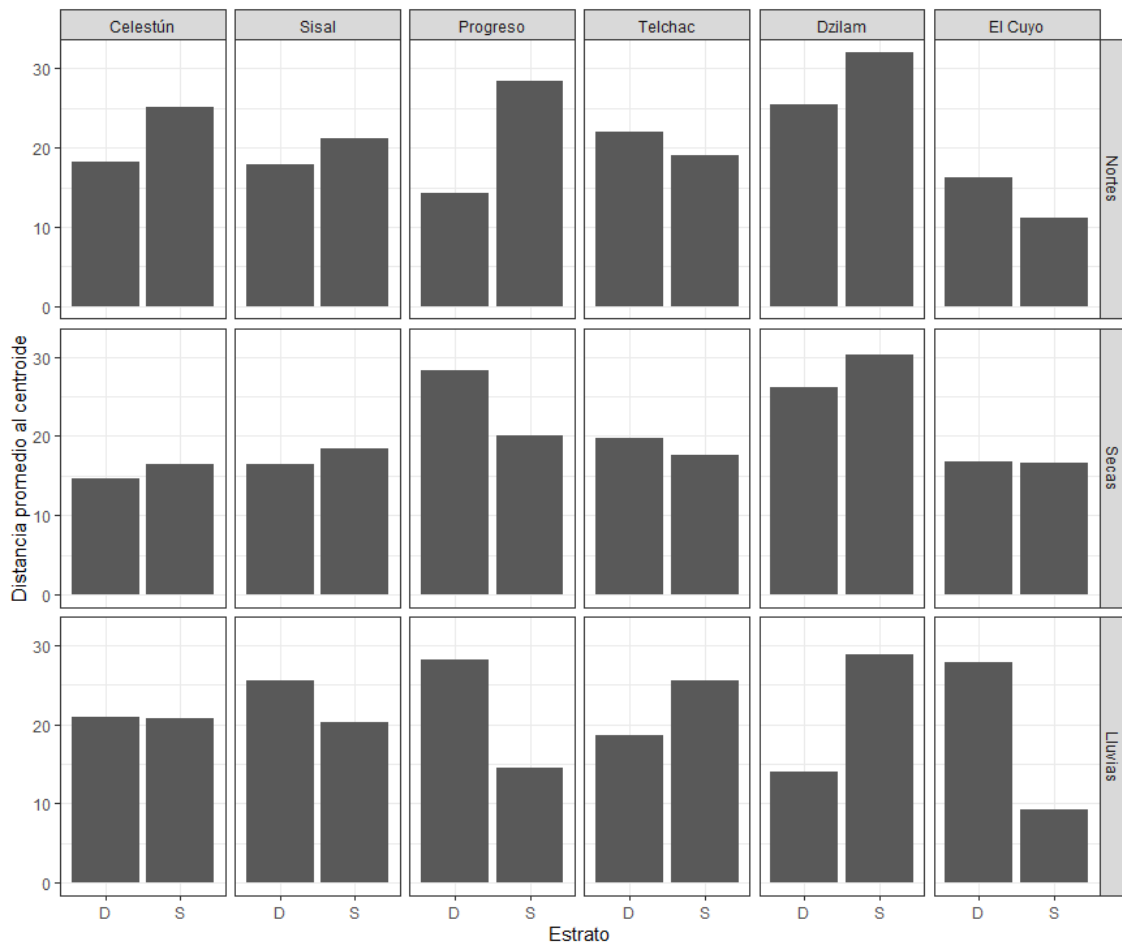


Fig. 9 Variabilidad en la composición de especies entre los sitios de cada localidad, según el estrato litoral para cada localidad. Las abundancias de los organismos fueron transformadas ( $\text{Log} + 1$ ) y se usó el coeficiente de similitud de Bray-Curtis, posteriormente se calcularon los centroides para cada Muestreo x Localidad x Sitio x Zona.

La composición de las especies entre los sitios según el estrato litoral de cada localidad varió en el tiempo y entre localidades (PERMDISP de los centroides del Muestreo x Localidad x Sitio x Estrato;  $F_{35; 108} = 2,73$ ;  $p < 0,05$ ). En la Fig. 9 puede observarse esta variación espaciotemporal, donde es evidente que la magnitud de la distancia entre los centroides de cada estrato no fue constante entre las localidad y muestreos.

De manera general, durante el muestreo de nortes el estrato intermareal se presentó mayor variación en la mayoría de las localidades, a excepción de Telchac y El Cuyo, en donde el estrato supramareal mostró mayor variación. Dzilam fue la localidad con mayor diversidad  $\beta$  entre sitios para ambos estratos litorales.. La menor variación del estrato intermareal se encontró en El Cuyo, mientras que los sitios del estrato supramareal de Progreso fueron los más homogéneos del muestreo. La localidad con menor diversidad  $\beta$  entre sitios fue El Cuyo (es decir, la localidad más homogénea en la composición de la comunidad).

En el muestreo correspondiente a secas, Dzilam fue la localidad con mayor diversidad  $\beta$  entre sitios para el estrato intermareal, y presentó el segundo valor más alto para el estrato supramareal, sólo superado por Progreso, por lo que podría considerarse como la localidad más heterogénea de ese muestreo. Celestún fue la localidad más homogénea en ambos estratos. Durante este muestreo se presentaron los menores valores de variabilidad entre los sitios de la mayoría de las localidades, lo que indica que hay mayor homogeneidad en la composición de la comunidad macrobentónica en las localidades. Por último, durante el tercer muestreo (lluvias), se encontró alta variabilidad entre sitios del estrato supramareal de Progreso, El Cuyo y Sisal, mientras que los sitios más heterogéneos del estrato intermareal fueron los de Dzilam y Telchac.

### **Análisis espacial y temporal de la $\alpha$ -diversidad**

Se encontró variación significativa entre los sitios de las diferentes localidades y muestreos (Tabla I, fuente de variación "Sitio (Muestreo x Localidad x Estrato)"). Además, la composición de la macrofauna mostró diferencias significativas entre los estratos, las cuales fueron dependientes de la localidad y muestreo en cuestión (Tabla I, interacción Muestreo x Localidad x Estrato; Fig. 10). La mayor fuente de variación fueron los residuales (es decir, núcleos en el mismo estrato litoral del mismo sitio), aportando el 30% de la variación total. Las dos fuentes de variación más grandes después de los residuales fueron la interacción *Sitio (Muestreo x Localidad x Estrato)* con un 19%, y la interacción *Muestreo x Localidad x Estrato* con un 17% de la variación total.

Tabla 1 Análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) para evaluar patrones espaciotemporales de variabilidad en la estructura de la macrofauna de las playas arenosas de Yucatán, de acuerdo con un modelo lineal multifactorial que incluye Muestreo, Localidad, Sitio y Estrato litoral.

| Fuente de Variación                    | Macrofauna         |                              |                        |          |          |            |
|--|--------------------|------------------------------|------------------------|----------|----------|------------|
|  | Grados de libertad | Sumatoria cuadrática         | Cuadrados medios       | Pseudo-F | p (perm) | % C.V.     |
| Muestreo                               | 2                  | 47569                        | 23784                  | 5.9693   | 0.001    | 3          |
| Localidad                              | 5                  | 2.03 x10 <sup>05</sup>       | 40564                  | 10.181   | 0.001    | 9          |
| Estrato                                | 1                  | 1.05 x10 <sup>05</sup>       | 1.05 x10 <sup>05</sup> | 26.268   | 0.001    | 9          |
| Muestreo x Localidad                   | 10                 | 1.13 x10 <sup>05</sup>       | 11257                  | 2.8252   | 0.001    | 6          |
| Muestreo x Estrato                     | 2                  | 56212                        | 28106                  | 7.0539   | 0.001    | 6          |
| Localidad x Estrato                    | 5                  | 41131                        | 8226.2                 | 2.0646   | 0.003    | 2          |
| Muestreo x Localidad x Estrato         | 10                 | 1.50 x10 <sup>05</sup>       | 15049                  | 3.7768   | 0.001    | 17         |
| Sitio (Muestreo x Localidad x Estrato) | 108                | 4.30 x10 <sup>05</sup>       | 3984.5                 | 4.8981   | 0.001    | 19         |
| Residuales                             | 720                | 5.86 x10 <sup>05</sup>       | 813.48                 |          |          | 30         |
| <b>Total</b>                           | <b>863</b>         | <b>1.73 x10<sup>06</sup></b> |                        |          |          | <b>100</b> |

En la Fig. 10, puede observarse la variación en la estructura de la comunidad, la cual varió entre los estratos de las distintas localidades (B-G). Se puede apreciar que Dzilam y El Cuyo fueron las localidades más disímiles, mientras que Celestún se diferenció en menor medida, el resto de las localidades fueron más similares entre ellas, pero diferentes a El Cuyo y Dzilam (Fig. 10A).

La variación temporal no fue equivalente entre los estratos litorales de las distintas localidades. En Celestún (Fig. 10B), el cambio en el intermareal fue menor que en el supramareal. De manera opuesta, en Sisal la menor magnitud ocurrió en el supramareal (Fig. 10C). En Progreso (Fig. 10D), el patrón de cambio fue similar en ambos estratos. El estrato supramareal de Telchac no presentó un cambio temporal relevante, mientras que en el intermareal solo se observó variación en el muestreo correspondiente a nortes y poca variación entre los muestreos de lluvias y secas (Fig. 10E). En Dzilam, el patrón de cambio fue diferente entre estratos. Durante el último muestreo (lluvias) el supramareal fue muy diferente respecto a los dos muestreos anteriores (nortes y secas), mostrando mayor parecido con el intermareal del segundo muestreo (Fig. 10F). Por último, en El Cuyo, los cambios temporales fueron notables en ambos estratos y con una magnitud similar (Fig. 10B).

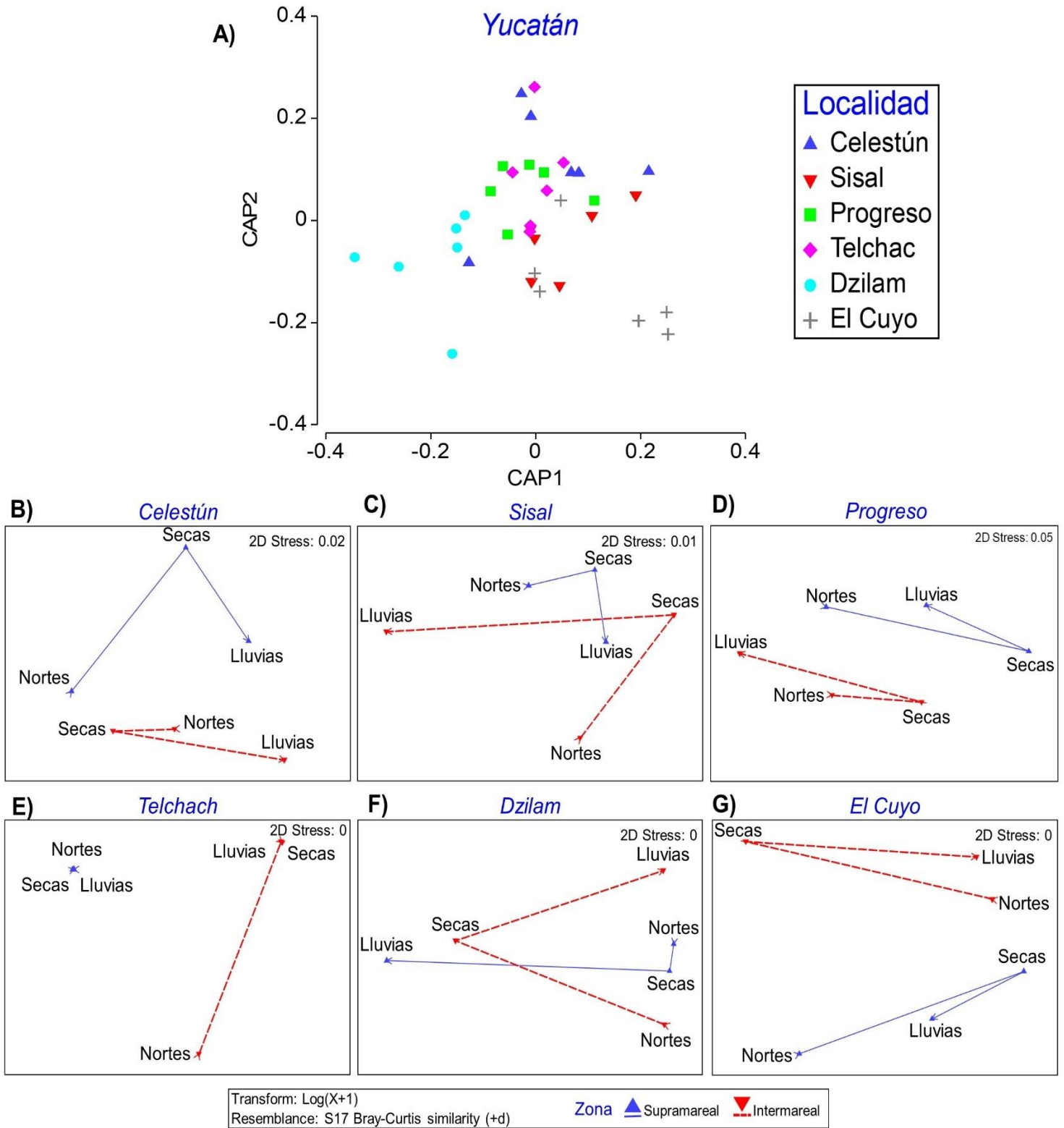


Fig. 10 Variación local y temporal de la estructura de la comunidad macrobentónica de las playas arenosas de Yucatán. Se muestra el análisis canónico de coordenadas principales (A) de las localidades y el escalamiento multidimensional métrico de la interacción "Muestreo x Localidad x Zona" para cada localidad (B-G). Las abundancias de especies fueron transformadas (Log +1) y se calculó el índice de similitud de Bray-Curtis para cada par de muestras.

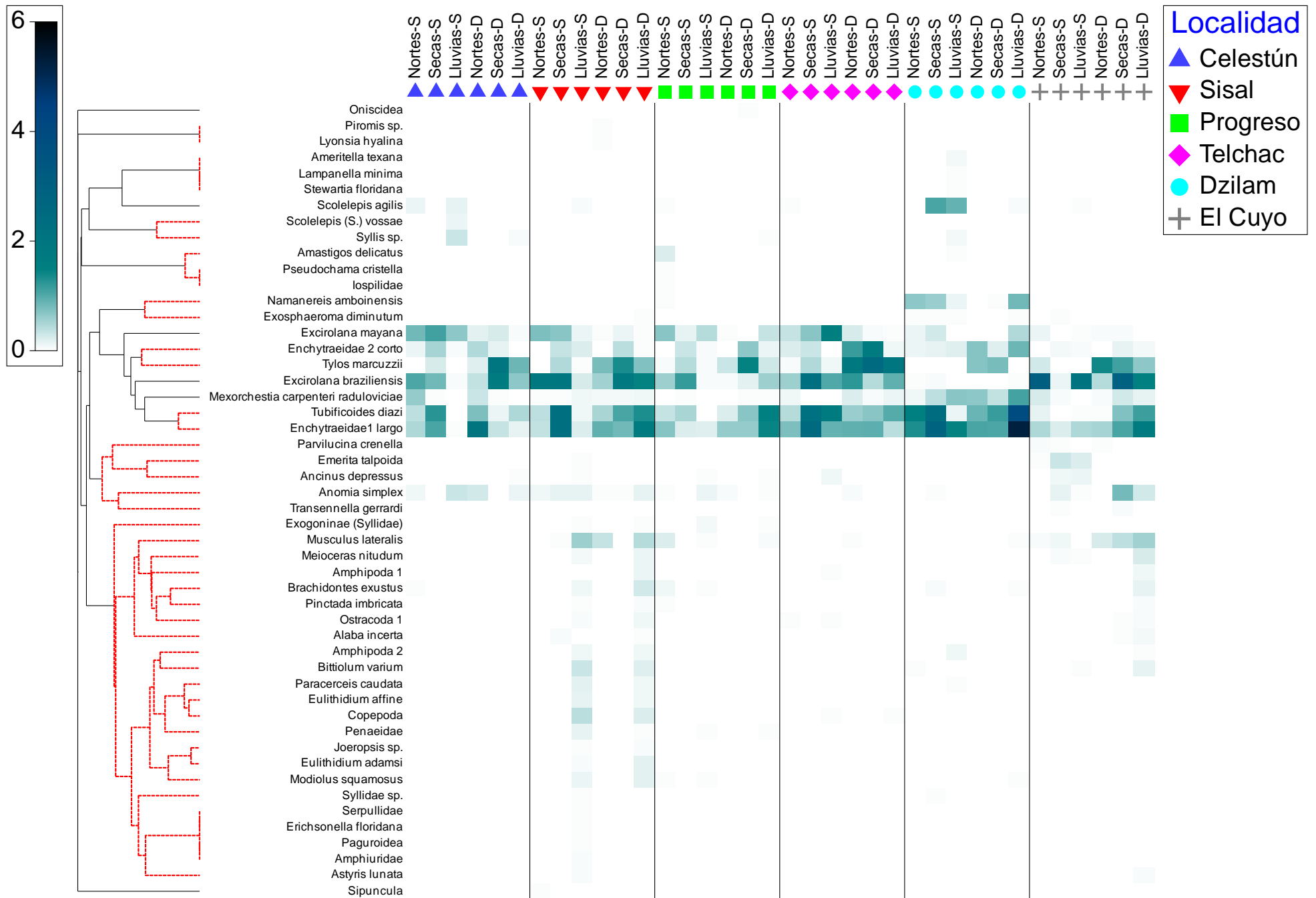


Fig. 11 "Shade plot" de las muestras promediadas (columnas) por Muestreo (nortes, lluvias y secas), Localidad y Estrato (D ← Supramareal, S ← Intermareal). Las localidades se muestran ordenadas de Oeste a Este. La saturación del sombreado es linealmente proporcional a una transformación log +1 de los recuentos de las especies. El orden de las especies (filas) corresponde a la similitud de los patrones de distribución de las especies, con base en un agrupamiento jerárquicamente aglomerativo utilizando el índice de Asociación de Whittaker sobre abundancias estandarizadas.

Se pudo detectar que la estructura de la comunidad macrobentónica a lo largo de la costa de Yucatán estuvo dominada por siete especies (*Tubificoides diazi*, *Enchytraeidae sp.1*, *Enchytraeidae sp. 2*, *Excirolana mayana*, *Excirolana braziliensis*, *Tylos marcuzzii*, y *Mexorchestia carpenteri raduloviciae*). Los oligoquetos (*T. diazi*, *Enchytraeidae sp.1*, *Enchytraeidae sp. 2*) predominaron en la zona supramareal, sin embargo también se registraron en la zona intermareal. Los isópodos *E. mayana* y *E. braziliensis* fueron dominantes en la zona intermareal, mientras que *T. marcuzzii* lo fue la zona supramareal junto al anfípodo *M. carpenteri raduloviciae* (Fig. 11).

## Características físicas de las playas y su relación con la macrofauna

### 1. Variación espaciotemporal de la granulometría

Se identificaron diferencias significativas en las características granulométricas según los muestreos, las localidades y estratos (Tabla II, factores *Muestreo*, *Localidad* y *Estrato*, con  $p < 0.05$ ). Los efectos de estas tres fuentes de variación fueron independientes uno del otro (interacciones de 1<sup>er</sup> y 2<sup>do</sup> orden con  $p > 0.05$ ). La mayor fuente de variación en el análisis fueron los *residuales* (muestras del mismo estrato de la misma localidad) aportando el 76% de la variación total. El factor *Localidad* fue la segunda fuente de variación más grande contribuyendo con el 14% de la variación total, mientras que el *Estrato* y *Muestreo* representaron el 7% y 6% respectivamente.

Tabla II Análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) para evaluar patrones espaciotemporales de variabilidad en el tamaño medio de grano granulometría de las playas arenosas de Yucatán, de acuerdo con un modelo lineal multifactorial que incluye *Muestreo*, *Localidad* y *Estrato litoral*.

| Fuente de Variación            | Granulometría      |                      |                  |          |          |            |
|--------------------------------|--------------------|----------------------|------------------|----------|----------|------------|
|                                | Grados de libertad | Sumatoria cuadrática | Cuadrados medios | Pseudo-F | p (perm) | % C.V.     |
| Muestreo                       | 2                  | 1011.8               | 505.92           | 4.6974   | 0.002    | 6          |
| Localidad                      | 5                  | 2975.6               | 595.13           | 5.5257   | 0.001    | 14         |
| Estrato                        | 1                  | 822.88               | 822.88           | 7.6404   | 0.001    | 7          |
| Muestreo x Localidad           | 10                 | 1206.1               | 120.61           | 1.1199   | 0.314    | 1          |
| Localidad x Estrato            | 5                  | 726.55               | 145.31           | 1.3492   | 0.164    | 2          |
| Muestreo x Estrato             | 2                  | 364.6                | 182.3            | 1.6926   | 0.125    | 2          |
| Muestreo x Localidad x Estrato | 10                 | 590.26               | 59.026           | 0.54805  | 0.984    | 0          |
| Residuales                     | 107                | 11524                | 107.7            |          |          | 76         |
| <b>Total</b>                   | <b>142</b>         | <b>19173</b>         |                  |          |          | <b>100</b> |



En general, los sedimentos de las playas arenosas de la costa de Yucatán estuvieron caracterizados mayormente por arenas finas y medias, así como poca cantidad de arenas gruesas y gravas finas, los limos y arcillas fueron escasos (<1% en todos los casos); en promedio el tamaño medio de grano fue mayor en el estrato intermareal que en el supramareal. Progreso fue la localidad con mayor contenido promedio de arenas finas, Sisal presentó el mayor promedio de arenas medias. Las localidades con mayor contenido de limo y arcilla fueron Dzilam y El Cuyo. Dzilam presentó el mayor contenido de arenas gruesas y El Cuyo el mayor contenido de gravas finas. Durante el muestreo correspondiente a lluvias, en el estrato intermareal pudo apreciarse un patrón geográfico, donde el porcentaje de arenas medias aumentó de oeste a este, mientras que la fracción de arenas finas mostro un comportamiento opuesto (Fig. 12).

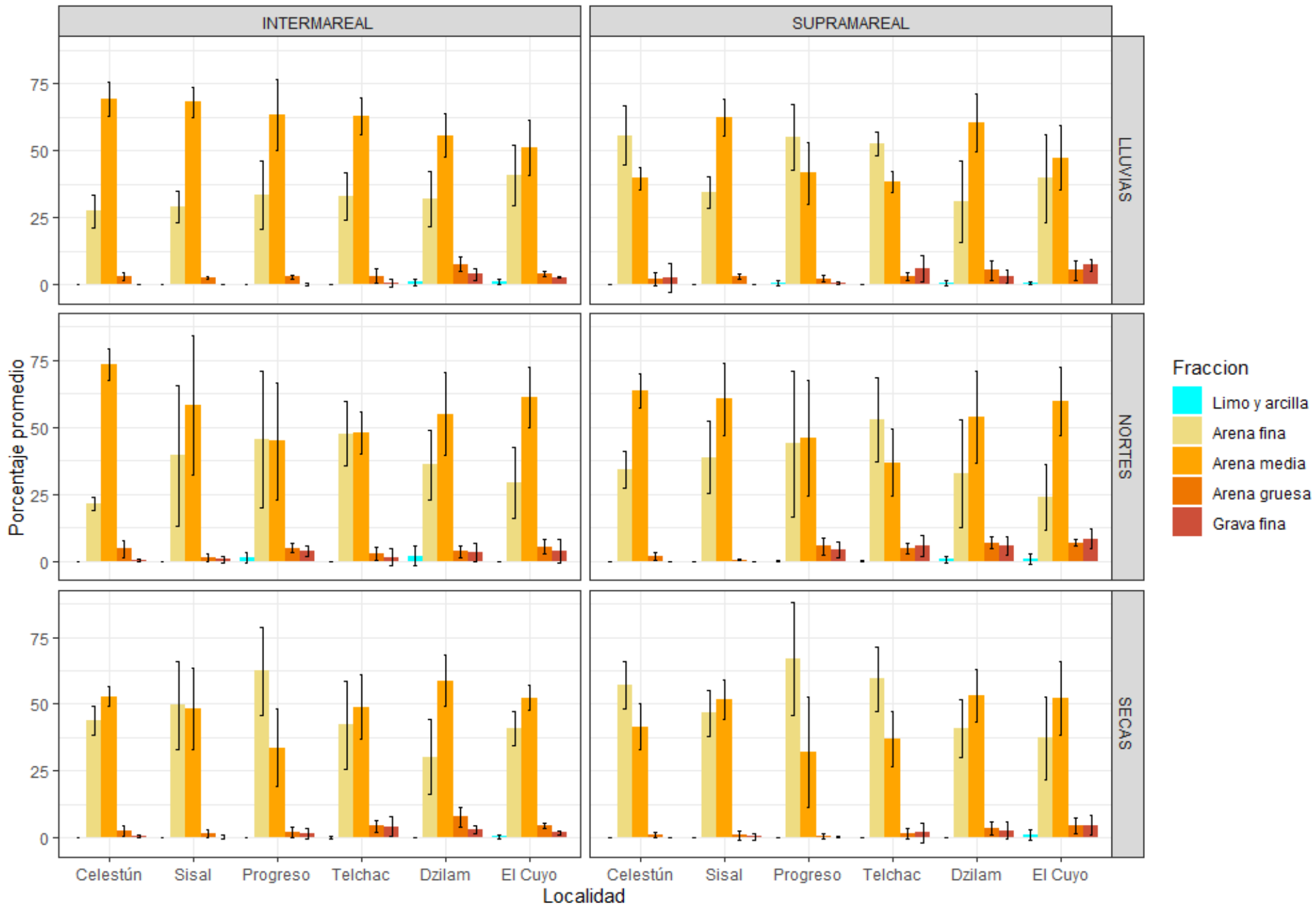


Fig. 12 Porcentaje promedio de las fracciones relativas del tamaño de grano por temporada, localidad y estrato mareal.

Todas las localidades se diferenciaron entre ellas, sin embargo, Progreso y El Cuyo fueron las localidades más disimiles del resto (Fig. 13). La variación temporal de la granulometría no fue semejante entre los estratos litorales de las distintas localidades (Fig. 14). En Celestún, el patrón de cambio fue diferente entre estratos. En Sisal, el patrón de cambio fue similar en ambos estratos, sin embargo, el cambio en el intermareal fue mayor que en el supramareal. En Progreso, se observaron patrones de cambio similares, sin embargo, la magnitud de este cambio varió entre los estratos. Durante el primer y segundo muestreo los estratos litorales fueron relativamente similares, aunque en el último muestreo la diferencia entre los estratos aumentó en gran medida. En Telchac, el patrón de cambio fue diferente entre estratos. En Dzilam, el patrón de cambio difirió entre estratos, durante el último muestreo el supramareal presento mayor parecido con el intermareal del primer muestreo. Por último, en El Cuyo el patrón de cambio fue similar para ambos estratos.

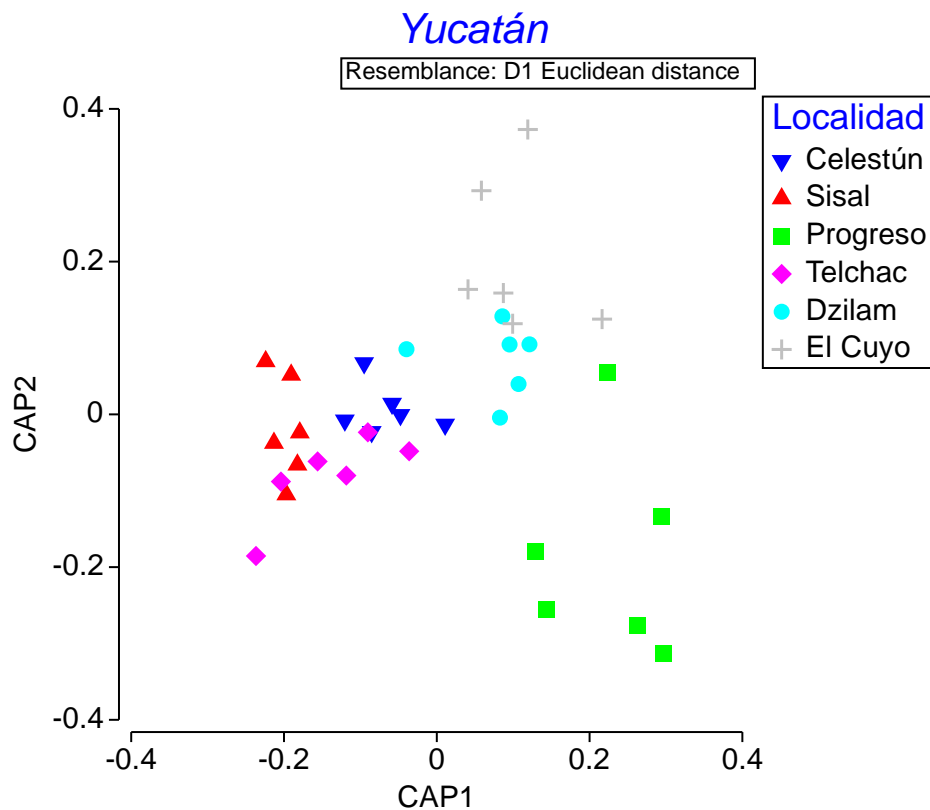


Fig. 13 Análisis canónico de coordenadas principales de la variación local en la composición del sedimento de las playas del estado de Yucatán.

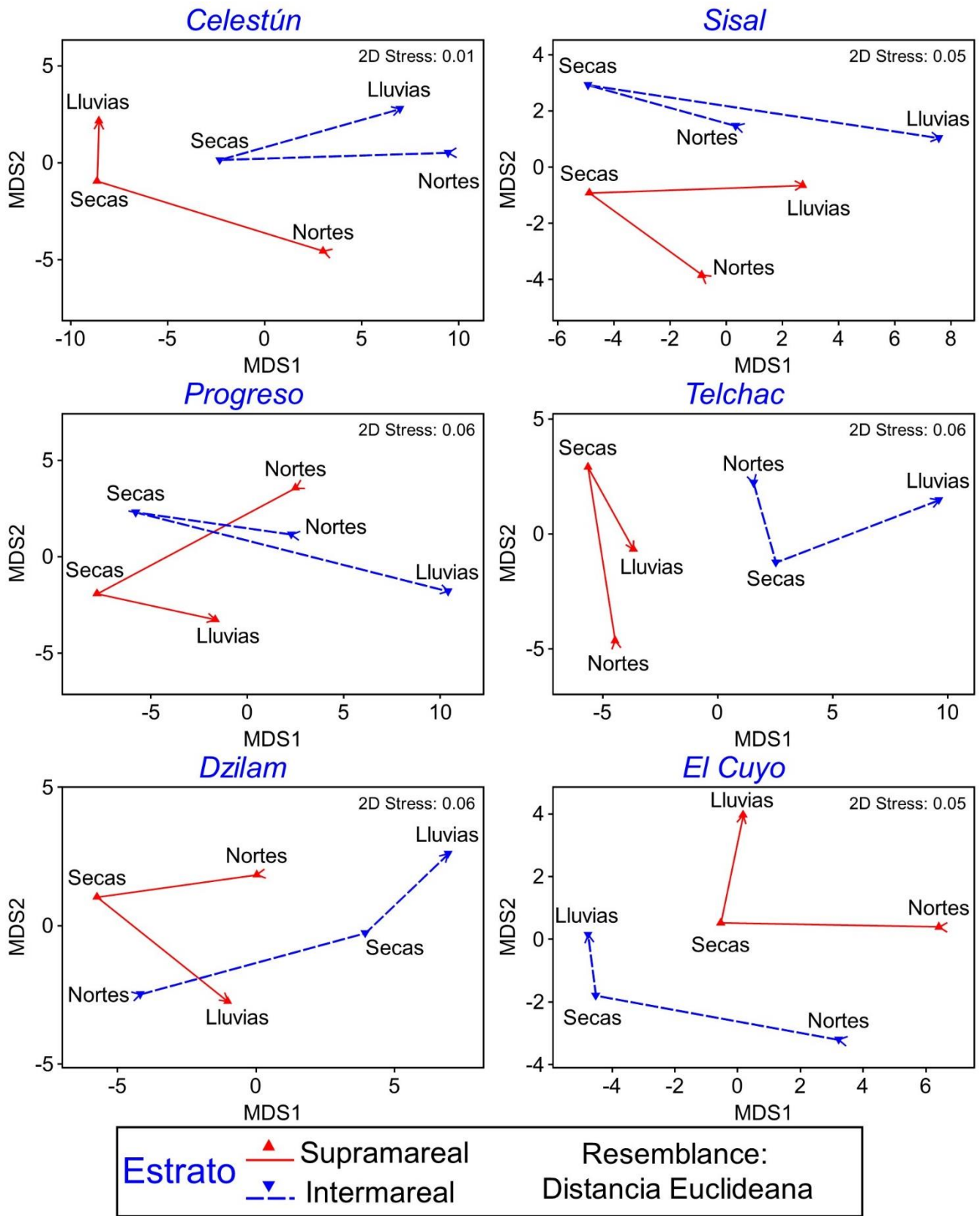


Fig. 14 Variación temporal en la composición del sedimento en las playas arenosas de la costa de Yucatán. Los muestreos se indican como N ← nortes, S ← secas y L ← lluvias

## 2. Variación espaciotemporal de la pendiente y ancho de la playa

En general, las localidades estudiadas presentaron pendientes bajas, las cuales variaron desde 1.6° hasta 8.5° (Fig. 15). Se detectaron diferencias significativas entre las localidades (Tabla III, Factor *Localidad*  $p < 0.05$ ). La mayor fuente de variación fueron los residuales (sitios de la misma localidad), los cuales aportaron el 92.9% de la variación total. La Localidad fue la segunda fuente de variación más importante, contribuyendo con el 6.3% de la variación total. Las fuentes de variación *Muestreo* y la interacción *Muestreo x Localidad* contribuyeron con menos del 1% de la variación total. Basado en este análisis, se puede obtener que la pendiente de la playa fue diferente entre las localidades, pero no mostró cambios temporales significativos. Telchac y Dzilam fueron diferentes a Celestún y El Cuyo (Pair-wise test,  $p < 0.05$ ), el resto de las localidades no mostraron diferencias significativas entre ellas. La alta contribución de los residuales a la variación total indica que el proceso que determina la pendiente de la playa actúa a una escala espacial menor que localidad.

Tabla III Análisis de varianza (ANOVA) basado en permutaciones para evaluar patrones espaciotemporales de variabilidad en la pendiente de las playas arenosas de Yucatán, de acuerdo con un modelo lineal bifactorial que incluye *Muestreo* y *Localidad*.

| Pendiente de playa   |                    |                      |                  |          |            |        |
|----------------------|--------------------|----------------------|------------------|----------|------------|--------|
| Fuente de Variación  | Grados de libertad | Sumatoria cuadrática | Cuadrados medios | Pseudo-F | $p$ (perm) | % C.V. |
| Muestreo             | 2                  | 2.1998               | 1.0999           | 1.1685   | 0.3164     | 0.3    |
| Localidad            | 5                  | 12.388               | 2.4776           | 2.6322   | 0.0284     | 6.3    |
| Muestreo x Localidad | 10                 | 9.8123               | 0.98123          | 1.0425   | 0.4053     | 0.5    |
| Residuales           | 126                | 118.6                | 0.94127          |          |            | 92.9   |
| <b>Total</b>         | 143                | 143                  |                  |          |            | 100.0  |

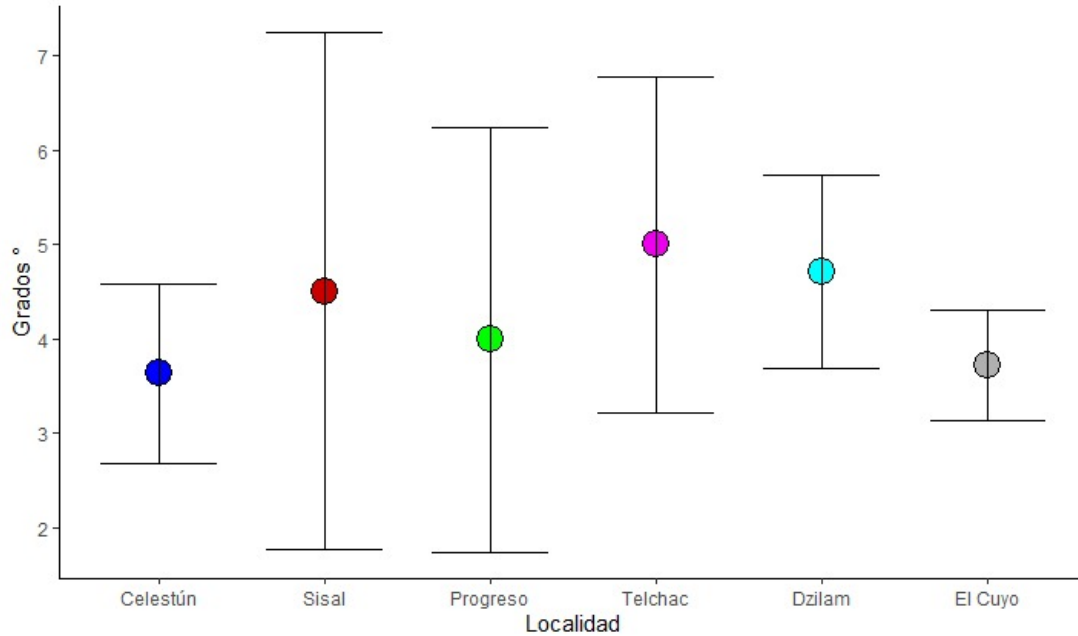


Fig. 15 Pendiente promedio ( $\pm$  desviación estándar) por localidad.

Tabla IV Análisis de varianza (ANOVA) basado en permutaciones para evaluar patrones espaciotemporales de variabilidad en el ancho de las playas arenosas de Yucatán, de acuerdo con un modelo lineal bifactorial que incluye Muestreo y Localidad.

| Ancho de playa       |                    |                      |                  |          |          |            |
|----------------------|--------------------|----------------------|------------------|----------|----------|------------|
| Fuente de Variación  | Grados de libertad | Sumatoria cuadrática | Cuadrados medios | Pseudo-F | p (perm) | % C.V.     |
| Muestreo             | 2                  | 2.8763               | 1.4381           | 1.7845   | 0.173    | 1          |
| Localidad            | 5                  | 32.579               | 6.5158           | 8.0849   | 0.001    | 23         |
| Muestreo x Localidad | 10                 | 5.9981               | 0.59981          | 0.74425  | 0.707    | 0          |
| Residuales           | 126                | 101.55               | 0.80592          |          |          | 78         |
| <b>Total</b>         | <b>143</b>         | <b>143</b>           |                  |          |          | <b>100</b> |

Similarmente, el ancho de las playas fue heterogéneo entre localidades, en un rango desde 8.1 m hasta 55 m. El Cuyo fue la localidad con mayor ancho de playa promedio, mientras que Dzilam fue la localidad con el menor valor de esta medida. El resto de las localidades presentaron anchos de playa muy variables, siendo Sisal la localidad con mayor variación (Fig. 16). En líneas generales, en ancho de playa promedio no varió significativamente con los muestreos (Tabla IV, interacción *Muestreo x Localidad*, y factor *Muestreo*, ambos con  $p > 0.05$ ). La mayor fuente de variación fueron los *Residuales* (sitios de la misma localidad), los cuales contribuyeron el 78% de la variación total. La segunda fuente de variación con mayor contribución fue la *Localidad* aportando el 23% de la variación

total. Dzilam fue diferente a todas las localidades, mientras que Telchac difirió tanto de Celestún como de El Cuyo (*Pair-wise test*,  $p < 0.05$ ).

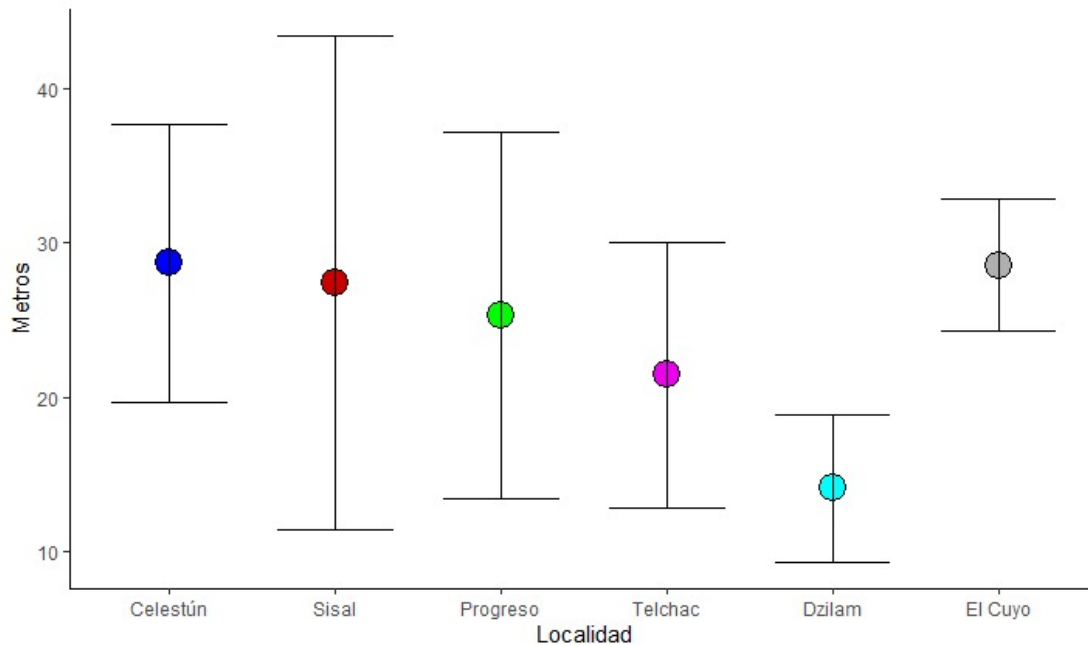


Fig. 16 Ancho de playa promedio ( $\pm$  desviación estándar) por localidad.

### 3. Relación entre la macrofauna y las características físicas de las playas

Para la construcción de los modelos que correlacionan la matriz ambiental y biológica, se incluyeron las siguientes variables: ancho de playa, pendiente, tamaño medio de grano y longitud. En la Tabla V se pueden observar los 10 modelos que proporcionaron los mayores valores de correlación con la estructura de la macrofauna, de los cuales, el que contenía únicamente el tamaño medio de grano, presentó la mayor correlación (Fig. 17); sin embargo, la magnitud de esta correlación resultó mínima (Spearman = 0.092,  $p > 0.05$ ). Estos resultados indican que no se dispone de evidencia suficiente para indicar que el tamaño de grano, o el resto de las variables evaluadas, afecten en la estructura y composición de especies de la macrofauna en las playas de Yucatán.

Tabla V Combinación de variables que proporcionan las mayores correlaciones entre las matrices de similitud biológica y ambiental. Los modelos son ordenados de mayor a menor correlación.

| No. Variables | Correlación (%) | Selección de variables                               |
|---------------|-----------------|--|
| 1             | 0.092           | Tamaño de grano                                      |
| 2             | 0.085           | Longitud, Tamaño de grano                            |
| 1             | 0.064           | Longitud   |
| 2             | 0.061           | Tamaño de grano, Ancho de playa                      |
| 3             | 0.057           | Longitud, Tamaño de grano, Ancho de playa            |
| 3             | 0.023           | Tamaño de grano, Ancho de playa, Pendiente           |
| 2             | 0.021           | Longitud, Ancho de playa                             |
| 4             | 0.02            | Longitud, Tamaño de grano, Ancho de playa, Pendiente |
| 3             | 0.017           | Longitud, Tamaño de grano, Pendiente                 |
| 2             | 0.015           | Tamaño de grano, Pendiente                           |

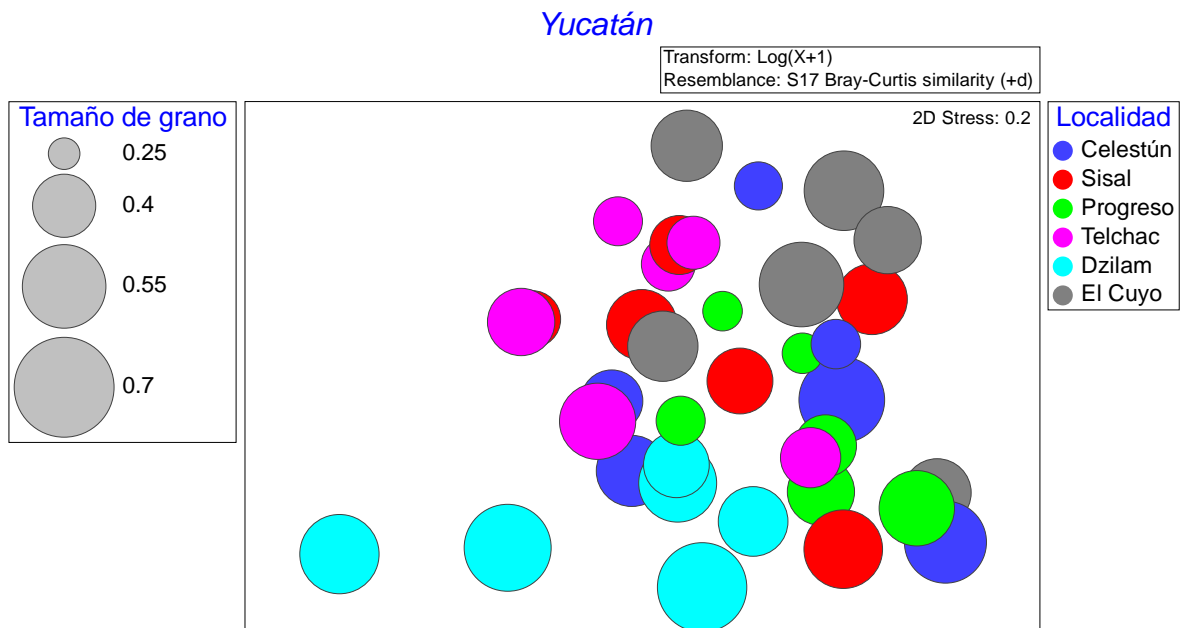


Fig. 17 Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de la variación en la composición de la macrofauna por localidad en función del tamaño de grano.



## Discusión

### Patrones de diversidad en playas de Yucatán

Los patrones de diversidad de la macrofauna observados en este estudio indican que la composición y riqueza de especies es dinámica y heterogénea a lo largo de la costa de Yucatán, y que responde a procesos locales que fluctúan en el tiempo (hipótesis IV). Además, tomando en consideración que la mayor variación en la estructura de la comunidad se encontró entre los núcleos del mismo estrato litoral del mismo sitio (Tabla I, fuente de variación *Residuales*), se puede agregar que existen procesos que actúan en una escala espacial muy pequeña (unos pocos metros), que también mantienen la diversidad de especies en la región. Estos resultados permiten postular que estos procesos de pequeña escala resultan ser tan importantes como los procesos geográficos asociados al entorno local/regional y a los cambios ambientales estacionales. No obstante, a pesar de la reconocida relevancia de las características físicas de las playas como filtro ambiental para la estructura de la macrofauna, en este estudio no se registró tal evidencia, por lo que es posible que otras variables (biológicas y ambientales), estén sosteniendo la diversidad de la macrofauna en las playas de Yucatán.

Debido a la alta diversidad de organismos, la falta de conocimiento en ciertos grupos y la ausencia de taxónomos expertos, poco más del 25% de los taxones encontrados en este estudio, no pudieron ser identificados hasta el nivel de especie (Tabla VI). En estudios posteriores en ésta y otras zonas, se deberían enfocar esfuerzos en corroborar la completa y adecuada identificación taxonómica de dichos taxones. En general, los grupos taxonómicos encontrados en la región se apegan a los reportados a nivel mundial (Defeo & McLachlan, 2005, 2013; Fanini et al., 2020; Lercari & Defeo, 2006) y en el Golfo de México (Arriaga Becerra, 1985; Dexter, 1976; González et al., 2017; Guerra-Castro et al., 2020; Hidalgo Rodríguez, 2017; Rocha-Ramírez et al., 2016). Se encontraron dos especies de poliquetos, *Capitella jonesi* y *Scolelepis andradei*, cuya distribución no había sido reportada previamente para el sur del Golfo de México, lo que sugiere una posible ampliación de la distribución de estas especies.

La estructura de la comunidad a lo largo de la costa de Yucatán estuvo dominada por siete especies, las cuales concuerdan parcialmente con lo reportado previamente en la zona (Arriaga Becerra, 1985; Guerra-Castro et al., 2020); no obstante, se detectaron ligeras variaciones en la composición de estas especies. Es decir, de las cuatro especies registradas como dominantes para la región por Guerra-Castro et al. (2020), tres de ellas concordaron con lo obtenido en este estudio; sin embargo, el poliqueto *Polyophthalmus pictus* no fue encontrado como dominante, sino como una especie rara. Por otro lado, en este estudio se detectaron como dominantes dos morfoespecies de la familia Enchytraeidae, los cuales no habían sido reportados por Guerra-Castro et al. (2020). Por otra parte, en el trabajo realizado por Arriaga Becerra (1985), se reportó a *Stephensoniella marina* (perteneciente a la familia Enchytraeidae), como una especie dominante en las playas de Yucatán. Por ello, es probable que alguna de las morfoespecies encontradas en este estudio pertenezca a esta especie. Así mismo, las especies dominantes en las playas de Yucatán, así como los patrones de diversidad, difieren a las encontradas en otras zonas del Atlántico Mexicano (Arriaga Becerra, 1985; Dexter, 1976; González et al., 2017; Hidalgo Rodríguez, 2017; Rocha-Ramírez et al., 2016).

Las diversidades  $\alpha$  obtenidas, así como sus estimaciones fueron altas en cuatro de las seis localidades (> 24 especies), relativamente bajas en dos de ellas ( $\approx$  13 especies) y no mostraron un patrón de autocorrelación geográfica evidente. El número total de especies reportadas en este estudio (59 especies), supera a lo reportado para las playas del Golfo de México (Arriaga Becerra, 1985; Dexter, 1976; Hidalgo Rodríguez, 2017; Méndez et al., 1985) y para la costa de Yucatán (Guerra-Castro et al., 2020).

En México, el estudio de la macrofauna de las playas arenosas no se ha abordado ampliamente y, particularmente para el Golfo de México, el conocimiento disponible sobre la diversidad de las playas es limitado. Sin embargo, los valores de diversidad reportados hasta la fecha para las playas de esta región son en su mayoría altos en comparación con los registrados a nivel mundial. Arriaga Becerra

(1985) detectó 41 especies para 15 playas a lo largo de Yucatán y Quintana Roo; Méndez et al., (1985) estudiaron 29 localidades a lo largo de la costa veracruzana, reportando un total de 28 especies. En la misma región, Hidalgo (2017) describió la variabilidad estacional de la macrofauna, consiguiendo 37 especies. En Yucatán Guerra-Castro et al. (2020) detectaron 31 especies. Estos y otros estudios (Dexter, 1976; Shelton & Robertson, 1981; Witmer, 2011), permiten dilucidar que la región del Golfo de México alberga una alta diversidad.

Al considerar los estudios previos así como la diversidad  $\gamma$  reportada en este trabajo, en conjunto con la extrapolación realizada (79 especies potenciales, según Chao2), la costa del estado de Yucatán (sureste del Golfo de México) se ubicaría como unas de las regiones más diversas conocidas a nivel mundial en lo que a playas arenosas concierne (Barboza & Defeo, 2015; Defeo & McLachlan, 2005, 2013), superando a otras ecorregiones como la de Guayaquil, la Bahía de Panamá, el Golfo de Omán o el Mar Árabe Occidental, que previamente han sido reportadas como zonas de alta diversidad con valores medios que oscilan entre 21 y 33 especies (Barboza & Defeo, 2015); siendo superada únicamente por registros aislados en las costas de Brasil (Nucci et al., 2001) y Francia (Quillien et al., 2015).

## **Potenciales procesos reguladores de la diversidad en playas de Yucatán**

El efecto de los estratos no fue uniforme a lo largo de la playa, variando en unos pocos kilómetros (sitios de la misma localidad) y de la misma manera la estructura de la comunidad cambió entre las localidades, sin un patrón geográfico evidente. La variación temporal tampoco fue consistente en ninguna de estas escalas, variando de diferente manera según el estrato, sitio o localidad particular. Estos resultados sugieren que la  $\beta$ -diversidad es mantenida por las características ambientales (clima del *swash*, salinidad, temperatura, materia orgánica, etc.) y geomorfológicas (ancho de playa, pendiente, tamaño de grano, orientación, etc.) de cada sitio, así como a las posibles interacciones biológicas que ocurren entre las especies y no necesariamente por procesos macro ambientales propios de la región.

Se han establecido algunos patrones globales sobre la biodiversidad de las playas arenosas, los cuales indican que el número de especies aumenta desde playas reflejantes micromareales hacia disipativas macromareales y de playas templadas a tropicales (Barboza & Defeo, 2015; Defeo & McLachlan, 2013; Fanini et al., 2020). Además, se sabe que las playas con pendientes bajas, amplios rangos de marea y tamaños de grano fino se correlacionan con una alta diversidad, y que ésta disminuye conforme la playa se aleja de estas condiciones morfodinámicas. (Defeo & McLachlan, 2013; McLachlan & Dorvlo, 2005). La alta biodiversidad encontrada en este estudio concuerda parcialmente con los patrones antes descritos, ya que las playas de Yucatán son tropicales y se caracterizaron por presentar perfiles disipativos, tamaños de grano finos y un ancho de playa variable (de 8 a 55 m). Sin embargo, con base en el rango de marea presente en la región, las playas de Yucatán son catalogadas como micromareales y dominadas por la brisa marina, además de presentar un bajo contenido de materia orgánica, por lo que, en estos aspectos, los valores de diversidad encontrados son atípicos.

En todas las variables ambientales medidas, la mayor fuente de variación fueron las diferencias entre los sitios de la misma localidad (Tabla II, Tabla III y Tabla IV; Fuente de variación *Residuales*), lo que revela que las características físicas de las playas de Yucatán son heterogéneas incluso en una misma localidad. Esto indica que los procesos que determinan estas características ambientales actúan en escalas de apenas unas pocas decenas de metros. La única variable ambiental que mostró variación temporal significativa fue la composición del sedimento, indicando que esta variable está determinada tanto por procesos a nivel de sitio, locales y macro ambientales propios de la región.

Los cambios temporales en la estructura de la macrofauna, así como en la composición del sedimento pueden estar relacionados con la estacionalidad del clima regional. En este aspecto se ha registrado que durante la influencia de los frentes fríos, las características atmosféricas se identifican por vientos fuertes del norte y nornoroeste de corta duración (>60 km/h), una baja humedad, lluvias moderadas (10-70 mm/mes), así como descensos rápidos en la temperatura

atmosférica (31 a 8°C) y en la superficie del océano (CONAGUA, 2022; Cuevas-Jimenez & Euán-Ávila, 2009; INEGI, 2002; Kurczyn et al., 2021). Durante la temporada seca, se ha reportado la dominancia de los vientos alisios provenientes del este, noreste y sureste (11 a 13 km/h), lluvias ocasionales (0-40 mm/mes), una alta radiación solar y grandes tasas de evaporación, así como los registros más altos de temperatura anual (>30°C promedio) (Cuevas-Jimenez et al., 2014; Cuevas-Jimenez & Euán-Ávila, 2009; DIGAOHM, 2020; INEGI, 2002). Por otro lado, en la temporada de lluvias las condiciones climáticas se caracterizan por un dominio de los vientos del este, noreste y sureste (de 5 a 18 km/h), lluvias torrenciales (>120 mm/mes) y una disminución en la temperatura (28°C promedio), Adicionalmente durante los meses de junio a octubre, se presentan continuamente depresiones tropicales y/o ciclones, aumentando drásticamente las precipitaciones y la fuerza del viento (CONAGUA, 2022; Cuevas-Jimenez et al., 2014; DIGAOHM, 2020; INEGI, 2002; Pech-Pool et al., 2010). Para las playas de Yucatán, esta estacionalidad climática tiene una marcada influencia en las características fisicoquímicas de las aguas costeras (Herrera-Silveira et al., 2004; Murgulet et al., 2020) y en la morfodinámica de las playas (Cuevas-Jimenez & Euán-Ávila, 2009; Kurczyn et al., 2021; Medellín, 2017; Medellín & Torres-Freyermuth, 2019; Mendoza et al., 2013), las cuales a su vez pudieran tener importantes implicaciones ecológicas sobre la macrofauna. Por ejemplo, en la temporada de lluvias, el aumento en las descargas de aguas continentales propicia un incremento en el aporte de nutrientes, así como una disminución en la temperatura y salinidad de la zona costera (Herrera-Silveira et al., 2004; Murgulet et al., 2020); estas condiciones podrían beneficiar a organismos filtradores y detritívoros como algunos poliquetos, moluscos y oligoquetos, lo que explicaría la alta abundancia de estos grupos encontrada durante el muestreo correspondiente.

Por otra parte, durante la influencia de los “nortes” y tormentas tropicales, se intensifican los efectos de los procesos de transporte de sedimento y causan cambios importantes en la morfología de las playas (Cuevas-Jimenez & Euán-Ávila, 2009). Los fuertes vientos provocados por estos fenómenos inducen un aumento en la altura y frecuencia de las olas, la cantidad de macrófitos que son depositados

en las playas y en las concentraciones de nutrientes promovido por la mezcla de la columna de agua, (Cuevas-Jimenez & Euán-Ávila, 2009; Kurczyn et al., 2021; Medellín & Torres-Freyermuth, 2019; Morton & Sallenger, 2003). Las condiciones adversas a las que se ven sometidos los organismos durante la influencia de estos fenómenos podrían someterlos a un alto estrés fisiológico y, dependiendo de la intensidad del fenómeno, mermar sus abundancias, siendo el clima uno de los factores más importantes en este aspecto. Por otro lado, tanto el aporte de macrófitos como el aumento en la concentración de nutrientes pudieran resultar ser un subsidio importante de energía para la comunidad después del paso de estos fenómenos, ayudando en la recuperación de las poblaciones.

La variabilidad temporal en éstas y otras características ambientales pudiera ser uno de los elementos que logre explicar las variaciones en la composición y estructura de la macrofauna presentes en las playas de Yucatán. Si bien aquí se hacen breves conjeturas sobre el posible papel de la variación climática sobre la macrofauna, los efectos reales de ésta deberían estudiarse a fondo en estudios posteriores.

Si bien se ha establecido que el tamaño de grano, la pendiente, el rango de marea y la longitud de la playa son las principales características ambientales que determinan la diversidad de especies en las playas arenosas (Barboza & Defeo, 2015; Defeo & McLachlan, 2013; Lercari & Defeo, 2006; McLachlan & Dorvlo, 2005), en el caso de la costa de Yucatán estas variables físicas se correlacionaron débilmente con los datos biológicos; por ello, no existe suficiente evidencia para indicar que estas variables sean los principales impulsores de la diversidad de la macrofauna en las playas de Yucatán. Estos resultados dan lugar a que otras variables o procesos ambientales (temperatura, clima del swash, contenido de materia orgánica, disponibilidad de nutrientes, salinidad, oxígeno disponible, compactación del sedimento, etc.), así como los procesos biológicos (comportamiento, interacciones entre especies, etc.) o perturbaciones antrópicas muy localizadas sean los principales reguladores de la diversidad de la macrofauna marina observada en esta región.

El grado de exposición es un factor que influye de manera sustancial en la biodiversidad de las playas arenosas (Dexter, 1992; Rodil et al., 2007). En numerosos estudios se ha detectado que hay un incremento en la riqueza y abundancia de las especies a medida que disminuye el grado de exposición de la playa (Defeo & McLachlan, 2013; Dexter, 1992; McLachlan et al., 1981; Rodil et al., 2007). Este patrón es atribuido al predominio de los factores físicos en playas expuestas, ya que el estrés ambiental que ejercen las fuerzas hidrodinámicas actúa como limitante para las especies que habitan estas zonas. A lo largo de los años el estudio de la macrofauna se ha centrado en su mayoría en playas expuestas (Barboza & Defeo, 2015; Defeo & McLachlan, 2005, 2013; Fanini et al., 2020; McLachlan, 1990; McLachlan & Dorvlo, 2005; Schlacher, Schoeman, et al., 2008), por lo que los factores ambientales que determinan la distribución especies de macrofauna, así como los patrones y procesos ecológicos que tienen lugar en estos ambientes no se conocen del todo (Ocaña et al., 2020). Las características disipativas de las playas de Yucatán podrían estar induciendo un ambiente físico menos rígido que los de las playas típicamente estudiadas, lo que a su vez propiciaría un aumento en la diversidad de especies, que estaría controlada mayormente por procesos biológicos y, en menor medida por procesos físicos (Defeo & McLachlan, 2005).

En años recientes, el arribo masivo de macrófitos se ha vuelto un fenómeno recurrente en la costa de Yucatán, especialmente durante la influencia de los frentes fríos. De manera general, la composición y especialmente la abundancia de estos arribazones es heterogénea a lo largo de la costa de Yucatán (Ortegón-Aznar & Aguilar-Perera, 2014; Rosado Espinoza, 2012). Aunque no se presentaron datos en este estudio, se encontraron sitios con grandes cantidades de macrófitos en algún muestreo (Dzilam y Telchac, observación personal *in situ*) hasta sitios con poca o nula cantidad de éstos en otro momento. Se ha demostrado que los arribazones de algas tienen una influencia en las comunidades macrobentónicas, aportando nutrientes, ofreciendo refugio y modificando las condiciones ambientales a las que están sometidos los organismos (Ince et al., 2007; Rodil et al., 2008), lo que propicia un aumento en la diversidad y abundancia de la comunidad. Sin

embargo, en algunos sitios de la costa yucateca, el efecto de estos macrófitos podría resultar contraproducente debido a la gran cantidad de material que es depositado. La descomposición de los macrófitos consume el oxígeno disponible, disminuye el pH, además de generar gases tóxicos y lixiviados, los cuales aportan nitratos, fosfatos y metales que modifican la bioquímica del ecosistema (Barreiro et al., 2013; Quillien et al., 2015), provocando efectos negativos en la biodiversidad que albergan estas zonas (van Tussenbroek et al., 2017).

Otro proceso que podría incidir es el efecto del agua continental. Las descargas de agua dulce hacia el litoral de la Península de Yucatán provienen principalmente de las numerosas ciénegas, estuarios y lagunas costeras, que se encuentran conectadas con el mar en varias zonas a lo largo de la costa, ya sea de manera superficial o subterránea (Herrera-Silveira & Morales-Ojeda, 2010). Así mismo, mar adentro y a lo largo de la costa yucateca existen manantiales de agua dulce, que son producto de la desembocadura de los ríos subterráneos característicos de la región (Hall, 1977; Murgulet et al., 2020; Perry et al., 1995). Estas descargas son una fuente importante de aguas hipohalinas, con una alta concentración de nutrientes inorgánicos y su intensidad aumenta durante la época de lluvias (Herrera-Silveira & Morales-Ojeda, 2010). Dichas descargas modifican las características fisicoquímicas del agua circundante por lo que los registros de temperatura, salinidad, nutrientes y productividad primaria a lo largo de la costa de Yucatán muestran una amplia variación espaciotemporal, especialmente marcada en los extremos del anillo de cenotes (Dzilam/el Cuyo y Sisal/Celestún)(Gómez Romero, 2020; Herrera-Silveira et al., 2004; Murgulet et al., 2020; Perry et al., 1995).

La salinidad es un factor determinante en la distribución de los organismos acuáticos. Para organismos de playas arenosas; se reconoce que los cambios en la salinidad ocasionan efectos dramáticos en esta comunidad, produciendo una disminución en la riqueza y abundancia de especies a medida que esta se reduce (Defeo & McLachlan, 2005; Laurino & Turra, 2021; Lercari & Defeo, 2006; Ocaña et al., 2020). Por otra parte, en ciertos estudios se ha reportado que, a pequeña



escala la macrofauna de las playas arenosas responde positivamente a la disponibilidad del alimento (medida como materia orgánica disponible y producción primaria), promoviendo aumentos en riqueza y biomasa conforme la disponibilidad de alimento aumenta y siendo mayor su efecto según la playa se acerca a estados disipativos y oligotróficos (Coutinho & Bernardino, 2017; McLachlan & Brown, 2006; Ortega-Cisneros et al., 2011; Rodil et al., 2007). Por lo cual, la heterogeneidad espaciotemporal en las condiciones de salinidad, disponibilidad de materia orgánica, nutrientes y productividad primaria presentes en la costa de Yucatán, podrían ser algunos de los factores que estén determinando la estructura y variación de la macrofauna reportada en este estudio. En este aspecto, se ha reportado que Sisal es una de las zonas con mayor producción primaria en la costa de Yucatán, además de tener una alta concentración de nutrientes (Gómez Romero, 2020; Herrera-Silveira et al., 2004; Murgulet et al., 2020), por lo que podría inferirse que en esta zona la disponibilidad de alimento es alta, lo que a su vez, podría estar propiciando la alta diversidad encontrada en esta localidad.

Las playas arenosas se encuentran amenazadas en todo el mundo debido a las perturbaciones de origen antrópico y el cambio climático (Schlacher et al., 2008, DEFEO, 2009). Particularmente en la costa de Yucatán, algunas actividades humanas como el aumento en los asentamientos humanos, el desarrollo costero, el turismo intensivo, así como la erosión y la contaminación ambiental asociadas a estas actividades podrían potencialmente alterar las características del hábitat y la estructura de la comunidad de macrofauna, lo que resultaría en la pérdida de biodiversidad, y ejercer una presión considerable sobre la diversidad de la macrofauna, impactando directamente sobre la riqueza y abundancia de especies. Si bien los efectos de estas perturbaciones no se han probado en las playas de Yucatán, sí han sido demostrados en otras playas del mundo (Afghan et al., 2020; Bessa et al., 2014; Garcia Bermudez, 2016; Leewis et al., 2012; Reyes-Martínez et al., 2014, 2015; Schlacher et al., 2012; Schlacher, Richardson, et al., 2008; Schlacher & Thompson, 2012; Veloso et al., 2008).

Se han estudiado los niveles de vulnerabilidad ante la erosión a lo largo de la costa de Yucatán, estableciendo que, en general la región presenta una vulnerabilidad moderada, siendo considerada la zona de Progreso como la más vulnerable ante este fenómeno (Appendini et al., 2012; Cuevas Jiménez et al., 2016). En aras de evitar y revertir la erosión presente en ciertas zonas de la costa de Yucatán, se han implementado algunas estrategias tanto reguladas como no reguladas, entre las que destacan la creación de espigones, rompeolas, así como la implementación de tubos geotextiles o la alimentación directa de playas. Sin embargo, estas estrategias han mostrado tener un éxito limitado y en algunos casos resultan inapropiadas, lo que propicia la erosión de la playa a mediano o largo plazo (Alvarez et al., 2007; Appendini et al., 2012; Meyer-Arendt, 2001; Ruiz-Martínez et al., 2016).

En múltiples estudios a nivel mundial, han demostrado que la implementación de estas estrategias tiene un impacto negativo sobre la macrofauna de las playas, alterando significativamente la composición y abundancia de las especies; como producto de la modificación en las características físicas de la playa, la reducción en el hábitat, así como la eliminación de áreas de refugio y fuentes de alimento vitales para la macrofauna (Afghan et al., 2020; Leewis et al., 2012; Reyes-Martínez et al., 2014, 2015; Schlacher et al., 2012; Veloso et al., 2008; Walker et al., 2008), Si bien en las playas de Yucatán los impactos ecológicos de estas estrategias sobre la macrofauna son desconocidos, efectos similares a lo reportados mundialmente podrían ocurrir en las playas de Yucatán.

Aun cuando en el estado de Yucatán el turismo no es tan intenso como en la región del Caribe (Jouault et al., 2015), anualmente se reciben más de 1,653,000 turistas en el estado, de los cuales gran parte se centra en el turismo de “Sol y Playa”, incrementándose significativamente durante la semana santa y los meses de julio-agosto (García de Fuentes et al., 2011; SEFOTUR, 2021b, 2021a). La costa de Yucatán cuenta con 18 playas de las cuales 11 están clasificadas como destinos turísticos. En general, la mayor actividad turística se concentra en la zona de Chelem a Telchac, sin embargo el uso turístico de las playas está presente a lo largo del estado (Gobierno del Estado de Yucatán, 2019). Se ha documentado que

el uso turístico de las playas generalmente tiene un impacto negativo sobre la macrofauna, mermando su riqueza y abundancia, lo que resulta en cambios significativos en la estructura de la comunidad, especialmente en la parte inferior de la playa (Bessa et al., 2014; Reyes-Martínez et al., 2014, 2015; Schlacher & Thompson, 2012; Veloso et al., 2008); lo anterior derivado del pisoteo constante (trampling), el tránsito de vehículos motorizados, la construcción de instalaciones y amenidades turísticas, así como la contaminación y los desechos generados por estas actividades (Afghan et al., 2020; Bom & Colling, 2020; Defeo et al., 2009; Schlacher et al., 2012; Schlacher, Richardson, et al., 2008; Schlacher & Thompson, 2012; Ugolini et al., 2008). Si bien las playas arenosas son uno de los ecosistemas costeros más resilientes (McLachlan & Brown, 2006), las actividades turísticas que tienen lugar en la costa de Yucatán podrían impactar negativamente a la macrofauna de las playas, con efectos a mediano y largo plazo.

De manera general, la teoría ecológica de las playas arenosas establece que las características ambientales de la playa (pendiente, ancho de la playa, tamaño de grano, rango de marea) son los principales factores que determinan la estructura de la comunidad macrobentónica, mientras que el papel de los factores biológicos (depredación, competencia inter e intraespecífica, disponibilidad de alimento, etc.) se considera secundario, excepto en estados de playa disipativos, de menor energía y poco perturbados (Barboza & Defeo, 2015; Defeo & McLachlan, 2005; McLachlan & Dorvlo, 2005). Considerando las condiciones disipativas y el oleaje de baja energía propios de las playas de Yucatán (Appendini et al., 2012), así como los altos valores de densidad registrados en ciertas localidades (Fig. 7), es probable que los factores biológicos puedan llegar a tener un papel importante en la estructuración de la comunidad macrobentónica en algunas playas del estado de Yucatán.

## Conclusiones

1. La composición y riqueza de especies es dinámica y heterogénea a lo largo de la costa, y responde a procesos locales que fluctúan en el tiempo. Además, se pudo identificar que existen procesos de pequeña escala espacial, los cuales actúan en pocos metros, que resultan más importantes que los procesos geográficos y ambientales asociados a las localidades y a la región.
2. La comunidad macrobentónica estuvo compuesta por 59 especies pertenecientes a cinco filos: Annelida, Mollusca, Arthropoda, Echinodermata y Sipuncula. De las especies registradas, *Tubificoides diazi*, *Enchytraeidae sp.1*, *Enchytraeidae sp. 2*, *Exciorolana mayana*, *Exciorolana braziliensis*, *Tylos marcuzzii*, y *Mexorchestia carpenteri raduloviciae* fueron dominantes.
3. La extrapolación de la riqueza de la región (Chao 2) indica que la costa de Yucatán podría albergar hasta 79 especies. Estos resultados posicionan a la costa de Yucatán como una de las regiones con mayor biodiversidad a nivel mundial en lo que a playas arenosas concierne.
4. Las características físicas de las playas evaluadas en este estudio variaron significativamente entre localidades, pero únicamente se detectó variación temporal significativa en la composición del sedimento. Además, la mayor variación de estas características se encontró dentro de las localidades, por lo que es posible que existan procesos de pequeña escala (menores a 2-3 km) que determinen el comportamiento de estas variables.
5. La correlación que existe entre los patrones de diversidad de especies y las características físicas de la playa fue muy baja, por lo que se concluye que, en la costa de Yucatán, las características físicas evaluadas (pendiente, ancho de playa, tamaño de grano), no son los predictores adecuados de la diversidad de especies ni los principales factores que determinen la estructura de la comunidad macrobentónica. Estos resultados dan pie a postular que otras variables físicas, biológicas, perturbaciones antrópicas o una combinación de éstas, podrían ser los principales factores que determinen la estructura de la comunidad.

## Referencias bibliográficas

Abbott, R. T. (1954). *American Seashells*. Van Nostrand Reinhold Company.

Afghan, A., Cerrano, C., Luzi, G., Calcinai, B., Puce, S., Mantas, T. P., Roveta, C., & Di Camillo, C. G. (2020). Main anthropogenic impacts on benthic macrofauna of sandy beaches: A review. *Journal of Marine Science and Engineering*, 8(6). <https://doi.org/10.3390/JMSE8060405>

Alvarez, I. E., Rubio, R., & Ricalde, H. (2007). Beach restoration with geotextile tubes as submerged breakwaters in Yucatan, Mexico. *Geotextiles and Geomembranes*, 25(4–5), 233–241. <https://doi.org/10.1016/j.geotexmem.2007.02.005>

Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*. John Wiley & Sons, Ltd., 1–15. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>

Anderson, M. J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R. (2008). *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods*. (p. 218). PRIMER-E Ltd.

Anderson, M. J., Walsh, D. C. I., Clarke, K. R., Gorley, R. N., & Guerra-Castro, E. (2017). Some solutions to the multivariate Behrens–Fisher problem for dissimilarity-based analyses. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, 59(1), 57–79. <https://doi.org/10.1111/anzs.12176>

Appendini, C. M., Salles, P., Mendoza, E. T., López, J., & Torres-Freyermuth, A. (2012). Longshore sediment transport on the Northern Coast of the Yucatan Peninsula. *Journal of Coastal Research*, 28(6), 1404–1417. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-11-00162.1>

Arriaga Becerra, R. E. (1985). *Estudio preliminar de la macrofauna de los invertebrados de las playas arenosas de Quintana Roo y Yucatán (México) y su relación con el sedimento*. Facultad de ciencias. UNAM.

- Barboza, R. F., & Defeo, O. (2015). Global diversity patterns in sandy beach macrofauna: A biogeographic analysis. *Scientific Reports*, 5, 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep14515>
- Barreiro, F., Gómez, M., López, J., Lastra, M., & de la Huz, R. (2013). Coupling between macroalgal inputs and nutrients outcrop in exposed sandy beaches. *Hydrobiologia*, 700(1), 73–84. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1220-z>
- Bessa, F., Gonçalves, S. C., Franco, J. N., André, J. N., Cunha, P. P., & Marques, J. C. (2014). Temporal changes in macrofauna as response indicator to potential human pressures on sandy beaches. *Ecological Indicators*, 41, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.01.023>
- Bom, F. C., & Colling, L. A. (2020). Impact of vehicles on benthic macrofauna on a subtropical sand beach. *Marine Ecology*, 41(4), 1–9. <https://doi.org/10.1111/maec.12595>
- Brazeiro, A., & Defeo, O. (1996). Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: Is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42(4), 523–536. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0033>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Clarke, K. R., & Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92(3), 205–219. <https://doi.org/10.3354/meps092205>
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2015). *PRIMER v7: User Manual/Tutorial*. (No. 7; p. 300). PRIMER-E.
- Clarke, K. R., Gorley, R., Somerfield, P., & Warwick, R. (2014). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 3rd edition.

*PRIMER-E, Plymouth UK.*

CONAGUA. (2022). *Resúmenes Mensuales de Temperaturas y Lluvia*. Sistema Meteorológico Nacional.

<https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/temperaturas-y-lluvias/resumenes-mensuales-de-temperaturas-y-lluvias>

Coutinho, M. S., & Bernardino, A. F. (2017). Spatial and seasonal changes in benthic macrofauna from two dissipative sandy beaches in eastern Brazil).

*Brazilian Journal of Oceanography*, 65(4), 666–677.

<https://doi.org/10.1590/s1679-87592017115806504>

Cruz-Motta, J. J., Petkoff, I., Klein, E., & Alvarez, H. (2007). Detection of impacts in a changing and highly variable world: The case of a Floating Storage and Offloading (FSO) unit in the Gulf of Paria (Venezuela). *SPE E and P Environmental and Safety Conference 2007: Delivering Superior Environmental and Safety Performance, Proceedings*, 147–153.

<https://doi.org/10.2523/106606-ms>

Cuevas-Jimenez, A., & Euán-Ávila, J. (2009). Morphodynamics of carbonate beaches in the Yucatán Peninsula Morfodinámica del perfil de playa con sedimentos carbonatados en la Península de Yucatán. *Ciencias Marinas*, 35(3), 307–319.

Cuevas-Jimenez, A., Orellana, R., & Euán, J. (2014). Patrones locales de viento. In J. Euán, A. García de Fuentes, M. A. Liceaga, & A. Munguía (Eds.), *La costa de Yucatán, un espacio de reflexión sobre la relación sociedad-naturaleza, en el contexto de su ordenamiento ecológico territorial*. (1st ed., Issue April, pp. 137–149). CINVESTAV-UADY- Plaza y Valdés.

[https://www.researchgate.net/publication/284200259\\_Patrones\\_locales\\_de\\_viento](https://www.researchgate.net/publication/284200259_Patrones_locales_de_viento)

Cuevas Jiménez, A., Euán Ávila, J. I., Villatoro Lacouture, M. M., & Silva Casarín, R. (2016). Classification of Beach Erosion Vulnerability on the Yucatan Coast.

*Coastal Management*, 44(4), 333–349.

<https://doi.org/10.1080/08920753.2016.1155038>

Defeo, O., & McLachlan, A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: A multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 295, 1–20. <https://doi.org/10.3354/meps295001>

Defeo, O., & McLachlan, A. (2013). Global patterns in sandy beach macrofauna: Species richness, abundance, biomass and body size. *Geomorphology*, 199, 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.04.013>

Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D. S., Schlacher, T. A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., & Scapini, F. (2009). Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(1), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>

Dexter, D. M. (1976). The Sandy-Beach Fauna of Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 20(4), 479–485. <https://doi.org/10.2307/3669864>

Dexter, D. M. (1992). Sandy beach community structure: the role of exposure and latitude. *Journal of Biogeography*, 19(1), 59–66. <https://doi.org/10.2307/2845620>

DIGAOHM. (2020). *Derrotero mexicano*. SEMAR. <https://digaohm.semar.gob.mx/derrotero/derrotero.html>

Enriquez, C., Mariño-Tapia, I. J., & Herrera-Silveira, J. A. (2010). Dispersion in the Yucatan coastal zone: Implications for red tide events. *Continental Shelf Research*, 30(2), 127–137. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2009.10.005>

Fanini, L., Defeo, O., & Elliott, M. (2020). Advances in sandy beach research – Local and global perspectives. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 234, 106646. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106646>

Finkl, C. W. (2004). Coastal classification: Systematic approaches to consider in the



development of a comprehensive scheme. *Journal of Coastal Research*, 20(1), 166–213. [https://doi.org/10.2112/1551-5036\(2004\)20\[166:ccsatc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2112/1551-5036(2004)20[166:ccsatc]2.0.co;2)

García-Cubas, A., & Reguero, M. (2004). *Catálogo Ilustrado de Moluscos Gasterópodos del Golfo de México y Mar Caribe*. Universidad Nacional Autónoma de México.

García-Cubas, A., & Reguero, M. (2007). *Catálogo Ilustrado de Moluscos Bivalvos del Golfo de México y Mar Caribe*. Universidad Nacional Autónoma de México.

García Bermudez, A. E. (2016). *Impacto del uso recreativo sobre la fauna macrobentónica en playas arenosas de la ciudad de Bahía de Caraquez, Ecuador* [Iniversidad Nacional Agraria La Molina].  
<http://repositorio.lamolina.edu.pe/handle/UNALM/2758>

García de Fuentes, A., Xool Koh, M., Euán Ávila, J. I., Munguía Gil, A., & Cervera Montejano, M. D. (2011). *En La Perspectiva Del Desarrollo Turístico Del Desarrollo Turístico*. CONABIO.

Gobierno del Estado de Yucatán. (2019). Plan estatal de desarrollo de Yucatán 2018-2024. In *Diario Oficial del Gobierno del Estado de Yucatán* (Issue Suplemento I).  
<http://dspace.uib.es/xmlui/handle/11201/153171><https://doi.org/10.1016/j.physio.2018.04.004><http://dx.doi.org/10.1016/j.pec.2012.10.018><http://www.ckch.cl/wp-content/uploads/2020/04/Guía-TeleRehabilitación-Colkine-2020-V1-final-1.pdf><http://www>

Gómez Romero, M. E. (2020). *Determinación de cafeína y nutrientes como trazadores de aguas residuales antropogénicas en el mar costero del estado de Yucatán*. [UNAM].  
[https://amyd.quimica.unam.mx/pluginfile.php/4025/mod\\_resource/content/10/Analisis\\_Dimensional.pdf](https://amyd.quimica.unam.mx/pluginfile.php/4025/mod_resource/content/10/Analisis_Dimensional.pdf)

González, A., Torruco, D., & Torruco, Á. D. (2017). The sandy beaches of Quintana

Roo, Mexico: The intertidal fauna diversity. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 52(2), 361–373. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572017000200015>

Google Earth. (2020). *Costa Yucateca*.

[https://earth.google.com/web/@21.29894783,-89.61877821,-2.98526581a,17668.11711324d,35y,10.57846988h,13.66032417t,0r?utm\\_source=earth7&utm\\_campaign=vine&hl=es-419](https://earth.google.com/web/@21.29894783,-89.61877821,-2.98526581a,17668.11711324d,35y,10.57846988h,13.66032417t,0r?utm_source=earth7&utm_campaign=vine&hl=es-419)

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2011). Estimating species richness. In A. E. Magurran & B. J. McGill (Eds.), *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment* (pp. 39–54). Oxford University Press Oxford.

Guerra-Castro, E., Hidalgo Rodríguez, G., Castillo-Cupul, R. E., Muciño-Reyes, M., Noreña-Barroso, E., Quiroz-Deaquino, J., Mascaro, M., & Simoes, N. (2020). Sandy Beach Macrofauna of Yucatán State (Mexico) and Oil Industry Development in the Gulf of Mexico: First Approach for Detecting Environmental Impacts. *Frontiers in Marine Science*, 7, 1–17. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.589656>

Hall, F. . (1977). Cenotes y Aguadas. In C. A. Echánove Trujillo (Ed.), *Enciclopedia Yucatanense* (Segunda ed, pp. 67–80). Gobierno de Yucatán.

Harris, L., Nel, R., Holness, S., Sink, K., & Schoeman, D. S. (2014). Setting conservation targets for sandy beach ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 150(PA), 45–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.05.016>

Hernandez, C., Contreras, S., Gallardio, J., & Cancino, J. M. (1998). Estructura comunitaria de la macroinfauna a lo largo de una playa arenosa de Chile Central: Lengua, bahía San Vicente. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71(January), 303–311.

Herrera-Silveira, J. A., Comin, F. A., Aranda-Cirerol, N., Troccoli, L., & Capurro, L. (2004). Coastal water quality assessment in the Yucatan Peninsula:

Management implications. *Ocean and Coastal Management*, 47(11-12 SPEC. ISS), 625–639. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2004.12.005>

Herrera-Silveira, J. A., Comín, F. A., & Capurro, L. (2005). Los Usos y Abusos de la Zona Costera en la Península de Yucatán. In E. Rivera Arriaga, G. J. Villalobos Zapata, I. Azuz Adeath, & F. Rosado May (Eds.), *El manejo costero en México* (pp. 387–396). Universidad Autónoma de Campeche.  
<http://hdl.handle.net/10261/35618>

Herrera-Silveira, J. A., & Morales-Ojeda, S. M. (2010). Subtropical karstic coastal lagoon assessment, Southeast Mexico: The Yucatan Peninsula case. In M. J. Kennish & H. W. Paerl (Eds.), *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change* (1st Editio, pp. 307–333). CRC Press.  
<https://doi.org/10.1201/EBK1420088304>

Hidalgo Rodríguez, G. (2017). *Comunidades intermareales de la macrofauna en playas arenosas del litoral centrl de Veracruz, Golfo de México: Un enfoque de integridad ecológica*. Universidad Veracruzana.

Ince, R., Hyndes, G. A., Lavery, P. S., & Vanderklift, M. A. (2007). Marine macrophytes directly enhance abundances of sandy beach fauna through provision of food and habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74, 77–86.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.029>

INEGI. (2002). *Estudio hidrológico del estado de Yucatán*. (Primera ed). INEGI.

Jaramillo, E., Contreras, H., & Quijon, P. (1996). Macroinfauna and human disturbance in a sandy beach of south-central Chile. *Revista Chilena De Historia Natural*, 69, 655–663.

Jouault, S., García de Fuentes, A., & Romero, D. (2015). PROCESO HISTÓRICO DE TURISTIFICACIÓN DEL TERRITORIO PENINSULAR. In A. García de Fuentes, S. Jouault, & D. Romero (Eds.), *Atlas de Turismo Alternativo En La Península de Yucatán*. (pp. 9–19). CINVESTAV-Unidad Mérida, Factual de

ciencias antropológicas-UADY.

Kensley, B., & Schotte, M. (1989). *Guide to the marine isopod crustaceans of the Caribbean*. (N. Dutro (ed.)). Smithsonian Institution Press.

Kurczyn, J. A., Appendini, C. M., Beier, E., Sosa-López, A., López-González, J., & Posada-Vanegas, G. (2021). Oceanic and atmospheric impact of central American cold surges (Nortes) in the Gulf of Mexico. *International Journal of Climatology*, 41(S1), E1450–E1468. <https://doi.org/10.1002/joc.6779>

LANRESC. (2017). *Tarjeta de reporte para la costa Yucateca*. México: CONACYT.

LANRESC. (2018). *Estudio integral de restauración y estabilización costera del estado de Yucatán*.

Laurino, I. R. A., & Turra, A. (2021). The threat of freshwater input on sandy beaches: A small-scale approach to assess macrofaunal changes related to salinity reduction. *Marine Environmental Research*, 171(June), 105459. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105459>

Lecroy, S. E. (2000). *An illustrated guide to the nearshore marine and estuarine gammaridean Amphipoda of Florida. Volume 1. Families Gammaridae, Hadziidae, Isaeidae, Melitidae and Oedicerotidae*. (Issue Annual report Contract No. WM724).

Leewis, L., van Bodegom, P. M., Rozema, J., & Janssen, G. M. (2012). Does beach nourishment have long-term effects on intertidal macroinvertebrate species abundance? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 113, 172–181. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.07.021>

Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical Ecology. In *Elsevier* (2° ed).

León-González, J. A., Bastida-Zavala, J. R., Carrera-Parra, L. F., García-Garza, M. E., Salazar-Vallejo, S. I., Solís-Weiss, V., & Tovar-Hernández, M. A. (2021). *Anélidos Marinos de México y América Tropical*. Editorial Universitaria,

Universidad Autónoma de Nuevo León.

Lercari, D., & Defeo, O. (2006). Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68(1), 27–35.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.12.017>

Luijendijk, A., Hagenaars, G., Ranasinghe, R., Baart, F., Donchyts, G., & Aarninkhof, S. (2018). The State of the World's Beaches. *Scientific Reports*, 8(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24630-6>

MBON Pole to Pole. (2019). Sampling protocol for assessment of marine diversity on sandy beaches Statement. *Marine Biodiversity Observation Network Pole to Pole of the Americas*, 14 pp. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.25607/OBP-665>

McLachlan, A. (1990). Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *Journal of Coastal Research*, 6(1), 57–71.

McLachlan, A., & Brown, A. C. (2006). *The Ecology of Sandy Shores* (2<sup>o</sup> ed.). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372569-1.X5000-9>

McLachlan, A., & Dorvlo, A. (2005). Global Patterns in Sandy Beach Macro-benthic Communities. *Journal of Coastal Research*, 21(4), 674–687.  
<https://doi.org/10.2112/03-0114.1>

McLachlan, A., Jaramillo, E., Donn, T. E., Wessels, F., Mclachlan, A., Jaramillo, E., Donn, T. E., & Wessels, F. (1993). Geographical Comparison Linked references are available on JSTOR for this article : Sandy Beach Macrofauna Communities and their Control by the Physical Environment : A Geographical Comparison. *Journal of Coastal Research*, 15, 27–38.

McLachlan, A., Wooldridge, T., & Dye, A. H. (1981). The ecology of sandy beaches in southern Africa. *South African Journal of Zoology*, 16(4), 219–231.  
<https://doi.org/10.1080/02541858.1981.11447760>

Medellín, G. (2017). Variabilidad espacio-temporal de la morfología de la playa en Sisal, Yucatán. In J. R. Garza-Pérez & I. A. R. Ize-Lema (Eds.), *Caracterización Multidisciplinaria De La Zona Costera De Sisal, Yucatán* (p. 200). LANRESC. <https://lanresc.mx/intranet/noticias/ZONA COSTERA SISAL.pdf>

Medellín, G., & Torres-Freyermuth, A. (2019). Morphodynamics along a micro-tidal sea breeze dominated beach in the vicinity of coastal structures. *Marine Geology*, 417, 106013. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2019.106013>

Méndez, U. M. N., Solís-Weiss, V., & Carranza-Edwards, A. (1985). La importancia de la granulometría en la distribución de organismos bentónicos. Estudio de playas del estado de Veracruz , México. *Anales Del Centro de Ciencias Del Mar y Limnología*, January 1985, 45–56.

Mendoza, E. T., Trejo-Rangel, M. A., Salles, P., Appendini, C. M., Lopez-Gonzalez, J., & Torres-Freyermuth, A. (2013). Storm characterization and coastal hazards in the Yucatan Peninsula. *Journal of Coastal Research*, 65, 790–795. <https://doi.org/10.2112/si65-134.1>

Meyer-Arendt, K. J. (2001). Recreational development and shoreline modification along the north coast of Yucatán, Mexico. *Tourism Geographies*, 3(1), 87–104. <https://doi.org/10.1080/14616680010008720>

Morton, R. A., & Sallenger, A. H. (2003). Morphological impacts of extreme storms on sandy beaches and barriers. *Journal of Coastal Research*, 19(3), 560–573.

Murgulet, D., Douglas, A., Herrera-Silveira, J. A., Mariño-Tapia, I. J., & Valle-Levinson, A. (2020). Submarine groundwater discharge along the northern coast of the Yucatán Peninsula. *Proceedings Of The 16th Multidisciplinary Conference On Sinkholes And The Engineering And Environmental Impacts Of Karst*, January, 206–219. <https://doi.org/10.5038/9781733375313.1060>

NHC, & CPHC. (2021). *Tropical Cyclone Climatology*. Educational Resources.

<https://www.nhc.noaa.gov/climo/>

- Nucci, P. R., Turra, A., & Morgado, E. H. (2001). Diversity and distribution of crustaceans from 13 sheltered sandy beaches along São Sebastião channel, south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(3), 475–484. <https://doi.org/10.1017/s0025315401004118>
- Ocaña, F. A., Mouso-Batista, M. M., & Hernández-Ávila, I. (2020). Macrofaunal assemblages from two low-energy sandy beaches within contrasting salinity environments in Northeastern Cuba. *Regional Studies in Marine Science*, 40, 101484. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101484>
- Ortega-Cisneros, K., Smit, A. J., Laudien, J., & Schoeman, D. S. (2011). Complex, dynamic combination of physical, chemical and nutritional variables controls spatio-temporal variation of sandy beach community structure. *PLoS ONE*, 6(8), e23724. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023724>
- Ortegón-Aznar, I., & Aguilar-Perera, A. (2014). Distribución de las macroalgas en áreas naturales protegidas de la costa norte de la península de Yucatán, México. *Revista de Investigaciones Marinas*, 34(2), 1–12.
- Paz-Ríos, C. E., & Ardisson, P. L. (2013). Caribboecetes progreso, a new species of sand-dwelling amphipod (Amphipoda: Corophiidea: Ischyroceridae) from the Gulf of Mexico, with a key for the genus. *Zootaxa*, 3652(3), 370–380. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3652.3.5>
- Pech-Pool, D., Mascaró-Miquelajáuregui, M., Simões, N., & Enríquez-Ortiz, C. (2010). Ambiente marino. *Biodiversidad y Desarrollo Humano En Yucatán*, 496. [http://www.seduma.yucatan.gob.mx/biodiversidad-yucatan/02Parte1\\_El\\_Estado/Capitulo1/07Ambientes\\_marinos.pdf](http://www.seduma.yucatan.gob.mx/biodiversidad-yucatan/02Parte1_El_Estado/Capitulo1/07Ambientes_marinos.pdf)
- Perry, E., Marín, L., McClain, J., & Velazquez, G. (1995). Ring of Cenotes (sinkholes), northwest Yucatan, Mexico: its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulub impact crater. *Geology*, 23(1), 17–20.

[https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1995\)023<0017:ROCSNY>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1995)023<0017:ROCSNY>2.3.CO;2)

Quillien, N., Nordström, M. C., Gauthier, O., Bonsdorff, E., Paulet, Y. M., & Grall, J. (2015). Effects of macroalgal accumulations on the variability in zoobenthos of high-energy macrotidal sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series*, 522, 97–114. <https://doi.org/10.3354/meps11151>

R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. (R version 4.0.3 "Bunny-Wunnies Freak Out"). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>.

Reyes-Martínez, M. J., Lercari, D., Ruíz-Delgado, M. C., Sánchez-Moyano, J. E., Jiménez-Rodríguez, A., Pérez-Hurtado, A., & García-García, F. J. (2014). Human Pressure on Sandy Beaches: Implications for Trophic Functioning. *Estuaries and Coasts*, 38(5), 1782–1796. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9910-6>

Reyes-Martínez, M. J., Ruíz-Delgado, M. C., Sánchez-Moyano, J. E., & García-García, F. J. (2015). Response of intertidal sandy-beach macrofauna to human trampling: An urban vs. natural beach system approach. *Marine Environmental Research*, 103, 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.11.005>

Rocha-Ramírez, A., Chávez-López, R., Antillón-Zaragoza, I., & Fuentes-Mendoza, F. A. (2016). Variación nictemeral de los ensamblajes de macrocrustáceos en una playa arenosa del centro-norte de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(1), 92–100. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.025>

Rocha-Ramírez, A., Chávez-López, R., & Peláez-Rodríguez, E. (2010). Ancinus jarocho (Isopoda: Sphaeromatidea: Ancinidae), a new species from the central Gulf of Mexico, Mexico. *Zootaxa*, 2397, 61–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2397.1.6>

Rodil, I. F., Lastra, M., & López, J. (2007). Macroinfauna community structure and biochemical composition of sedimentary organic matter along a gradient of



wave exposure in sandy beaches (NW Spain). *Hydrobiologia*, 579(1), 301–316. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0443-2>

Rodil, I. F., Olabarria, C., Lastra, M., & López, J. (2008). Differential effects of native and invasive algal wrack on macrofaunal assemblages inhabiting exposed sandy beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 358(1), 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.12.030>

Rosado Espinoza, L. A. (2012). *Caracterización ficológica de comunidades bentónicas y de arribazón en Dzilam de Bravo, Yucatán, México*. UADY.

Ruiz-Martínez, G., Mariño-Tapia, I., Baldwin, E. G. M., Casarín, R. S., & Ortiz, C. E. E. (2016). Identifying Coastal Defence Schemes through Morphodynamic Numerical Simulations along the Northern Coast of Yucatan, Mexico. *Journal of Coastal Research*, 32(3), 651–669. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-15-00009.1>

Schlacher, T. A., Dugan, J., Schoeman, D. S., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A., & Defeo, O. (2007). Sandy beaches at the brink. *Diversity and Distributions*, 13(5), 556–560. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00363.x>

Schlacher, T. A., Noriega, R., Jones, A., & Dye, T. (2012). The effects of beach nourishment on benthic invertebrates in eastern Australia: Impacts and variable recovery. *Science of the Total Environment*, 435–436, 411–417. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.06.071>

Schlacher, T. A., Richardson, D., & McLean, I. (2008). Impacts of off-road vehicles (ORVs) on macrobenthic assemblages on sandy beaches. *Environmental Management*, 41(6), 878–892. <https://doi.org/10.1007/s00267-008-9071-0>

Schlacher, T. A., Schoeman, D. S., Dugan, J., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., & McLachlan, A. (2008). Sandy beach ecosystems: Key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. *Marine Ecology*,

29(SUPPL. 1), 70–90. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00204.x>

Schlacher, T. A., & Thompson, L. (2012). Beach recreation impacts benthic invertebrates on ocean-exposed sandy shores. *Biological Conservation*, *147*, 123–132. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.022>

SEFOTUR. (2021a). *Estimación de la derrama económica de los visitantes con pernocta al Estado de Yucatán* (Vol. 12). [http://www.sefotur.yucatan.gob.mx/files-content/general/derrama\\_economica/6abe90ca7978a344cdf09b52aa5200df.pdf](http://www.sefotur.yucatan.gob.mx/files-content/general/derrama_economica/6abe90ca7978a344cdf09b52aa5200df.pdf)

SEFOTUR. (2021b). *Informe estadístico región mundo maya ciudad del interior. 4° trimestre 2021*.

Shelton, C. R., & Robertson, P. B. (1981). Community Structure of intertidal macrofauna on two surf-exposed Texas sandy beaches. *Bulletin of Marine Science*, *31*(4), 833–842.

Short, A. D. (1996). The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Revista Chilena de Historia Natural*, *69*, 589–604.

Torres-Alfaro, G. M. (2010). *Ecología de la taxocenosis de peracáridos macrobentónicos en playas arenosas protegidas: análisis multiescala de los patrones ecológicos y consideraciones para el manejo sustentable*. 175. [http://www.oceandocs.org/bitstream/handle/1834/3646/torres\\_g.pdf?sequence=1](http://www.oceandocs.org/bitstream/handle/1834/3646/torres_g.pdf?sequence=1)

Tunnell, J. W., Andrews, J., Barrera, N. C., & Moretzsohn, F. (2010). Encyclopedia of Texas seashells: Identification, ecology, distribution, and history. In J. W. Tunnell (Ed.), *Encyclopedia of Texas Seashells: Identification, Ecology, Distribution, and History*. Texas A and M University Press. <https://doi.org/10.5860/choice.48-2428>

- Ugolini, A., Ungherese, G., Somigli, S., Galanti, G., Baroni, D., Borghini, F., Cipriani, N., Nebbiai, M., Passaponti, M., & Focardi, S. (2008). The amphipod *Talitrus saltator* as a bioindicator of human trampling on sandy beaches. *Marine Environmental Research*, 65(4), 349–357. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2007.12.002>
- Underwood, A. J. (1991). Beyond baci: Experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations. *Marine and Freshwater Research*, 42(5), 569–587. <https://doi.org/10.1071/MF9910569>
- Valle-Levinson, A., Mariño-Tapia, I., Enriquez, C., & Waterhouse, A. F. (2011). Tidal variability of salinity and velocity fields related to intense point-source submarine groundwater discharges into the Coastal Ocean. *Limnology and Oceanography*, 56(4), 1213–1224. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1213>
- van Tussenbroek, B. I., Hernández Arana, H. A., Rodríguez-Martínez, R. E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H. M., González-Godoy, C. E., Barba-Santos, M. G., Vega-Zepeda, A., & Collado-Vides, L. (2017). Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Marine Pollution Bulletin*, 122(1–2), 272–281. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.057>
- Veloso, V. G., Neves, G., Lozano, M., Perez-hurtado, A., Gago, C. G., Hortas, F., & Garcia Garcia, F. (2008). Responses of talitrid amphipods to a gradient of recreational pressure caused by beach urbanization. *Marine Ecology*, 29(SUPPL. 1), 126–133. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2008.00222.x>
- Walker, S. J., Schlacher, T. A., & Thompson, L. M. C. (2008). Habitat modification in a dynamic environment: The influence of a small artificial groyne on macrofaunal assemblages of a sandy beach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(1), 24–34. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.03.011>
- Witmer, A. D. (2011). Ecology of sandy beach intertidal macroinfauna along the upper Texas coast [Texas A&M University]. In *Texas A&M University*.

[http://cyber.usask.ca/login?url=https://search.proquest.com/docview/885864254?accountid=14739&bdid=6504&\\_bd=a0jkdnWYXAvMR0bE5oxr9GuQALw%3D](http://cyber.usask.ca/login?url=https://search.proquest.com/docview/885864254?accountid=14739&bdid=6504&_bd=a0jkdnWYXAvMR0bE5oxr9GuQALw%3D)

WoRMS Editorial Board. (2022). *World Register of Marine Species*.

<https://doi.org/10.14284/170>

## Anexos

### Listado taxonómico

Tabla VI. Listado taxonómico de la macrofauna bentónica de las playas arenosas del estado de Yucatán, México

| Filo            | Clase       | Orden          | Familia            | Género                     | Especie                   |                                    |                                |
|-----------------|-------------|----------------|--------------------|----------------------------|---------------------------|------------------------------------|--------------------------------|
| Annelida        | Clitellata  | Tubificida     | Naididae           | <i>Tubificoides</i>        | <i>Tubificoides diazi</i> |                                    |                                |
|                 |             | Enchytraeida   | Enchytraeidae      |                            | sp.                       |                                    |                                |
|                 | Polychaeta  |                |                    | Capitellidae               | <i>Capitella</i>          | <i>Capitella capitata</i>          |                                |
|                 |             |                |                    |                            |                           | <i>Capitella jonesi</i>            |                                |
|                 |             |                |                    | Opheliidae                 | <i>Polyophthalmus</i>     | <i>Polyophthalmus pictus</i>       |                                |
|                 |             | Spionida       |                    | Spionidae                  | <i>Scolelepis</i>         | <i>Scolelepis andradei</i>         |                                |
|                 |             |                |                    |                            |                           | <i>Scolelepis vossae</i>           |                                |
|                 |             | Phyllodocida   |                    | Iospilidae                 |                           | sp.                                |                                |
|                 |             |                |                    | Nereididae                 | <i>Perinereis</i>         | <i>Perinereis</i> sp.              |                                |
|                 |             |                |                    | Syllidae                   | <i>Exogone</i>            | <i>Exogone dispar</i>              |                                |
|                 |             |                |                    |                            | <i>Inermosyllis</i>       | <i>Inermosyllis curacaoensis</i>   |                                |
|                 |             |                |                    |                            |                           |                                    | sp.                            |
|                 |             | Sabellida      | Serpulidae         |                            | sp.                       |                                    |                                |
|                 |             | Terebellida    | Flabelligeridae    | <i>Piromis</i>             | <i>Piromis</i> sp.        |                                    |                                |
|                 |             | Sipuncula      |                    |                            | sp.                       |                                    |                                |
|                 | Arthropoda  | Malacostraca   | Amphipoda          | Aoridae                    | <i>Grandidierella</i>     | <i>Grandidierella bonnieroides</i> |                                |
|                 |             |                |                    |                            | Ischyroceridae            | <i>Cerapus</i>                     | <i>Cerapus benthophilus</i>    |
|                 |             |                |                    |                            | Microprotopidae           | <i>Microprotopus</i>               | <i>Microprotopus raneyi</i>    |
|                 |             |                | Isopoda            |                            | Talitridae                | <i>Mexorchestia</i>                | <i>Mexorchestia carpenteri</i> |
|                 |             |                |                    |                            | Ancinidae                 | <i>Ancinus</i>                     | <i>Ancinusde pressus</i>       |
| Cirolanidae     |             |                |                    |                            | <i>Excirolana</i>         | <i>Excirolana braziliensis</i>     |                                |
| Cirolanidae     |             |                |                    |                            | <i>Excirolana</i>         | <i>Excirolana mayana</i>           |                                |
| Idoteidae       |             |                |                    |                            | <i>Erichsonella</i>       | <i>Erichsonella floridana</i>      |                                |
| Munnidae        |             |                |                    |                            | <i>Uromunna</i>           | <i>Uromunna reynoldsi</i>          |                                |
| Sphaeromatidae  |             |                |                    |                            | <i>Exosphaeroma</i>       | <i>Exosphaeroma diminutum</i>      |                                |
|                 |             | Sphaeromatidae | <i>Paracerceis</i> | <i>Paracerceis caudata</i> |                           |                                    |                                |
|                 |             | Tylidae        | <i>Tylos</i>       | <i>Tylos marcuzzii</i>     |                           |                                    |                                |
|                 |             |                |                    |                            | sp.                       |                                    |                                |
| Decapoda        |             |                | Hippidae           | <i>Emerita</i>             | <i>Emerita talpoida</i>   |                                    |                                |
|                 |             |                | Penaeeidae         |                            | sp.                       |                                    |                                |
|                 |             |                | Xanthidae          |                            | sp.                       |                                    |                                |
|                 |             |                |                    |                            | sp.                       |                                    |                                |
| Merostomata     |             | Xiphosurida    | Limulidae          | <i>Limulus</i>             | <i>Limulus polyphemus</i> |                                    |                                |
| Hexanauplia     |             |                |                    |                            | sp.                       |                                    |                                |
| Ostracoda       |             |                |                    |                            | sp.                       |                                    |                                |
| Echinodermata   | Ophiuroidea | Amphilepidida  | Amphiuridae        |                            | sp.                       |                                    |                                |
|                 | Mollusca    | Gastropoda     | Caenogastropoda    | Batillariidae              | <i>Lampanella</i>         | <i>Lampanella minima</i>           |                                |
|                 |             |                |                    | Cerithiidae                | <i>Bittium</i>            | <i>Bittium varium</i>              |                                |
|                 |             |                |                    | Litiopidae                 | <i>Alaba</i>              | <i>Alaba incerta</i>               |                                |
| Littorinimorpha |             | Rissoidae      | <i>Alvania</i>     | <i>Alvania auberiana</i>   |                           |                                    |                                |
|                 |             | Caecidae       | <i>Caecum</i>      | <i>Caecum johnsoni</i>     |                           |                                    |                                |

|           |                |                     |                              |
|-----------|----------------|---------------------|------------------------------|
|           |                | <i>Meioceras</i>    | <i>Meioceras nitidum</i>     |
|           | Columbellidae  | <i>Astyrus</i>      | <i>Astyrus lunata</i>        |
| Trochida  | Phasianellidae | <i>Eulithidium</i>  | <i>Eulithidium adamsi</i>    |
| Trochida  | Phasianellidae | <i>Eulithidium</i>  | <i>Eulithidium affine</i>    |
|           | Oxynoidea      | <i>Oxynoe</i>       | <i>Oxynoe sp.</i>            |
| Bivalvia  | Lyonsiidae     | <i>Lyonsia</i>      | <i>Lyonsia hyalina</i>       |
| Cardiida  | Tellinidae     | <i>Ameritella</i>   | <i>Ameritella texana</i>     |
| Limida    | Limidae        | <i>Ctenoides</i>    | <i>Ctenoides scaber</i>      |
| Lucinida  | Lucinidae      | <i>Parvilucina</i>  | <i>Parvilucina crenella</i>  |
|           |                | <i>Stewartia</i>    | <i>Stewartia floridana</i>   |
| Mytilida  | Mytilidae      | <i>Brachidontes</i> | <i>Brachidontes exustus</i>  |
|           |                | <i>Modiolus</i>     | <i>Modiolus squamosus</i>    |
|           |                | <i>Musculus</i>     | <i>Musculus lateralis</i>    |
| Ostreida  | Margaritidae   | <i>Pinctada</i>     | <i>Pinctada imbricata</i>    |
| Pectinida | Anomiidae      | <i>Anomia</i>       | <i>Anomia simplex</i>        |
| Venerida  | Chamidae       | <i>Pseudochama</i>  | <i>Pseudochama cristella</i> |
|           | Veneridae      | <i>Transennella</i> | <i>Transennella gerrardi</i> |

## Sitios muestreados

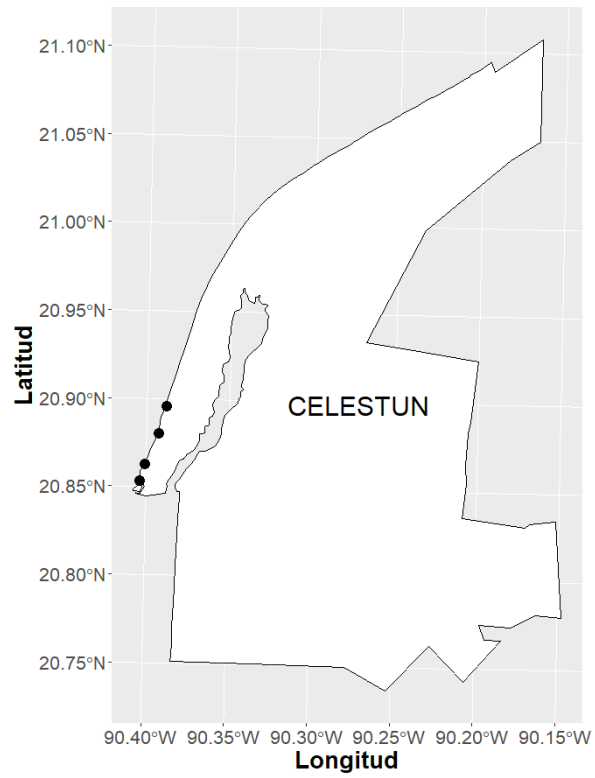


Fig. 18 Mapa de los sitios muestreados de la localidad "Celestún".

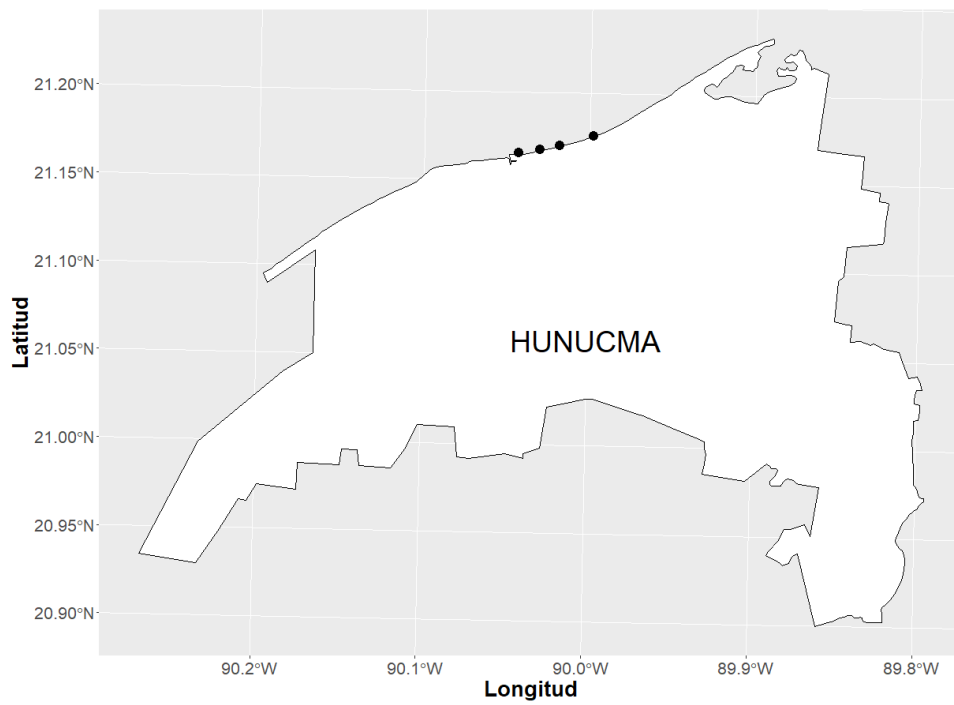
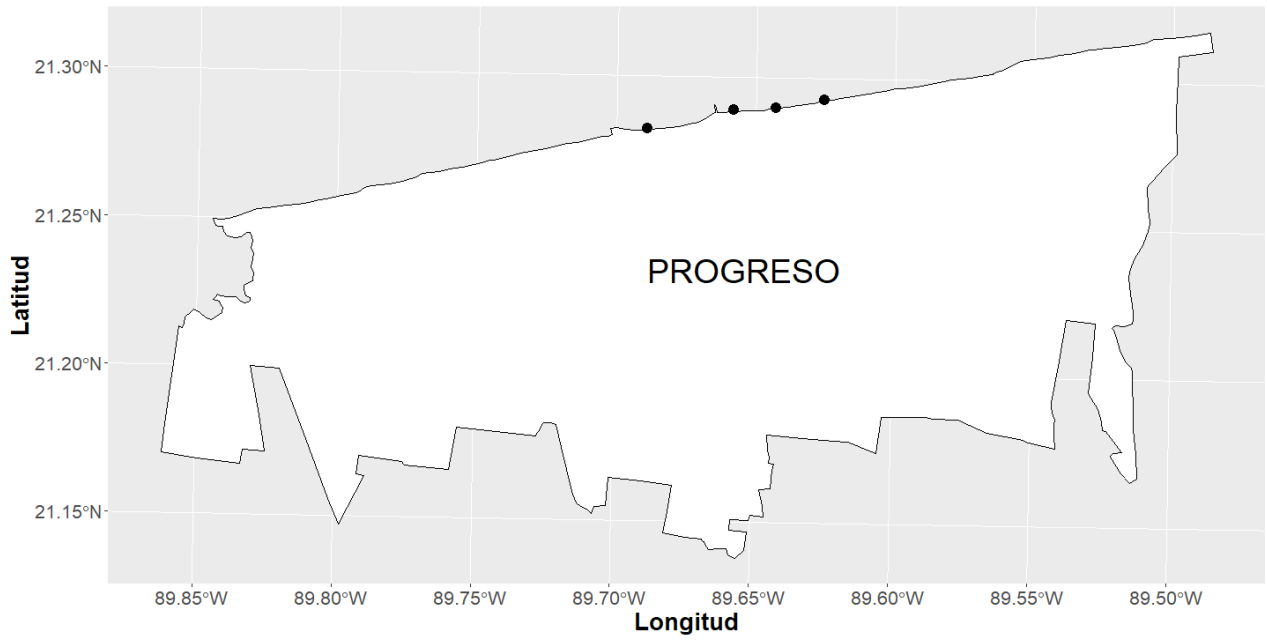
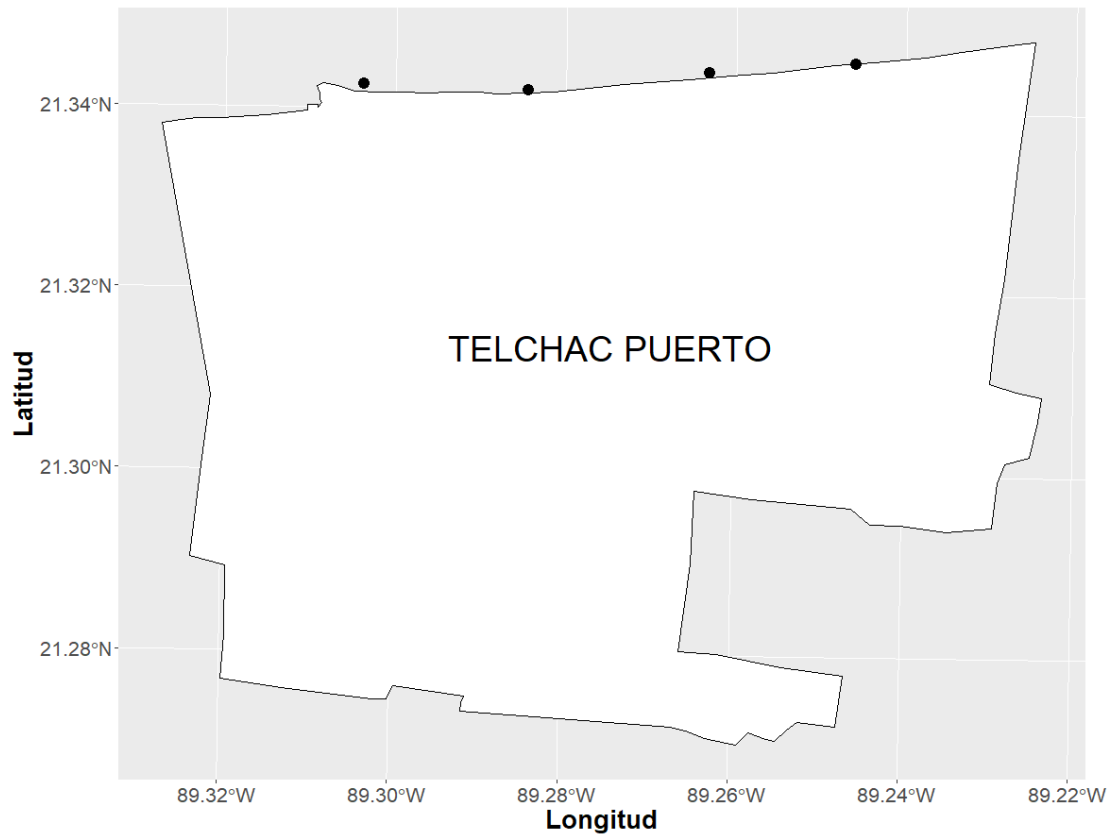


Fig. 19 Mapa de los sitios muestreados de la localidad "Sisal".



*Fig. 20 Mapa de los sitios muestreados de la localidad "Progreso".*



*Fig. 21 Mapa de los sitios muestreados de la localidad "Telchac".*



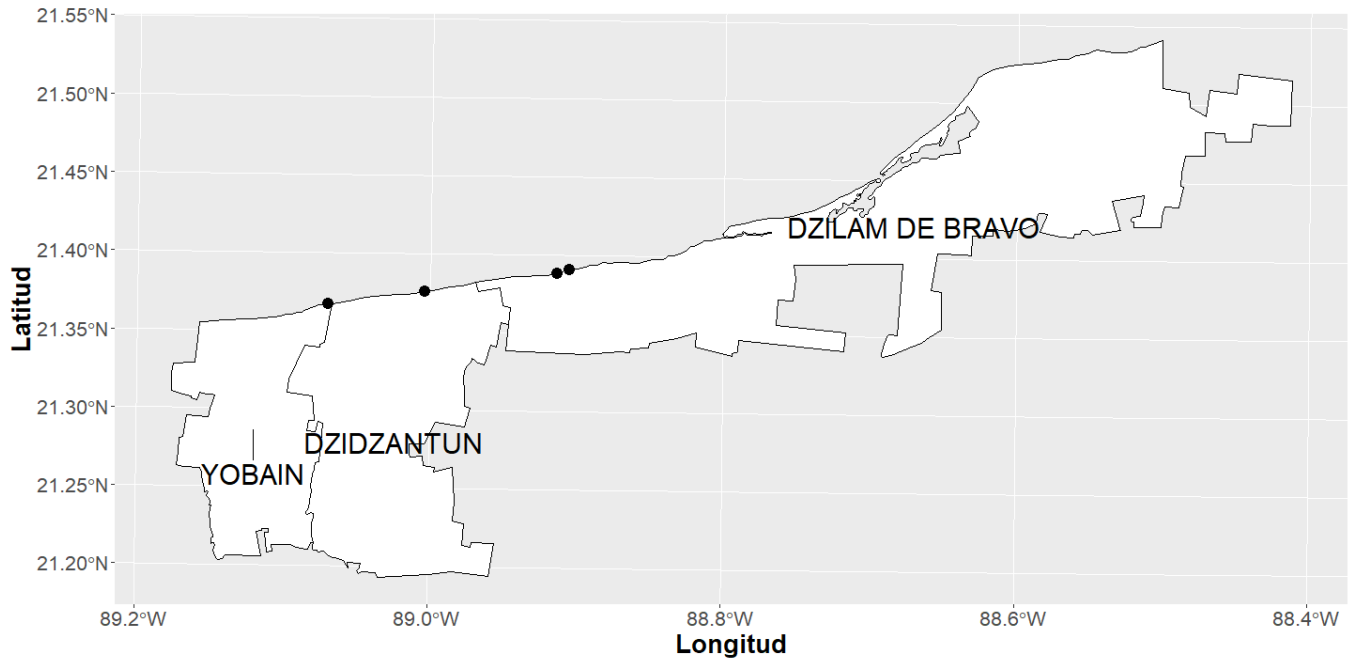


Fig. 22 Mapa de los sitios muestreados de la localidad "Dzilam".

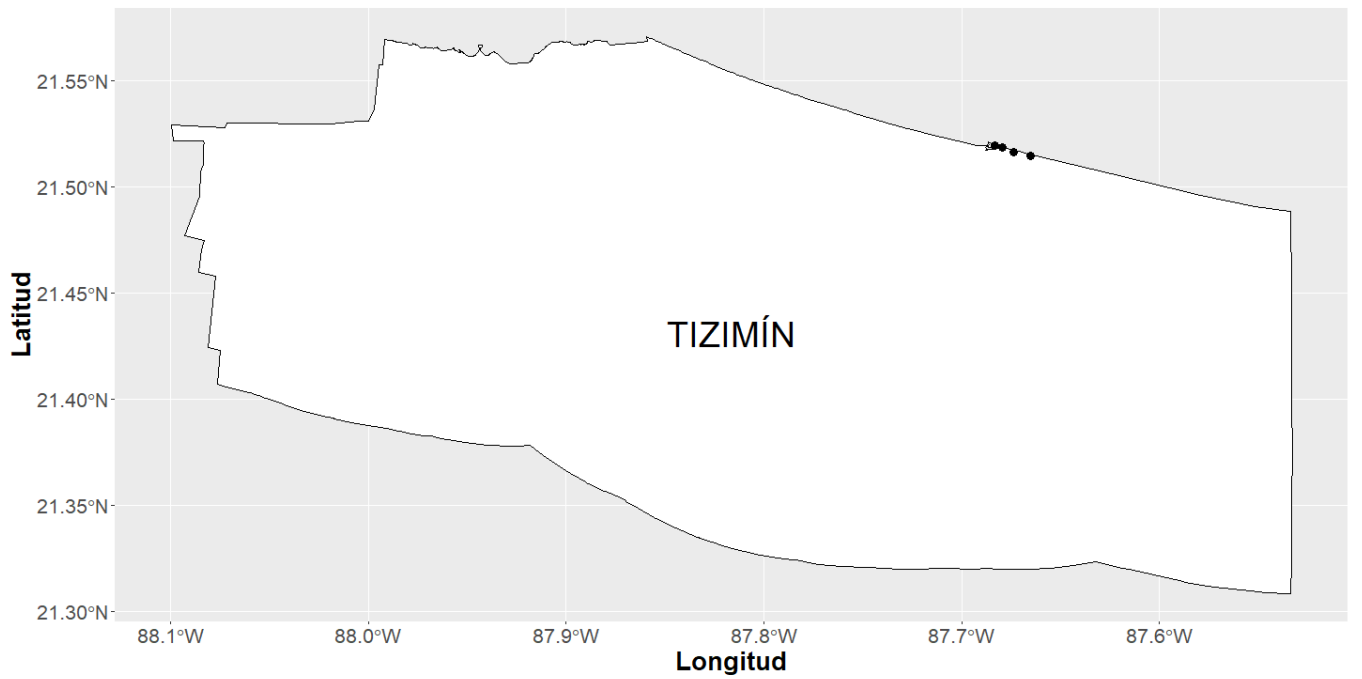


Fig. 23 Mapa de los sitios muestreados de la localidad "El Cuyo".