



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"MOLUSCOS ARRECIFALES DE ANTÓN LIZARDO, VERACRUZ.  
UN ENFOQUE BIOGEOGRÁFICO".

TESIS  
PROFESIONAL

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Que presenta para obtener el Título de:  
BIÓLOGO  
FRANCISCO JAVIER PIZAÑA ALONSO

Ciudad Universitaria, México D. F., junio de 1990.

168  
2. ej



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 está 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.

## CONTENIDO

I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	4
III. ÁREA DE ESTUDIO	9
IV. MATERIAL Y MÉTODOS	11
4.1. de campo	11
4.2. de gabinete	12
4.2.1. manejo de datos	12
4.2.2. determinación del área de cada arrecife	14
4.2.3. distribución de los moluscos en el área de estudio	14
4.2.4. relación especies-área	14
4.2.5. relación diversidad-distancia a la costa	15
V. RESULTADOS	16
5.1. composición específica y diversidad por arrecife	16
5.1.1. composición específica	16
5.1.2. diversidad	18
5.2. relación especies-área	19
5.3. diversidad-distancia a la costa	22
VI. DISCUSIÓN	24
6.1. composición específica y diversidad	24
6.2. relación especies-área	26
6.3. relación diversidad-distancia a la costa	28
VII. DISCUSIÓN GENERAL	31
VIII. CONCLUSIONES	33
IX. BIBLIOGRAFIA	34

## I. INTRODUCCIÓN

Una comunidad es un conjunto de poblaciones de especies que coexisten en espacio y tiempo. Estas agrupaciones tienen propiedades (llamadas emergentes) que son resultado de las propiedades de los individuos más sus interacciones. Conociendo estas interacciones se puede tratar de explicar la estructura de la comunidad (Begon, *et al.* 1986).

Estas propiedades emergentes proporcionan ciertos patrones que caracterizan a cada comunidad; ejemplos de estas propiedades pueden ser la diversidad, forma de crecimiento, dominancia relativa, abundancia relativa, estructura trófica, etc. (Begon, *et al.* 1986; Menge, 1976).

El principal interés de los ecólogos de comunidades es el de conocer la manera por la cual las comunidades están distribuidas en la naturaleza y cómo es que éstas son afectadas por las interacciones entre sus especies y por las fuerzas físicas del ambiente que habitan (Hughes, 1986).

Un arrecife coralino constituye probablemente la comunidad más compleja del ambiente marino. Es una asociación de cientos de especies que ocupan diversos nichos ecológicos (Loya, 1972; Huston, 1985; Jackson y Hughes, 1985).

Los arrecifes de coral han sido estudiados desde dos puntos de vista principalmente: como ambientes marinos de depósito y como comunidades ecológicas (Lara, 1989). Estas estructuras se distinguen por ciertas características (Goreau, 1979):

- están limitadas a los litorales marinos someros donde la temperatura no es menor en promedio a los 28 grados centígrados.
- los organismos bentónicos dominantes son sésiles en su mayoría y contienen esqueletos de carbonato de calcio.
- estos organismos depositan material calcáreo en dos formas diferentes: un armazón rígido formado por un entrelazado de esqueletos enterrados, y sedimentos finos (bioclastos) que son depositados dentro del armazón rellenando huecos en las partes someras y planas o en las pendientes de la estructura arrecifal.
- la calcificación y fotosíntesis están estrechamente relacionadas ecológica y fisiológicamente.
- los procesos biológicos de calcificación (acreción) se dan mejor en la zona eufótica donde además las fuerzas de erosión son mayores.

Los esqueletos calcáreos de los escleractinios constituyen el sustrato donde viven, se protegen y alimentan organismos como peces, moluscos, crustáceos y equinodermos entre otros (Loya, 1972). Esto confiere a los arrecifes una enorme importancia turística, comercial y en ciencia para estudiar problemas teóricos en ecología (Jackson y Hughes, 1985) por lo que existe mucho interés en tratar de comprender la estructura de estas comunidades.

En México, los estudios acerca de los arrecifes de coral son escasos y desconocidos a nivel internacional por lo que muy poco se conoce acerca de ellos y sus recursos. En su mayoría las estructuras arrecifales del país son explotadas tanto por el turismo como por la pesca de producción y subsistencia, y también por la exploración y explotación petrolera en las áreas aledañas a dichas estructuras. Por esta razón constituyen un recurso natural apreciable para el país desde el punto de vista económico y de investigación (Lara, 1989).

En el Caribe mexicano E. Jordan (1978) es uno de los pioneros en el estudio de las estructuras arrecifales de la zona. Describe la estructura general y biota coralina del sistema arrecifal que se encuentra al noreste de la península de Yucatán. Encuentra tres tipos de desarrollo arrecifal: de barrera, bordeantes y crecimientos dentro de caletas. Además reporta que la zonación de las especies más importantes de escleractinios es diferente a la de otras áreas del Caribe. Realiza también estudios sobre las comunidades de gorgonáceos de esta zona.

Uno de los primeros trabajos formales en los arrecifes de Veracruz es el de Lara (1989). Describe la estructura comunitaria de los escleractinios del arrecife la Anegada de Afuera en términos de composición específica, zonación y patrones de diversidad.

En 1990 el mismo autor describe la zonación y composición específica de escleractinios para todo el sistema arrecifal veracruzano.

La Facultad de Ciencias de la UNAM ha realizado varios estudios en los arrecifes de Veracruz gracias a los cuales se cuenta con información sobre la distribución y abundancia de moluscos, esponjas, corales y equinodermos. Esta información constituye la materia prima para realizar estudios más profundos que permitan conocer mejor la organización de estas comunidades.

Un enfoque que se puede dar a esta información es el biogeográfico. La biogeografía es la ciencia que estudia y trata de explicar la distribución de los organismos en la superficie de la Tierra (Begon, *et al.* 1986). En biogeografía, una isla es la primer unidad que podemos tomar para tratar de comprender en base a ella, la mayor complejidad ecológica presente en continentes y océanos (Mac Arthur y Wilson, 1967). Hoy día, una isla no es solo una porción de tierra rodeada por agua, sino que el término se aplica a los fragmentos resultantes de un continuo de habitat natural que ha sido perturbado de alguna manera como bosques, cuevas, charcos, montañas, etc. (Begon, *et al.* 1986). En este sentido un arrecife coralino es considerado como una isla también.

Por su gran número, variación en forma y tamaño, grado de aislamiento y ecología, las islas proveen de un excelente material para hacer estudios ecológicos y evolutivos. Esto determinó que a mediados de los sesentas se desarrollara rápidamente la teoría de la biogeografía de islas a partir de el trabajo de Preston (1962), Williams (1964), y Mac Arthur y Wilson (1967) quienes trataron de explicar la correlación positiva entre el número de especies y área de una isla.

La relación especies-área es uno de los patrones más antiguos y generales dentro de la biogeografía. Watson (1835) lo describió por vez primera y posteriormente fué analizado por Arrhenius (1921) y Gleason (1922) (citados en Boecklen, 1986)

El número de especies en cierta área puede describirse mediante la función :

$$S = cA^z$$

Donde S= número de especies

A= Área

c y z son constantes estimadas a través de la regresión lineal de la ecuación:

$$\log S = \log c + z \log A$$

Donde c representa la ordenada al origen y z la pendiente de la recta (Boecklen, 1986).

Tres mecanismos han sido propuestos para explicar esta relación: la hipótesis de la diversidad de habitats o heterogeneidad ambiental (Williams, 1964); la hipótesis del equilibrio dinámico (Preston, 1962; Mac Arthur y Wilson 1967) y la hipótesis del muestreo pasivo (Connor y McCoy, 1979) (Boecklen, 1986).

El presente trabajo forma parte del proyecto general de investigación "Arrecifes coralinos de Veracruz" y tiene por objetivos:

- Describir la diversidad y distribución de los moluscos en los arrecifes de Antón Lizardo.
- Determinar si existe relación entre el número de especies de moluscos y el área de los arrecifes muestreados.
- Determinar cuál de las dos principales hipótesis (heterogeneidad ambiental o área *per se*) explica mejor la riqueza específica de moluscos en la zona de estudio.
- Analizar el efecto de costa en la diversidad de los organismos en estudio, es decir, determinar si existe alguna relación entre la distancia de cada estructura a la costa y la diversidad comunitaria de los moluscos arrecifales.

El desarrollo de trabajos como éste, en el que características comunitarias tales como distribución, diversidad y abundancia sean analizadas, constituye junto con el conocimiento de la historia natural de los organismos, la base para lograr la correcta elaboración de medidas conservativas no solo de los arrecifes coralinos, sino también de todas aquellas áreas del país donde la actividad del hombre pone en peligro la estabilidad de las comunidades naturales.

## II. ANTECEDENTES

### *Comunidades*

Trabajar a nivel comunidad genera una gran cantidad de datos cuyo manejo puede ser complejo. De entrada, se buscan patrones en la composición (especies presentes) y estructura (patrones de distribución y abundancia, diversidad y relaciones tróficas entre otros) de las comunidades (Hughes, 1986). Reconocer estos patrones permite proponer hipótesis acerca de las causas que los provocan, mismas que pueden ser puestas a prueba con estudios descriptivos y modelos matemáticos, además de estudios experimentales comparativos como los de Abele (1976), Simberloff (1976), Rey (1977), Abele y Walters (1979).

Aunque los primeros intentos por explicar la estructura de las comunidades se basaron en estudios sobre factores físicos y químicos, poco a poco las interacciones biológicas como competencia y depredación empezaron a ser consideradas como fundamentales en la organización comunitaria (Thiery, 1982).

El problema de las hipótesis que explican la diversidad comunitaria en función de predictibilidad, estabilidad y heterogeneidad ambiental o bien en cuanto a intensidad de competencia o depredación es que éstos parámetros son muy difíciles de definir, medir y comparar objetivamente (Huston, 1979). Trabajos cuyas hipótesis son de éste tipo son el de Menge (1976) quien analizó el papel que juegan la depredación, competencia y heterogeneidad ambiental en la organización de la comunidad de la zona intermareal rocosa en Nueva Inglaterra. Abele y Walters (1979) explicaron la diversidad de organismos bentónicos (moluscos y poliquetos) en función de la heterogeneidad ambiental y el tipo de muestreo. Kenneth y Wetstone (1977) analizaron la relación entre la riqueza específica y la complejidad ambiental en pastos marinos.

### *Arrecifes Coralinos de Veracruz*

A pesar de que numerosos estudios se han realizado en la región arrecifal de Veracruz, éstos han carecido de continuidad y difusión por lo que poco se conoce sobre ésta (Lara, 1989).

Sin embargo, el proyecto de investigación "Arrecifes Coralinos de Veracruz, México" desarrollado en la Facultad de Ciencias de la UNAM es uno de los primeros que pretende formalizar el estudio de éstas estructuras. De éste proyecto se desprenden trabajos como el de Lara (1989) quien discute la estructura comunitaria de los escleractinios de la Anegada de Afuera en términos de composición específica, zonación y patrones de diversidad, relacionándolos con las diferentes características de profundidad, topografía, intensidad luminosa y las posibles relaciones con otras especies.

En 1990 Lara describe la zonación de los arrecifes del sistema Veracruzano en función de la cual se planeó el muestreo del presente trabajo.

### Zonación de los arrecifes

Con base en las características geológicas y biológicas dominantes observadas durante las prospecciones y el análisis fotográfico (aéreo y submarino), Lara (1990) determina la siguiente zonación :

- Comunidad arrecifal de sotavento o pendiente protegida, se caracteriza por un constante aporte de sedimentos, baja energía del oleaje, turbidez del agua y profundidades de 3 a 24 metros. Se divide en 2 subzonas: platos de hexacorales y cementerio de *Acropora cervicornis*. Algunas estructuras muestran en ésta zona el desarrollo de parches de gorgonáceos (corales blandos).
- Laguna arrecifal, que corresponde a la zona somera y plana del arrecife y que se caracteriza por una alta tasa de sedimentación, reducido movimiento de la masa de agua y por profundidades que oscilan entre 0.5 y 2 metros. Sus subzonas son la transición sotavento y los parches de arena, roca y *Thalassia testudinum*.
- Cresta arrecifal, que presenta la máxima intensidad del oleaje, la sedimentación es baja y abunda el sustrato duro, la pedacería gruesa y tapetes algales y de zooánthidos. Es la zona más somera del arrecife (0 a 3 metros de profundidad máxima). Se subdivide en arrecife posterior , rompiente arrecifal y transición barlovento.
- Arrecife frontal o barlovento. Es la pendiente expuesta a el oleaje y se caracteriza por un sistema de macizos y canales (aflorescimientos y cañones que se forman como producto del crecimiento de organismos hermatípicos). La energía del oleaje disminuye con la profundidad, la sedimentación es baja y se dá sobre los canales. Sus subzonas son el arrecife frontal interior y el arrecife frontal exterior. Alcanza una profundidad de 30 a 40 metros.

Otros trabajos también surgidos de éste proyecto son el de Padilla (1989) que analiza la estructura comunitaria de los escleractinios en el arrecife " El Cabezo". Encuentra un patrón de diversidad similar al descrito para otros arrecifes del mundo, es decir, bajo en las zonas someras y que se va incrementando conforme se gana profundidad hasta un máximo (que para éste arrecife se encuentra entre los 12 y 15 metros) y disminuye hasta la base del arrecife. Jácome (1989) describe los patrones de distribución y diversidad de moluscos en el arrecife Anegada de Afuera. Señala que la distribución está influenciada por el sustrato, la pendiente y la profundidad. Además reporta que la riqueza de especies es mayor en las zonas someras y planas del arrecife que en las profundas y con pendiente.

### Moluscos arrecifales

Con respecto a la comunidad de moluscos arrecifales, un patrón observado en la mayoría de las estructuras de el área de estudio es una menor riqueza específica y densidad en las pendientes expuestas (barlovento). En cuanto a la diversidad, ésta es menor en las zonas profundas (sin distinción entre expuestas y protegidas) que en las zonas someras; sin embargo la dominancia de especies suele darse en zonas protegidas más que en las expuestas. Este patrón se explica en función de diversos factores bióticos y abióticos siendo la luz uno de los más importantes dentro de los últimos (Reporte Biología de campo, 1988).



La mayor densidad y riqueza específica se da en las zonas someras o planas del arrecife. Esta zona está formada por parches de arena *Thalassia* y roca. La intensidad luminosa no es un factor limitante para el crecimiento de algas y fanerógamas que dominan a otros organismos coloniales como corales y esponjas incrustantes en la competencia por el sustrato (Reporte Biología de campo, 1988).

En estas zonas la diversidad puede decrecer dada la dominancia de especies como *Cerithium literatum* y *Astraea tecta americana*.

En las zonas someras y rocosas como la rompiente se dan condiciones poco favorables a la gran mayoría de moluscos, a excepción de *Siphonaria pectinata* que es capaz de horadar la roca y coral muerto y competir con equinoideos muy hábiles en explotar este tipo de sustrato (Reporte Biología de campo, 1988).

La literatura referente a las comunidades de moluscos arrecifales es escasa. Existen estudios cuyos resultados son similares a los encontrados en el presente trabajo, al de Jácome (1989) y al de la Biología de campo (1988).

Coleman y Cuff en 1980 estudiaron la abundancia, distribución y diversidad de los moluscos bentónicos de Western Port, Victoria, Australia. Aunque los autores manejan un muestreo aleatorio estratificado, sus muestras son tomadas por medio de dragas Smith-Melntyre por lo que tal vez las especies epifaunicas fueron subestimadas además de las limitaciones que implica el tratar de hacer ecología en base al uso de dragas.

Bernard Salvat (1971) realizó un estudio similar en arrecifes de islas en Polinesia y determinó el patrón de distribución de los moluscos en esa localidad. Encontró que éstos organismos se concentran hacia las zonas someras de el arrecife más que hacia las profundas.

### *Biogeografía de Islas*

La relación especies-área ha sido ampliamente estudiada y las principales hipótesis que intentan explicar el fenómeno son las siguientes:

**Hipótesis del equilibrio dinámico:** considera que la relación se debe al efecto *per se* del área de la isla. Sostiene que el número de especies está determinado por un balance entre inmigración y extinción regulado por el área y aislamiento de la isla. Asume que la tasa de extinción está correlacionada negativamente con el tamaño poblacional que a su vez está relacionado positivamente con el área. Así, cuando áreas cada vez más pequeñas son muestreadas, más y más especies raras estarán ausentes. Además señala que a mayor área el número de especies presentes es mayor (Boecklen, 1986).

**Hipótesis del muestreo pasivo:** asume que el número de especies en una isla es resultado de la intensidad del muestreo más que de un equilibrio entre extinciones e inmigraciones. Conforme se reduce el área muestreada, se reduce también el número de individuos y especies muestreadas (Boecklen, 1986).

**Hipótesis de la heterogeneidad ambiental:** Williams (1964) sugiere que la relación especies-área se debe a una relación entre el área y la diversidad de habitats. Si aumenta el área; el número de habitats, cada uno asociado a cierto número de especies, se incrementa también. El incremento en el número de especies no es lineal, la heterogeneidad ambiental incrementa la tasa de acumulación de especies (Johnson y Simberloff, 1974; Boecklen, 1986).

Los trabajos implementados en este sentido han sido realizados principalmente con organismos terrestres como plantas (Johnson y Simberloff, 1974; Quinn, 1987; Dunn y Loehle, 1988); moluscos terrestres (Heller, 1976); artrópodos semiterrestres (Simberloff, 1976); aves (Abbot, 1974; Boecklen, 1986); reptiles (Gardner, 1986; Wilcox, 1978); hormigas (Boomsma, *et. al.* 1987) etc.

Muy pocos trabajos abordan el problema considerando organismos acuáticos. Abele y Patton (1976) estudiaron la relación entre el tamaño de cabezos de coral y el número de especies de crustáceos asociadas a éstos. Kohn en 1967 estudió la diversidad del género *Conus* en función de la complejidad de habitats. Kenneth y Weistone en 1977 enfocaron el problema de la riqueza específica en los parches de pastos marinos.

Muchos autores consideran que la relación positiva entre especies y área de una isla apoya la veracidad de la teoría de Mac Arthur y Wilson (1967); mientras que otros se manifiestan en favor de las ideas de Williams (1964) sobre la heterogeneidad ambiental. Gilbert (1980), Dunn y Loehle (1988) y Connor y McCoy (1979) hacen un análisis muy interesante sobre estos trabajos donde critican las predicciones y supuestos de la teoría de el equilibrio.

Para Gilbert (1980) las conclusiones contrastantes de muchos trabajos sugieren que el área y la distancia no tienen efectos absolutos como señala la hipótesis de Mac Arthur y Wilson (1967) y que todas aquellas interpretaciones a la relación especies-área en función de ésta no son muy confiables sobre todo en cuanto a su aplicabilidad. Ejemplos de este tipo de trabajos son los realizados por Brown y Kodric Brown (1977); Culver (1973); Diamond (1976); Strong (1974); Rey (1977) entre otros (Gilbert, 1980).

Por otro lado, cada vez son más los trabajos en los que no se considera que el área *per se* sea determinante en el número de especies. Ejemplos de éstos son el de Gardner (1986) quien no encontró ningún efecto del área en el número de especies de iguanas en las islas Seychelles. Dunn y Loehle (1988) concuerdan con Gardner y agregan que deben considerarse muchos problemas de muestreo y estadística al tratar de explicar la relación especies-área.

Para Quinn (1987), Boecklen (1986) y Johnson y Simberloff (1974) la heterogeneidad ambiental es un parámetro que explica mejor dicha relación. Los últimos reportan por vez primera una variable independiente (tipos de suelo) que predice mejor que área el número de especies de plantas vasculares presentes en las islas Británicas.

Además estos autores son los primeros en proponer al análisis multivariado como una herramienta para estudiar esta relación.

Un trabajo que llama la atención es el de Boomsma *et. al.* (1987) quien reporta que tanto la teoría del equilibrio como la de la heterogeneidad ambiental permiten predecir de modo muy similar el número de especies de hormigas en las islas Frisian, Alemania.

Dentro de los trabajos realizados con organismos marinos, el de Kohn (1967), Abele y Patton (1976) y Kenneth y Wetstone (1977) concuerdan en que una mayor heterogeneidad ambiental promueve la mayor diversidad y riqueza específica de los organismos bentónicos.

Kohn (1967) se refiere a la heterogeneidad ambiental como la complejidad del sustrato mientras que Kenneth y Wetstone (1977) determinan esta variable en base a la gran cantidad de ambientes crípticos que los pastos marinos brindan a sus residentes.

Abele y Patton (1976) reportan que la relación entre el número de especies y el tamaño del cabezo de coral (medido como área) que éstas ocupan no es uniforme. En muchos casos es positiva, en otros inversa y en algunos no existe tal relación.

#### *Hipótesis a probar*

Una distinción importante entre la hipótesis del muestreo pasivo y las de el equilibrio y heterogeneidad ambiental es que la primera considera que la correlación entre especies y área es un artefacto del muestreo más que el resultado de procesos biológicos como la diversificación debida a la especialización en el uso de cierto habitat, o el balance entre inmigración y extinción de especies. La idea de que la relación especies-área es solamente un fenómeno del muestreo puede ser considerado como una hipótesis nula mientras que las del equilibrio y de la heterogeneidad ambiental pueden ser tomadas como las alternativas (Connor y McCoy, 1979).

Para explicar la relación entre el número de especies de moluscos y el área de cada arrecife, en este trabajo la hipótesis nula es que no existe relación entre la riqueza específica y el área o heterogeneidad ambiental de cada arrecife. Las hipótesis alternativas en este sentido, es que el número de especies de moluscos en cada arrecife tiene cierta relación con el área o heterogeneidad ambiental (considerada como el número de especies de corales escleractinios o número de subzonas someras de cada estructura). En cuanto al análisis del patrón de diversidad de los organismos en estudio, se considera como hipótesis nula que no existe relación alguna entre la diversidad de cada arrecife y su distancia a la costa. Por el contrario, la hipótesis alternativa es que éste patrón está determinado por perturbaciones que dependen en cierto modo, de la distancia de cada arrecife al continente.

### III. ÁREA DE ESTUDIO

Los arrecifes coralinos del país junto con los de Belice pertenecen a la sección noroeste de la región zoogeográfica del Caribe. Los del Golfo de México existen desde hace aproximadamente 8000 años (Milliman, 1973 citado en Lara, 1989).

El sistema arrecifal del Puerto de Veracruz se divide en dos secciones: la de los arrecifes del Puerto y los de Antón Lizardo, separadas por la desembocadura del río Jamapa en Boca del Río. En total el sistema se compone de 20 estructuras principales de las cuales 10 se desarrollan en Antón Lizardo, en donde además se encuentran las de dimensiones mayores (ejes mayor y menor) (Lara, 1989).

Según las clasificaciones de varios autores como Goreau (1959), Stoddart (1969) y Milliman (1973) los arrecifes de este sistema son considerados como bordeantes (fringing reefs). Lara (1989) con base en su trabajo propone denominarlos como arrecifes de plataforma ya que presentan una pendiente protegida (Sotavento) y no se desarrollan más allá de los 40 metros de profundidad.

La sección de Antón Lizardo, donde se desarrolló éste trabajo, se ha dividido en 3 grupos de arrecifes. El primero reúne a los más aljados de la costa como son Anegada de Afuera, Anegadilla, Santiaguillo y la punta NW y centro de el Cabezo. La principal característica de éstos es el desarrollo continuo de las pendientes expuesta y protegida, pudiendo desarrollarse hasta los 40 metros la primera y hasta los 27 metros la segunda (Lara, 1989).

El segundo grupo se compone de los arrecifes Isla de Enmedio, el Rizo y la punta SE de el Cabezo. Estos se caracterizan por presentar la pendiente protegida con una inclinación muy suave y extensa donde se encuentran numerosos bancos de arena entre los crecimientos coralinos que se dan en forma discontinua. Por el otro lado, en la pendiente expuesta es común encontrar una red calcárea formada por los restos de *Acropora cervicornis* (Lara, 1989).

El tercer grupo lo forman la Blanca, el Bajo, el Polo y Chopas. Se caracterizan en primer instancia por la gran cantidad de sedimentos que se acumulan sobre todo hacia la parte protegida (sotavento), que son transportados desde la parte expuesta (barlovento) y también por las descargas de los ríos cercanos a la sección. Además, se distinguen por el pobre desarrollo de esta pendiente (protegida) donde se encuentran muy pocos crecimientos coralinos y en general una gran cantidad de esponjas (Lara, 1989).

En el mapa adjunto se puede apreciar la distribución de las estructuras en la sección (tomado de Lara, 1989).

El tipo de clima según Köppen modificado por García es AW2"(w)(i'). Cálido con temperatura media anual de 25.2 grados centígrados, es el subhúmedo de mayor humedad; con canícula, un porcentaje bajo de precipitación invernal y escasa oscilación de las temperaturas medias mensuales (6.3 grados centígrados), el mes más caliente es junio con 27.7 grados centígrados de promedio (Lara, 1989).

La mayor parte de la precipitación depende de los vientos Alisios provenientes de la zona Ecuatorial y de los ciclones tropicales, por lo que se concentran en verano y otoño, sin embargo ocurren también lluvias en invierno que están relacionadas con los vientos Nortes provenientes de la región Boreal (Lara, 1989).

Estos mismos patrones de vientos provocan corrientes dominantes del Sureste durante los meses de abril-mayo a septiembre-octubre y fuertes pero esporádicas corrientes del Norte durante los meses de noviembre a abril, asociadas a los llamados "nortes".

Son varios los ríos que desembocan en la Bahía de Veracruz. Al Norte la descarga más importante es la del río La Antigua, hacia el centro en Boca del Río el río Jamapa y hacia el Sur y quizás la de mayor efecto es la del río Papaloapan en la boca de la Laguna de Alvarado (Lara, 1989).



## IV MATERIAL Y MÉTODOS

### 4.1 DE CAMPO

Los datos se obtuvieron durante 4 campañas de trabajo de la Biología de campo " Arrecifes Coralinos de Veracruz, México" de la Facultad de Ciencias de la UNAM. En julio de 1987 se trabajó en el arrecife Anegada de Afuera, en febrero de 1988 en Santiaguillo, Anegadilla y una porción de El Cabezo en julio del mismo año se terminó el muestreo de El Cabezo y se continuó con El Rizo, Isla de Enmedio, y finalmente en marzo de 1989 las estructuras muestreadas fueron Chopas, La Blanca, El Polo y El Bajo.

En las dos últimas ocasiones se contó con el apoyo de la Armada de México, institución que facilitó un buque guardacostas tipo halcón para transportar al personal y equipo al área de estudio, además se contó con 4 lanchas que permitían el acceso del personal a la zona de trabajo.

Se realizó un muestreo aleatorio estratificado de acuerdo a Loya (1972, 1978), en función de la zonación propuesta por Lara (1990). Esta técnica permite dividir al arrecife en estratos que son menos variables entre sí que el conjunto total, de esta manera el error de muestreo surge únicamente de las variaciones entre las unidades de muestreo que pertenecen al mismo estrato, aumentando la precisión en relación al muestreo aleatorio simple (Snedecor y Cochran, 1971, citado en Lara, 1989).

Para comprobar que tan efectiva es la estratificación, se recurre al análisis de varianza para determinar la variación global dentro de los estratos y obtener el error estándar de la estratificación, de modo que se pueda comparar con el error estándar del muestreo si éste hubiera sido simplemente aleatorio (Proaño y Jácome, 1989).

El tamaño de muestra se determinó tomando el número de unidades de muestreo proporcional a la desviación estándar de las unidades de muestreo en determinado estrato. Este método da el error estándar más pequeño para cada estrato y en función de éstos se tomará una muestra mayor en aquellos estratos más grandes o variables (Lara, 1989).

Para aplicar esta técnica, se necesita estimar la desviación estándar relativa a cada estrato. Estas estimaciones se obtienen de un muestreo piloto o utilizando algunos supuestos estadísticos y considerar que la población se distribuye normalmente, entonces la desviación estándar es aproximadamente igual a 1/6 del rango (Daniel, 1982). Así se puede saber que estratos son los más variables y en los que la muestra debe ser mayor (Lara, 1989).

La toma de datos se efectuó con cuadrantes de un metro cuadrado subdivididos en unidades de 25 por 25 cm., estos cuadrantes se colocaban sobre un transecto de 20 metros que a su vez se orientaba perpendicularmente a el eje mayor del arrecife, en cada transecto se registraban 5 cuadrantes, uno cada 5 metros.

De cada cuadrante se obtenía la siguiente información: especies presentes; número de individuos por especie; condiciones del individuo (vivo o muerto, sésil o libre); magnitud promedio de los individuos; sustrato y comunidad bentónica que dominaba en la zona muestreada (erizos, esponjas, corales, *Thalassia*, etc.). Otros datos considerados fueron: arrecife, zona y subzona a la que pertenecía cada muestra. Esta información se registraba en una tabla de acrílico y posteriormente se vaciaba en hojas de trabajo de campo.

En las zonas someras la toma de datos se realizó mediante buceo libre, y en las zonas profundas con equipo SCUBA.

La determinación de las especies reportadas se basó en la colección previamente formada por anteriores cursos de biología de campo y con ayuda de claves de campo como la de Abbot (1974).

## 4.2 DE GABINETE

### 4.2.1 Manejo de datos

#### Diversidad y Riqueza Específica.

Los datos se procesaron con ayuda de el paquete DBASE III plus, posteriormente este banco de datos fué analizado con el programa Índices (Proañó y Jácome, 1989) que proporcionó los valores de diversidad para cada arrecife.

La diversidad es un parámetro comunitario que permite formar una idea sobre la distribución y abundancia relativa de los organismos. El índice más sencillo es el simple conteo de especies (riqueza específica). Sin embargo una medida más compleja y que da más información sobre la estructura comunitaria toma en cuenta el número de individuos por especie y su equitabilidad (medida de cómo están repartidos los individuos en las especies, o sea su uniformidad relativa; Begon, *et al.* 1986).

Simpson (1949) propone un índice que toma en cuenta los patrones de abundancia relativa y riqueza específica de la comunidad. Este índice calcula la proporción de individuos con la que cada especie contribuye a el total de la muestra.

Su formula es la siguiente:

$$D^2 = \frac{1}{S \sum_{i=1}^S p_i^2}$$

Donde S es la riqueza específica de la comunidad.

$p_i^2$  = proporción del total de individuos de la *i*-ésima especie.



El valor de este índice depende de el número de especies presentes en la comunidad y su equitabilidad. Es posible que una comunidad sea rica en especies pero con baja equitabilidad y por lo tanto su índice será más bajo que el de aquella comunidad con menos especies pero mayor equitabilidad (Begon, *et al.* 1986).

La equitabilidad también puede expresarse en función del índice de Simpson y no es más que la comparación entre la diversidad observada y la diversidad máxima (donde todos los individuos estarían equitativamente distribuidos en todas las especies, o sea  $D_{\max} = S$ ) (Begon, *et al.* 1986). Su fórmula es la siguiente:

$$E = \frac{D'}{D_{\max}}$$

La equitabilidad toma un valor de 0 a 1. Mientras más se acerca el valor a 1 se dice que la comunidad es más homogénea en cuanto al número de individuos por especie.

Además del índice de Simpson existen otros que también permiten determinar la diversidad comunitaria en base a modelos matemáticos. Diversas funciones han sido propuestas pero todas son variaciones sobre el mismo patrón básico (García Saez, comunicación personal).

El índice de Shannon-Wiener es un ejemplo de éstos modelos y se fundamenta en la teoría de la información, cuyo contenido es una medida de la magnitud de la incertidumbre, donde algunos autores igualan la incertidumbre al concepto termodinámico de entropía. La entropía es una forma de expresar la heterogeneidad de la población y por lo tanto de la diversidad (Washington, 1984, citado en Lara, 1989).

Los índices de Simpson y Shannon-Wiener son muy similares sólo que el segundo utiliza logaritmos con lo que se linealiza el modelo. Esto le confiere cierta desventaja ya que con escalas logarítmicas el análisis de figuras se dificulta al obtenerse puntos muy cercanos entre sí.

Cuando no se conoce el total de especies que compone una comunidad y el índice debe calcularse a partir de muestras, se aconseja utilizar el índice de Simpson. Cuando este dato se conoce es preferible utilizar el de Shannon-Wiener (Washington, 1984, citado en Lara, 1989).

Aunque en este trabajo fueron calculados ambos índices, se manejan principalmente los valores de Simpson dada la mayor facilidad con que éstos pueden ser analizados. El análisis de regresión lineal entre ambos índices indica que cualquiera de los dos índices puede ser utilizado en el estudio del patrón de diversidad de moluscos arrecifales obteniéndose resultados similares ( $r=0.809$ ,  $R^2=65.5$ ,  $p$ ).

No obstante, el índice de Shannon-Wiener se utilizó para determinar si las diferencias entre los valores de cada arrecife eran o no estadísticamente significativas. Este análisis se realizó con la prueba de t propuesta por Hutcheson (1970) (citado en Zar, 1984).

#### 4.2.2 Determinación del área de cada arrecife

El área de cada estructura arrecifal se calculó con ayuda del Delta T Area Meter (Area Measurements System, Delta T Devices). Este sistema permite determinar el área de cuerpos cuya figura es proyectada a una pantalla por un haz de luz y ésta es registrada e integrada como el área de dicha figura. El tamaño de cada arrecife se aproximó a partir de una carta de Navegación de la Secretaría de Marina (escala 1:60 000) que a su vez fué modificada en función de las observaciones de campo hechas por Lara (1989).

#### 4.2.3 Distribución de los moluscos en el área de estudio

Un primer resultado que se obtiene con este tipo de trabajos es la distribución de las especies de moluscos en las estructuras muestreadas. Esta información se presenta en las tablas de composición específica por arrecife que se realizaron en base al tipo de alimentación de los organismos en estudio. Aunque los moluscos arrecifales presentan una amplia gama de hábitos alimenticios, en este trabajo se les divide de modo muy general en filtradores y herbívoros y/o carnívoros (Meglitsch, 1978).

#### 4.2.4 Relación especies - área

A fin de explorar las posibles relaciones especies-área, se usaron tres tipos de análisis. El primero relacionó el número de especies de moluscos (ordenadas) con el área de cada estructura arrecifal (abscisas). Dada la relación entre estas variables se practicó un análisis de regresión lineal simple y de correlación, y posteriormente uno de regresión no lineal tratando de encontrar el modelo que explicase mejor los datos observados.

Las otras relaciones analizadas fueron el número de especies de moluscos (ordenadas) y el número de especies de escleractinios (abscisas); y la riqueza específica de moluscos contra número de subzonas someras de cada arrecife (que se suponen estimadores de la heterogeneidad ambiental del sustrato). Del mismo modo, se realizaron análisis de regresión lineal y correlación entre estas variables.

El análisis de regresión es útil para averiguar la forma probable de la relación entre las variables y su objetivo es predecir o estimar el valor de una variable en función del valor dado a otra variable (Daniel, 1982). Este modelo estima la relación entre una variable aleatoria y una no aleatoria. El coeficiente de correlación ( $r$ ) refleja el valor de la pendiente expresada en unidades de desviación estandar, mientras que la  $R$  cuadrada nos indica el porcentaje de varianza explicada por el modelo (Daniel, 1982).

La prueba no se basa tanto en el valor de  $r$  sino en la linealidad de la relación, misma que se pone a prueba con una sencilla prueba estadística como la  $t$  de Student.

Por otra parte el análisis de correlación permite determinar que tan intensa es la relación entre las variables que en este caso deben ser aleatorias.  $r$  mide en términos de variabilidad la intensidad de la relación (Daniel, 1982). Cabe mencionar que una alta correlación no implica causalidad.

Finalmente fué realizado un análisis de regresión múltiple en el que se consideró al número de especies de moluscos como variable dependiente y a el número de especies de escleractinios, número de subzonas someras y área de cada arrecife como variables independientes.

En el modelo de regresión múltiple se supone que existe una relación lineal entre la variable dependiente y  $n$  variables independientes de distribución normal. De igual modo su  $R$  cuadrada indica el porcentaje de varianza explicada por el modelo y un análisis de varianza nos muestra la significancia del modelo (Daniel, 1982).

#### 4.2.5 Relación Diversidad - Distancia a la costa

Con el fin de analizar si existe o no algún efecto de costa en la diversidad de los organismos en estudio, se realizó la gráfica de diversidad ( $D'$ ) (ordenadas) contra la distancia al continente de cada arrecife. Este dato se calculó a partir de una carta de navegación de la Secretaría de Marina (escala 1:60 000) considerando la distancia del centro de cada arrecife a la base naval de Antón Lizardo.

Otra gráfica que se realizó fué la que relaciona a la diversidad (ordenadas) con el número de subzonas someras desarrolladas en cada arrecife.

En ambas gráficas se obtuvo un patrón que fué analizado mediante el modelo de regresión lineal simple y el de correlación.

Todos los análisis de regresión y correlación se elaboraron con el paquete STATGRAPHICS versión 2.6 (1987).

## V. RESULTADOS

Los datos con los que se trabajó para poner a prueba las hipótesis propuestas se resumen en la tabla A.

Tabla A. Parámetros considerados para el análisis de las hipótesis propuestas. (A= área en kilómetros cuadrados; S= riqueza específica de moluscos; Sc= riqueza específica de escleractinios (Lara, 1990) ; Zs= número de subzonas someras (Lara, 1990); Dist = distancia a la costa en kilómetros; D'= índice de Diversidad de Simpson para moluscos; E= equitabilidad según Simpson para moluscos; H' = índice de diversidad de Shannon-Wiener para moluscos).

ARRECIFE	A	S	Sc	Zs	Dist	D'	E	H'
El Cabezo	18.9	43	22	5	14.2	3.04	.007	1.82
Aneгада A.	7.69	30	20	5	17.2	3.60	.110	1.77
Chopas	8.54	48	23	6	3.3	5.63	.120	2.35
El Rizo	4.28	36	22	6	5.7	4.89	.140	2.05
Isla Enmedio	6.47	24	18	6	6.8	3.54	.150	1.79
La Blanca	1.83	29	19	5	3.2	2.90	.100	1.54
El Bajo	0.91	25	12	5	4.6	4.47	.180	2.02
El Polo	0.75	10	12	5	5.2	4.33	.430	1.71
Anegadilla	0.74	23	17	3	21.0	1.76	.080	1.11
Santjaguillo	1.01	17	18	3	20.0	1.34	.080	0.67

### 5.1 Composición específica y Diversidad por arrecife

#### 5.1.1 Composición específica

Un total de 67 especies de moluscos fueron encontradas en la zona de estudio durante la elaboración del presente trabajo, 42 son especies de herbívoros y/o carnívoros (todos gasterópodos) y 25 son especies filtradoras generalmente bivalvos.

Chopas es el arrecife con la mayor riqueza específica de todo el sistema de Antón Lizardo (S=48), le sigue El Cabezo (S=43) y El Rizo (S=36). El Polo, una de las estructuras de menor dimensión presenta la menor riqueza específica (S=10).

La tabla B muestra como se distribuyen los gasterópodos en los arrecifes muestreados. Chopas presenta la mayor riqueza específica de estos (S=30) y curiosamente El Bajo presenta la menor (S=5) siendo que ambas estructuras son muy cercanas entre sí. El número de especies de gasterópodos es mayor entre los arrecifes más cercanos a la costa (Isla de Enmedio, Rizo, Blanca, Bajo, Polo, y

TABLA B COMPOSICION ESPECIFICA DE BASTEROPODOS ( HERBIVOROS  
 Y/D CARNIVOROS) DEL SISTEMA ARRECIFAL DE ANTON LIZARDO VER.  
 (AA= Aneгада de Afuera; Ag= Aneгадаilla; Sg= Santaguillo;  
 Ca= Cabezo; IE= Isla de Enmedio; Ri= Rizo; Ba= Blanca;  
 Bj= Bajo; Po= Polo; Ch= Chopas.)

ESPECIES \ ARRECIFE	AA	Ag	Sg	Ca	IE	Ri	Ba	Bj	Po	Ch
<i>Astraea tecta americana</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cerithium litteratum</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cerithium atratum</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Thais deltoidea</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Columbella mercatoria</i>	*	*		*	*	*		*	*	*
<i>Columbella triturus</i>				*				*	*	*
<i>Conus senotorum</i>	*									
<i>Conus mus</i>	*		*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Polinices lacteus</i>	*	*		*	*	*		*	*	*
<i>Coralliophila abbreviata</i>	*	*		*	*	*	*	*	*	*
<i>Strombus alatus</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Strombus gigas</i>										*
<i>Tegula gallina</i>				*	*	*	*	*	*	*
<i>Tegula fasciata</i>	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Cypraea testiculus</i>								*	*	*
<i>Cyathium partenopseum</i>				*						*
<i>Cyathium labiosum</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Bulla striata</i>	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Drupa nodulosa</i>										*
<i>Epitonium albidum</i>								*		
<i>Mucella sp.</i>	*									
<i>Acanthina lugubris</i>	*									
<i>Phalium cicatricosum</i>	*									*
<i>Crassispira sp</i>			*							
<i>Tridachia crispata</i>		*	*	*	*	*		*	*	*
<i>Mitra nodulosa</i>	*	*		*	*	*	*	*	*	*
<i>Cypraea cervus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Nassarina columbellata</i>							*	*	*	*
<i>Charonia variegata</i>	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Lucina floridana</i>				*	*	*				*
<i>Olivina sp</i>										*
<i>Aplysia sp</i>			*							*
<i>Nassarius albus</i>										*
<i>Leucozonia ocellata</i>	*	*								*
<i>Leucozonia viridis</i>										*
<i>Tona maculosa</i>	*	*								*
<i>Latirus infundibulum</i>				*			*			*
<i>Murecopsis oxitatus</i>				*						
<i>Scaphella sp</i>					*					
<i>Cyphona gibbosus</i>					*	*				
<i>Engina turbinella</i>					*					
<i>Batillaria minima</i>	*									
TOTAL POR ARRECIFE	20	13	12	22	14	21	16	17	5	30
TOTAL POR GRUPO			29				33			
TOTAL DE ESPECIES					42					

Chopas; S=33) que en los más alejados (Anegada de Afuera, Anegadilla, Santiaguillo y El Cabezó; S=29).

Podemos apreciar que sólo dos especies se encuentran distribuidas en todos los arrecifes: *Cerithium litteratum* y *Astraea tecta americana*. Sin embargo especies como *Cerithium atratum*, *Thais deltoidea*, *Conus mus*, *Coralliophyla abbreviata*, *Cynatium labiosum* y *Columbella mercatoria* entre otras, también están presentes en la mayoría de las estructuras.

Son pocas las especies que se encontraron sólo en un arrecife: *Strombus gigas*, *Conus senotorum*, *Batillaria minima*, *Scaphella sp.*, *Crassispira sp.*, *Nucella sp.*, y *Epitonum albidum*.

La especie *Cyphoma gibbosum* sólo se encontró en dos estructuras: El Rizo y La Blanca, localidades donde los parches de gorgonáceos están bien desarrollados. Observaciones personales posteriores a este trabajo indican la presencia de esta especie en los parches de gorgonáceos de Chopas.

Otro punto interesante es que *Thais deltoidea* es al parecer una especie típica de la transición barlovento, ya que en esta subzona es donde se le encontró con mucha frecuencia.

La tabla C muestra como están distribuidas las especies de moluscos filtradores en la zona de estudio. Con excepción de los gasterópodos *Siphonaria pectinata*, *Diodora cayenensis* y *D. dysoni*, el resto de las especies filtradoras son bivalvos.

El número de especies filtradoras es mayor en los arrecifes más alejados de la costa (S=23) que en los más cercanos (S=18). Sin embargo hay que señalar que entre los arrecifes más alejados El Cabezó aporta la mayor riqueza específica de filtradores (S=21).

Las estructuras con menos especies filtradoras son Santiaguillo y El Polo con 5.

Para el caso de los filtradores, sólo *Barbatia candida* se encuentra presente en todos los arrecifes aunque *Siphonaria pectinata*, *Osier sp.*, *Diodora cayenensis*, *Pinna carnea*, *Isognomon radiatus*, *Spondylus princeps*, *Tellina listeri* y

*Tellina fausta* están presentes en todas las estructuras cercanas a la costa (incluyendo a El Cabezó).

Son menos las especies de filtradores (en relación a las de herbívoros y/o carnívoros) que están representadas por un solo individuo en cada arrecife, aunque considerando que muchas especies con este hábito viven enterradas en el sustrato no se descarta la posibilidad de que dado el tipo de muestreo estas especies estén subestimadas.

TABLA C. COMPOSICION ESPECIFICA DE FILTRADORES POR ARRECIFE  
 (AA= Anegada de Afuera; Ag= Anegadilla; Sg= Santiaguillo;  
 Ca= Cabezo; IE= Isla de Enmedio; Ri= Rizo; Ba= Blanca;  
 Bj=Bajo; Po= Polo; Ch= Chapas.)

ESPECIES\ ARRECIFE	AA	Ag	Sg	Ca	IE	Ri	Ba	Bj	Po	Ch
<i>Siphonaria pectinata</i>	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Barbatia candida</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Barbatia tevera</i>	*	*	*							*
<i>Oster sp.</i>				*	*	*	*	*	*	*
<i>Isognomon radiatus</i>	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Tellina listeri</i>				*	*	*	*	*	*	*
<i>Tellina fausta</i>				*	*	*	*	*	*	*
<i>Spondylus princeps</i>				*	*	*	*	*	*	*
<i>Codakia orbicularis</i>	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Lima lima</i>	*	*		*	*	*	*	*	*	*
<i>Lima scabra</i>	*	*		*	*	*	*	*	*	*
<i>Diodora cayenensis</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Diodora dysoni</i>	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Anodontia alba</i>										*
<i>Trachycardium isocardia</i>				*						*
<i>Arcopagia fausta</i>	*									
<i>Tagelus divisum</i>	*	*								
<i>Pinna rugosa</i>				*		*		*		*
<i>Pinna carnea</i>	*	*	*	*		*		*		*
<i>Chlamys imbricata</i>				*	*	*	*	*		*
<i>Coma sinuosa</i>	*		*	*						*
<i>Litophaga arista</i>				*						
<i>Modiolus americanus</i>				*						
<i>Macrocallista maculata</i>				*						
<i>Lyropecten nodosum</i>	*									
TOTAL POR ARRECIFE	10	10	5	21	10	15	13	8	5	18
TOTAL POR GRUPO		23				18				
TOTAL DE ESPECIES					25					

### 5.1.2 Diversidad

Como ya quedo señalado, una mejor aproximación a la diversidad comunitaria es aquella que considera al número de especies y el número de individuos por especie. En la tabla A podemos observar los valores de diversidad ( $D'$ ) y equitabilidad ( $E$ ) calculados para cada estructura arrecifal.

El valor de diversidad más alto corresponde a Chopas ( $D'=5.63$ ) aunque su equitabilidad es baja ( $E=0.12$ ). Este arrecife presenta una comunidad de moluscos que es dominada por dos especies de gasterópodos: *Cerithium litteratum* y *Astraea tecta americana*. Ambas especies aportan casi el 75% del número total de individuos de la comunidad. Les siguen en orden de importancia relativa los filtradores *Siphonaria pectinata* y *Barbatia candida*. Aunque éstas no muestran números poblacionales tan grandes como las 2 primeras, si están bien representadas en el arrecife.

Esta localidad presenta cinco especies con un individuo.

El siguiente arrecife en cuanto a diversidad se refiere es el Rizo ( $D'=4.86$ ) y una equitabilidad de 0.14. En este caso *Cerithium litteratum* vuelve a ser la especie dominante junto con *C. atratum* y en menor grado *A. tecta americana* aunque esta dominancia no es tan marcada como en Chopas. De nuevo *Siphonaria pectinata* y *Barbatia candida* son las especies filtradoras con más individuos. En este arrecife hay tres especies con un individuo.

Para el Bajo tenemos una  $D'=4.47$  y  $E=0.18$ . En este arrecife *A. tecta americana* tiene una población ligeramente mayor a la de *C. litteratum*, ambas especies aportan las dos terceras partes del total de individuos de la comunidad. Los principales filtradores presentan números poblacionales muy pequeños comparados con los de las especies dominantes. Aquí encontramos 10 especies con un solo individuo. Este arrecife presenta la comunidad más homogénea en cuanto a individuos por especie presentes.

En el Polo tenemos datos muy interesantes, su  $D'=4.33$  y su  $E=0.43$ ; en este caso es *Siphonaria pectinata* la especie que parece dominar en la comunidad, seguida por *Columbella mercatoria*. Para *C. litteratum* y *A. tecta am.* tenemos poblaciones muy pequeñas en esta localidad. De las 10 especies encontradas en este arrecife dos tienen un individuo.

Para la Isla de Enmedio ( $D'=3.54$ ,  $E=0.15$ ) tenemos que *S. pectinata* es la especie dominante; su población constituye el 50% del total de individuos. Le siguen en orden de importancia relativa *C. litteratum* y *A. tecta americana*. Este arrecife presenta ocho especies representadas por un individuo.



El Cabezo ( $D' = 3.06$ ,  $E = 0.07$ ) muestra una marcada dominancia de *C. litteratum*, su población es casi el 60% del total registrado en el arrecife y esto se refleja en su bajo índice de diversidad y equitabilidad. Le siguen en importancia *C. atratum*, *A. tecta americana*, *Columbella mercatoria* y *S. pectinata* aunque sus poblaciones son muy pequeñas en relación a la primera. Este arrecife es el de mayores dimensiones de todo el sistema y presenta el mayor número de individuos de toda la zona de estudio. Ocho de sus 43 especies están representadas por un individuo.

Para la Anegada de Afuera, Anegadilla y Santiaguillo el patrón es similar al de el Rizo. Dominan *C. litteratum*, *C. atratum* y *A. tecta americana*; mientras que las especies filtradoras más importantes son *Barbatia candida* y *S. pectinata* (esta última sólo en Anegadilla).

En la Blanca ( $D' = 2.9$ ,  $E = 0.10$ ) la especie que domina en la comunidad con casi el 50% del total de individuos es *A. tecta americana* seguida por *C. litteratum* y en mucho menor proporción *S. pectinata*. De nuevo los gasterópodos herbívoros y/o carnívoros son más abundantes que los filtradores. En este arrecife sólo 7 especies están representadas por un individuo.

Las diferencias en los valores de diversidad son estadísticamente significativas entre todos los arrecifes alejados de la costa (Cabezo, Anegada de Afuera, Anegadilla y Santiaguillo) y los que presentan la mayor diversidad del sistema (Chopas y el Rizo). Sin embargo el Cabezo y la Anegada de Afuera no muestran diferencias significativas con el Bajo, la Isla de Enmedio y el Polo.

El arrecife Chopas difiere significativamente de todas las estructuras del sistema excepto del Bajo, estos arrecifes son los más cercanos entre sí. Este último tampoco muestra diferencias significativas con el Rizo, la Isla de Enmedio, el Polo y el Cabezo.

El Rizo no difiere significativamente de el Bajo, el Polo y el Cabezo. Además el Polo no difiere significativamente de el Bajo, Cabezo, Isla de Enmedio y la Blanca. Este último tampoco difiere de Anegadilla y Santiaguillo.

Finalmente, no existe diferencia significativa entre la Isla de Enmedio con el Polo, la Anegada de Afuera y el Cabezo.

## 5.2 Relación especies-área

### Área *per se*

La figura 1 ilustra como es la relación de la riqueza específica de cada arrecife en función de su área. De acuerdo a la propuesta de Mac Arthur y Wilson (1967) esperaríamos que el Cabezo dada su área fuese la estructura con la mayor riqueza

específica, seguido por Chopas, Anegada de Afuera, Isla de Enmedio y el Rizo principalmente. Sin embargo los datos obtenidos no se comportan de acuerdo a ésta hipótesis. El arrecife Chopas ( $A= 8.54 \text{ km}^2$ ) presenta el mayor número de especies de moluscos ( $S=48$ ) seguido por el Cabezo ( $A= 18.9 \text{ km}^2$ ,  $S= 43$ ) y el Rizo ( $A= 4.2 \text{ km}^2$ ,  $S= 36$ ). Así pues tenemos que arrecifes de área relativamente pequeña contienen más especies de moluscos que las estructuras de mayor dimensión.

Para los arrecifes más pequeños en general se cumple el patrón propuesto por Mac Arthur y Wilson (1967).

En esta figura podemos apreciar que no hay un patrón lineal claramente definido. El análisis de regresión lineal muestra parámetros aceptables ( $r= 0.716$ ,  $R^2= 51.28$ ,  $p<0.001$ ) aunque poco más del 50% de los datos son explicados por el modelo.

Es probable que la relación entre estas variables sea curvilínea más que lineal como lo han citado Williams (1964) y Hamilton (1963). De el análisis de regresión no lineal (figura 2) y usando la ecuación  $S= cA^z$  tenemos que el porcentaje de varianza explicada por este modelo es ligeramente mayor que el modelo lineal ( $R^2= 61.6$ ,  $F= 77.86$ ). Los parámetros utilizados en el modelo se calcularon con el paquete STATGRAPHICS a partir de los datos de campo y son los siguientes:  $c= 20.91$ ;  $z= 0.258$ .

Aunque Gleason (1922, 1925) y Arrhenius (1921, 1923) consideraron éstos parámetros como constantes arbitrarias, posteriormente y a raíz de las ideas de Preston (1962) se desarrolló la teoría de que éstos tenían una significancia biológica (Connor y McCoy, 1979). En otras disciplinas como la morfología se utilizó ésta relación para tratar de describir fenómenos biológicos. Sin embargo, en la práctica los datos obtenidos rara vez se ajustan a la función  $S= cAz$  (Connor y McCoy, 1979).

Estos autores analizan trabajos en los que las predicciones e interpretaciones basadas en estos parámetros no tienen evidencia que las respalde por lo que sugieren que éstos sean considerados simplemente como constantes carentes de cualquier significado biológico (Connor y McCoy, 1979).

Por otro lado, al transformar los valores de área a escala logarítmica (abscisas) y confrontarlos con la riqueza específica de moluscos (ordenadas) el modelo de regresión lineal (figura 3) explica un poco más los datos obtenidos y con una mayor significancia ( $r= 0.771$ ,  $R^2= 59.51$ ,  $p<0.008$ ).

Analizado el efecto del área *per se* sobre la riqueza específica de moluscos, se manejaron otras variables estimadoras de la heterogeneidad ambiental de cada arrecife.

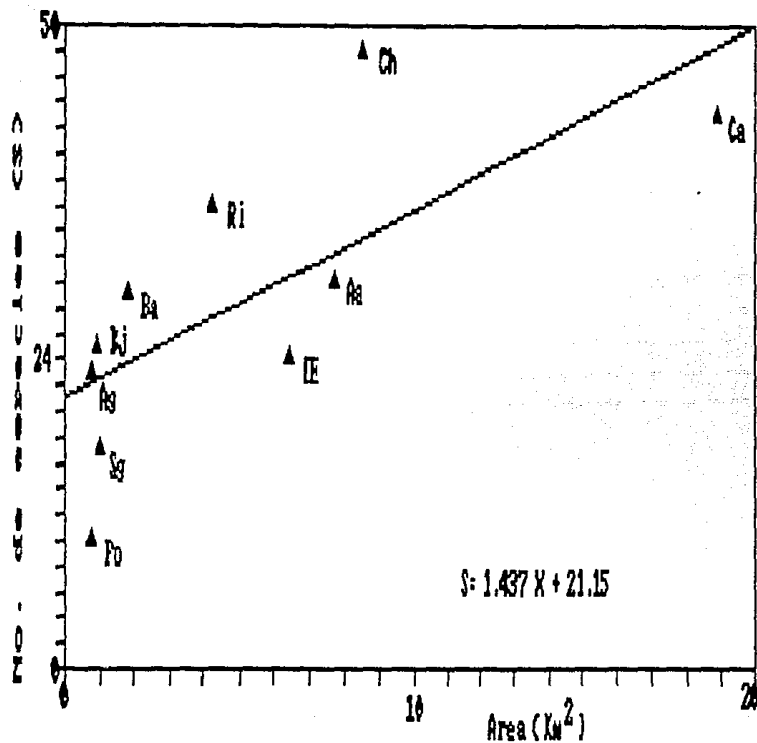


Fig. 1. Modelo de regresión lineal simple entre el número de especies de moluscos (ordenadas) y el área de cada arrecife ( $r = 0.716$ ,  $R^2 = 51.28\%$ ,  $p < 0.01$ ) (Ca= Cabezo, Ch= Chopas, Ri= Rizo, Aa= Anegada de Afuera, IE= Isla de Enmedio, Ba= Blanca, Bj= Bajo, Ag= Anegadilla, Sg= Santiaguillo, Po= Polo).

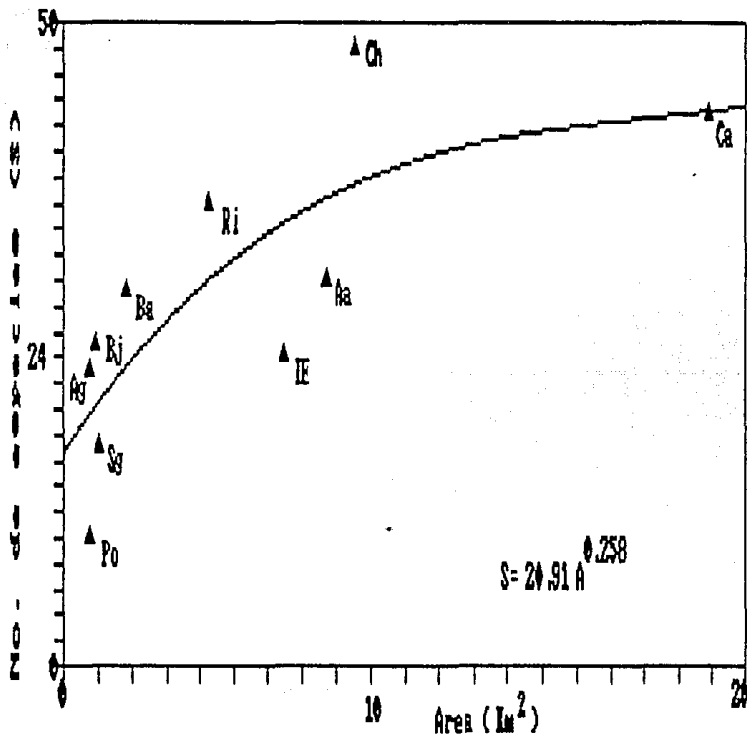


Fig. 2. Modelo de regresión no lineal de el número de especies de moluscos (ordenadas) sobre el área de cada arrecife ( $R^2 = 61.6\%$ ,  $F = 77.86$ ) (Ca= Cabezo, Ch= Chopas, Ri= Rizo, Aa= Anegada de Afuera, IE= Isla de Enmedio, Ba= Blanca, Bj= Bajo, Ag= Anegadilla, Sg= Santiaguillo, Po= Polo).

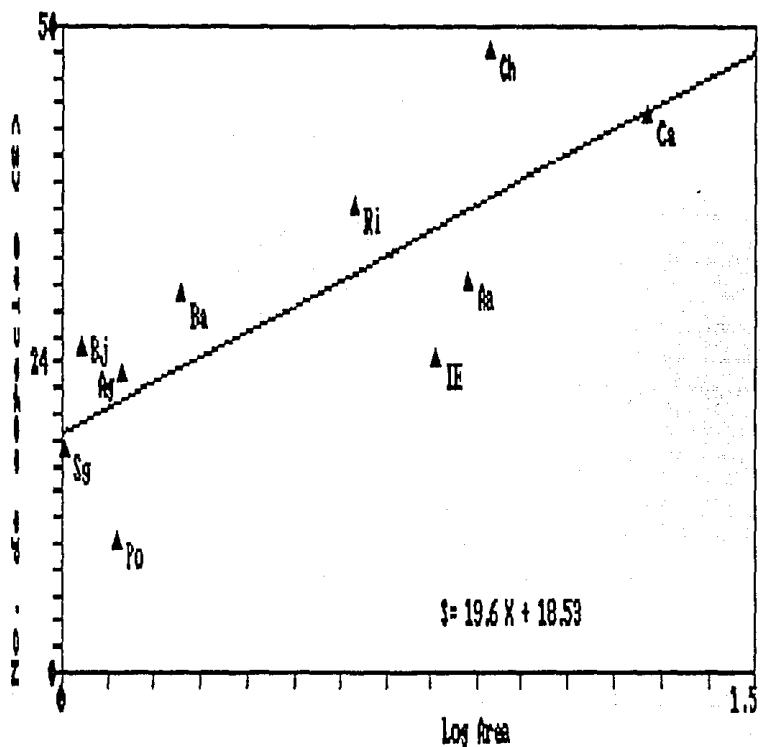


Fig. 3. Modelo de regresión lineal entre el número de especies de moluscos (ordenadas) y el logaritmo del área de cada arrecife ( $r = 0.771$ ,  $R^2 = 59.5\%$ ,  $p < 0.008$ ) (Ca= Cabezo, Ch= Chopas, Ri= Rizo, Aa= Anegada de Afuera, IE= Isla de Enmedio, Ba= Blanca, Bj= Bajo, Ag= Anegadilla, Sg= Santiaguillo, Po= Polo).

La tabla D resume los principales parámetros de los modelos de regresión lineal simple generados con los datos.

TABLA D. Resumen de los análisis de regresión lineal simple practicados durante el presente trabajo. (S= Riqueza específica de moluscos; A= área en kilómetros cuadrados; Sc= número de especies de corales escleractinios; D'=índice de diversidad; Dist= distancia a la costa; Zs= subzonas someras; Y= variable dependiente; X= variable independiente; r= coeficiente de correlación; R<sup>2</sup>= porcentaje de varianza explicada por el modelo; p= significancia del modelo según ANOVA; los asteriscos señalan los modelos más significativos)

Y	X	r	R <sup>2</sup>	p <
S	A	0.716	51.28	0.019 *
S	log A	0.771	59.51	0.008 **
S	Sc	0.818	67.00	0.003 ***
S	Zs	0.496	24.68	0.114
Sc	A	0.637	40.59	0.047 *
D'	Dist	-.776	60.32	0.008 **
D'	Zs	0.854	73.05	0.001 ****

#### Heterogeneidad ambiental

En un arrecife coralino la variación en los tipos de sustrato está dada por la profundidad, el aporte de sedimentos, las corrientes, intensidad del oleaje, pendiente del fondo, etc. La fase constructora de la estructura arrecifal la constituyen los corales escleractinios principalmente y en menor proporción las algas calcáreas y los restos de moluscos y equinodermos (Lara, 1989). De esta manera un reflejo de que tan heterogéneo o complejo puede ser el sustrato en un arrecife lo constituye el número de especies de corales escleractinios presentes en el y su morfología.

La figura 4 muestra la relación entre el número de especies de escleractinios (abscisas) y el número de especies de moluscos (ordenadas) presentes por arrecife. Los puntos muestran una tendencia que indica que donde hay mayor riqueza específica de corales, hay mayor número de especies de moluscos.

De nuevo Chopas presenta el valor más alto de especies de escleractinios (Sc= 23) seguido de el Cabezo y el Rizo (Sc=22). Tenemos que se repite el patrón observado referente a riqueza específica tanto de escleractinios como de moluscos al menos para estos tres arrecifes, y lo más importante, que independientemente de su área Chopas presenta una riqueza de especies mayor a la de el Cabezo, estructura cuya área es dos veces mayor a la de el primero.

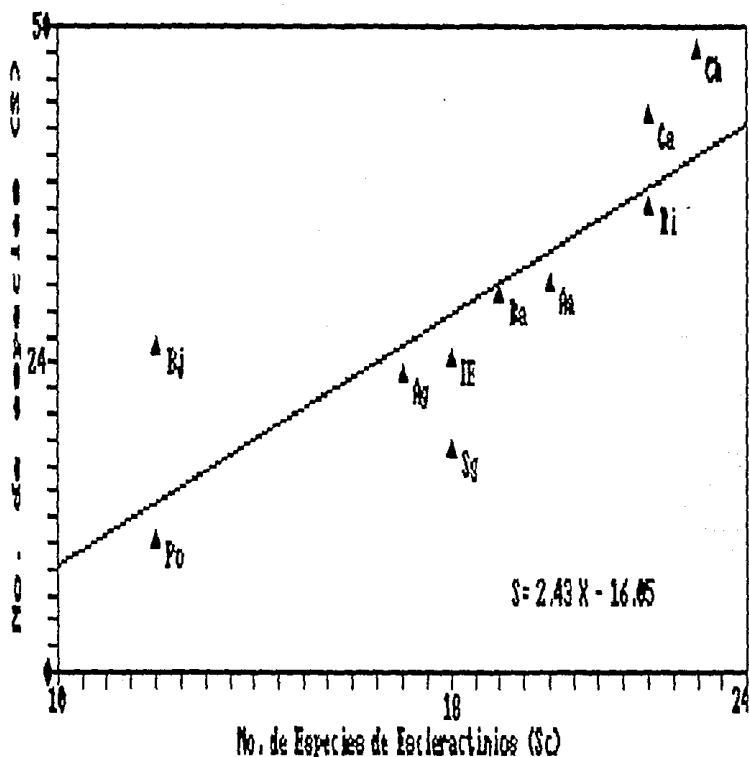


Fig. 4. Modelo de regresión lineal del número de especies de moluscos (ordenadas) sobre el número de especies de escleractinios presentes por arrecife. ( $r = 0.818$ ,  $R^2 = 67\%$ ,  $p < 0.003$ ).

(Ca= Cabezo, Ch= Chopas, Ri= Rizo, Aa= Anegada de Afuera, IE= Isla de Enmedio, Ba= Blanca, Bj= Bajo, Ag= Anegadilla, Sg= Santiaguillo, Po= Polo).

El análisis de regresión lineal indica la existencia de una relación significativa entre dichas variables ( $r= 0.818$ ,  $R^2= 67.0$ ,  $p<0.003$ ). Sin embargo se encontró poca relación entre el área de cada arrecife y su riqueza específica de escleractinios (figura 5) ( $r= 0.637$ ,  $R^2= 40.59$ ,  $p<0.04$ ). Este resultado concuerda un poco con Abbot (1978) quien no encontró relación alguna entre el área y la diversidad de habitats en islas de Australia Occidental. Resultados similares han sido reportados por Galli *et.al.* (1976).

En este punto es importante señalar que el grado de desarrollo de cada arrecife juega un papel muy importante en la estructura comunitaria de los organismos arrecifales y puede considerarse como otro posible estimador de la complejidad ambiental que brinda a éstos.

Dadas las características de los organismos en estudio, se puede pensar que el mayor número de subzonas someras presentes en cada arrecife y su grado de desarrollo favorece el asentamiento de un mayor número de especies de moluscos; hay cierta evidencia circunstancial que apoya este hecho, al graficar el número de subzonas someras de cada arrecife contra su riqueza específica (Fig.6) tenemos que Chopas, El Rizo y la Isla de Enmedio presentan el mayor número de subzonas someras (6) y se sabe que los dos primeros contienen riquezas específicas de moluscos relativamente altas si las comparamos contra las de aquellas estructuras de mayor área como El Cabezo o la Anegada de Afuera que no obstante sólo contienen 5 subzonas someras. He aquí entonces otro posible factor que puede contribuir en parte a explicar el patrón de distribución de los moluscos arrecifales. Sin embargo el modelo de regresión lineal no es significativo ( $r=0.496$ ,  $R^2= 24.68$ ,  $p<0.141$ ) aunque este resultado puede deberse al bajo número de especies de moluscos presentes en el Polo.

El análisis de regresión múltiple ( $R^2=77.84$ ,  $p<0.02$ ) nos permite determinar al número de especies de escleractinios y número de subzonas someras como las variables de más peso en la explicación de los datos. En éste análisis, el área contribuye más a la explicación de los datos en relación a lo que explicó en la regresión lineal simple.

El número de especies de escleractinios y el número de subzonas someras no parecen tener mucha relación directa con el área lo que indica que más que el área *per se* es la heterogeneidad ambiental la que determina principalmente la riqueza específica de cada arrecife.

### 5.3 Diversidad - Distancia a la costa

La figura 7 representa la relación entre la distancia de cada arrecife a la costa y su diversidad, así como el análisis de regresión lineal entre ambas. Se puede apreciar que se forman 2 grupos de arrecifes: los cercanos a la costa cuya diversidad es la más alta, y los más distantes que presentan una diversidad relativamente menor a la de los primeros.



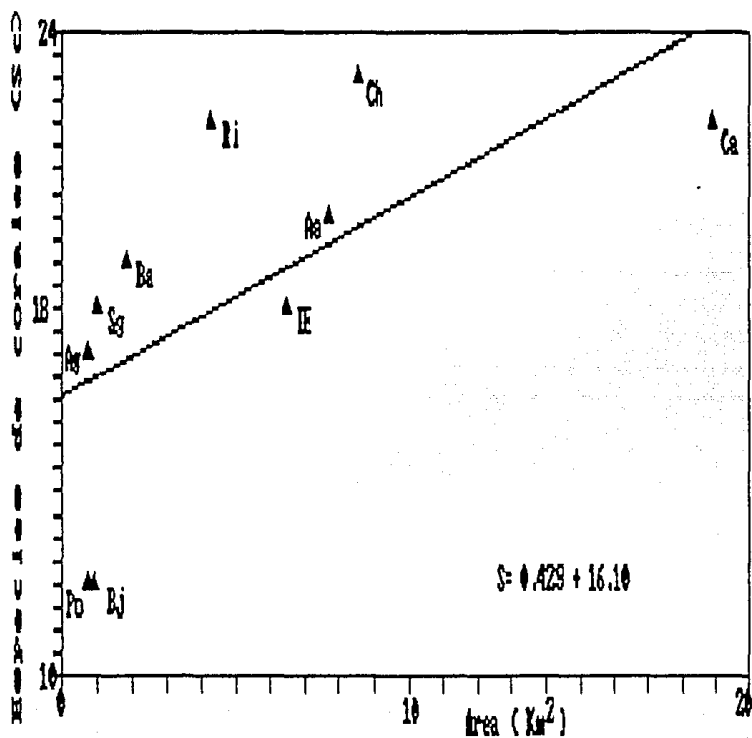


Fig. 5 Análisis de regresión lineal entre el número de especies de escleractinios (ordenadas) y el área de cada arrecife ( $r = 0.637$ ,  $R^2 = 40.59\%$ ,  $p < 0.047$ ). (Ca= Cabezo, Ch= Chopas, Ri= Rizo, Aa= Anegada de Afuera, IE= Isla de Enmedio, Ba= Blanca, Bj= Bajo, Ag= Anegadilla, Sg= Santiaguillo, Po= Polo).

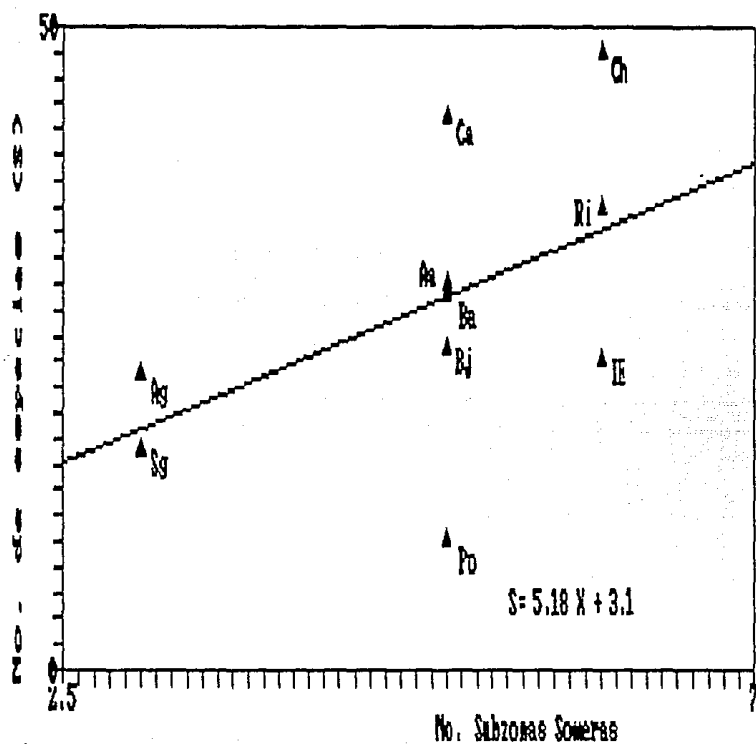


Fig. 6. Modelo de regresión lineal entre el número de especies de moluscos (ordenadas) y el número de subzonas someras (abscisas) que cada arrecife presenta ( $r = 0.496$ ,  $R^2 = 24.68$ ,  $p < 0.141$ ). (CA= Cabezo, Ch= Chopas, Ri= Rizo, Aa= Anegada de Afuera, IE= Isla de Enmedio, Ba= Blanca, Bj= Bajo, Ag= Anegadilla, Sg= Santiaguillo, Po= Polo).

De nuevo el arrecife Chopas presenta la diversidad más alta de todo el sistema ( $D' = 5.63$ ) seguido de el Rizo ( $D' = 4.89$ ) y 2 de los arrecifes más pequeños el Bajo y el Polo les siguen con una diversidad de 4.47 y 4.33 respectivamente.

En las estructuras más alejadas de la costa, las de menor área (Anegadilla y Santiaguillo) presentan los valores de diversidad más bajos de toda la zona de estudio (1.76 y 1.34).

Al comparar la diversidad observada entre los arrecifes más pequeños y de área similar se nota que en los más próximos a la costa la diversidad tiende a ser mayor que la de los más alejados. Si la diversidad decrece al aumentar la distancia al continente, ¿qué es lo que provoca este patrón?. Dado que es difícil considerar la costa como centro de origen de los moluscos arrecifales, es probable que la perturbación provocada en las estructuras más cercanas a la costa por las descargas fluviales tenga alguna relación con el fenómeno.

El análisis de regresión lineal nos permite observar que existe una fuerte relación inversa entre la distancia a la costa y diversidad de cada estructura. La significancia del modelo y el porcentaje de varianza que explica es bueno ( $r = -0.77$ ,  $R^2 = 60.32$ ,  $p < 0.008$ ).

La figura 8 indica como fluctúa la diversidad en función del número de subzonas someras de cada arrecife. Apreciamos que conforme aumenta el número de subzonas someras tiende a incrementarse la diversidad de los moluscos. Esto puede considerarse como un reflejo de la historia de vida de estos organismos ya que dados sus hábitos sabemos que tienden a ocupar estas zonas de el arrecife principalmente.

El análisis de regresión lineal muestra que hay una intensa relación entre estas dos variables. Además el modelo logra explicar un alto porcentaje de los datos con una significancia muy buena ( $r = 0.854$ ,  $R^2 = 73.05$ ,  $p < 0.001$ ).

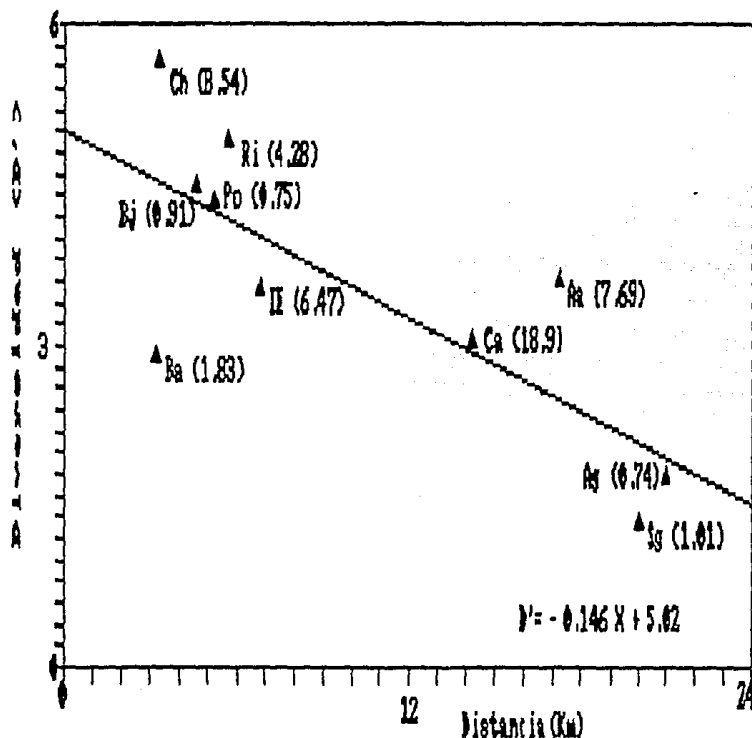


Fig. 7. Modelo de regresión lineal entre la diversidad de moluscos (ordenadas) y la distancia al continente de cada arrecife (abscisas) ( $r = -0.776$ ,  $R^2 = 60.32\%$ ,  $p < 0.008$ ). (El número entre paréntesis indica el área en Km<sup>2</sup>). (Ca=Cabezo, Ch=Chopas, Ri= Rizo, Aa= Anegada de Afuera, IE= Isla de Enmedio, Ba= Blanca, Bj= Bajo, Ag= Anegadilla. Sg= Santiaguillo, Po= Polo).

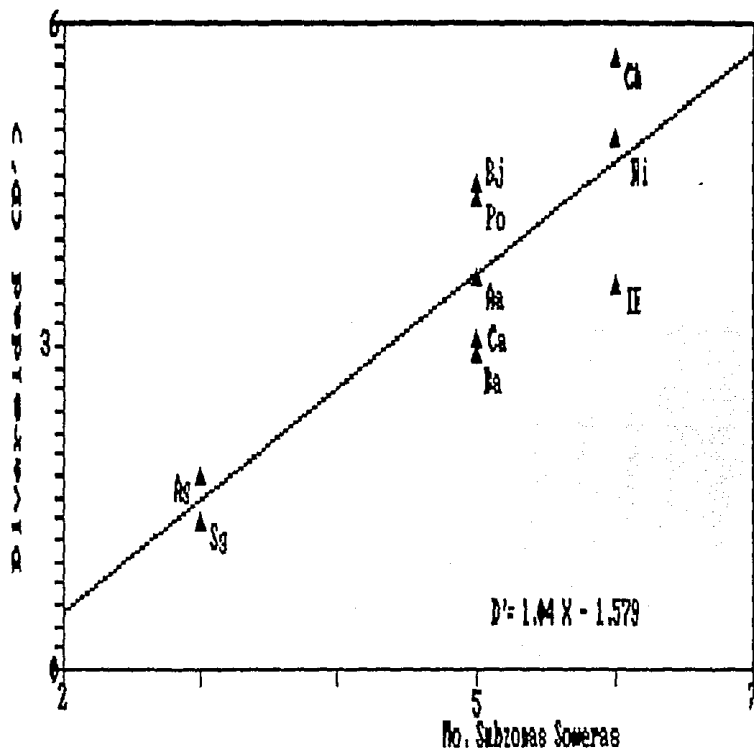


Fig. 8. Modelo de regresión lineal de la diversidad de moluscos (ordenadas) sobre el número de subzonas someras de cada arrecife ( $r = 0.854$ ,  $R^2 = 73.05\%$ ,  $p < 0.001$ ).

(Ca= Cabezo, Ch= Chopas, Ri= Rizo, Aa=Anegada de Afuera, IE= Isla de Enmedio, Ba= Blanca, Bj= Bajo, Ag= Anegadilla, Sg= Santiaguillo, Po= Polo).

## VI. DISCUSIÓN

### 6.1 Composición específica y Diversidad

Varias hipótesis han sido sugeridas para tratar de explicar los patrones de diversidad observados en las comunidades naturales. Algunas se basan en la heterogeneidad, predictibilidad y constancia ambiental; en la productividad y frecuencia de perturbaciones; otras tratan de explicar el fenómeno en términos de depredación y competencia principalmente. De estas, la hipótesis de la perturbación intermedia (Connell, 1978) y la del equilibrio dinámico propuesta por Huston (1985) son las que más apoyo han encontrado dentro del estudio de los arrecifes de coral.

La hipótesis de la heterogeneidad ambiental es otra de las mejor apoyadas por evidencia contundente. En muchos trabajos (Mac Arthur 1957, 1964; Hamilton, 1963; Kohn, 1967; Kenneth y Weistone, 1977; Abbot, 1978; Power, 1972; Johnson y Simberloff, 1974; Harris, 1973; Scott, 1972; Johnson, 1975; Pictou, 1979; Reed, 1981; Kitchener, 1982; citados en Connor y McCoy, 1979; Gilbert, 1980; Boecklen, 1986) éste parámetro se basa en la estructura física de la comunidad de plantas que sirve como sustrato a los organismos estudiados o bien en los tipos de suelo, elevación, número de especies de plantas, biomasa de plantas, etc.

Los arrecifes coralinos se han descrito como sistemas en no equilibrio donde la exclusión competitiva es prevenida por perturbaciones frecuentes (Connell, 1978). Su ambiente es muy heterogéneo y tanto su riqueza específica como su diversidad están determinadas no solo por gradientes físicos, sino también por condiciones de microhabitat y complejas interacciones bióticas (Huston, 1985).

En estas condiciones, la diversidad es afectada por la interacción entre perturbaciones frecuentes (físicas y/o biológicas) y las tasas de crecimiento poblacional (vistas como la capacidad de las especies para recuperarse poblacionalmente después de una perturbación) (Huston, 1985).

En el caso de los arrecifes de Antón Lizardo encontramos patrones de diversidad que muestran estructuras con un cierto número de especies de moluscos y de individuos por especie pero con pocas especies dominantes que aportan en muchos casos más de la mitad del total de individuos encontrados en el arrecife. Este patrón concuerda con los resultados obtenidos por Coleman y Cuff en Australia (1980) y por Salvat en Polinesia (1971).

La distribución de los moluscos en cada arrecife concuerda con lo reportado por Coleman y Cuff (1980), Salvat (1971), Jácome (1989) así como por la Biología de campo (1988). En general se observa que los moluscos tienden a ocupar preferentemente las zonas someras del arrecife, y en éstas encontramos que muchas especies se concentran hacia las partes arenosas y otras hacia las rocosas o de transición. En cambio las zonas profundas se caracterizan por una baja diversidad y riqueza específica. Este patrón se discutirá con más detalle posteriormente.

Las especies dominantes en El Cabezo, Rizo, Chopas, Blanca y Bajo son *Cerithium litteratum*, *C. atratum* y *Astraea tecta americana*; mientras que en la isla de Enmedio y Polo domina *Siphonaria pectinata*.

Respecto a *C. litteratum*, *C. atratum* y *A. tecta americana* tenemos que estas especies son dominantes en las partes someras del arrecife aunque las dos primeras tienden a hacerlo más hacia las zonas arenosas mientras que la última presenta mayores números poblacionales en las zonas rocosas como el arrecife posterior y rompiente arrecifal donde compite con erizos como *Diadema sp* y *Echinometra lucunter*. Es probable que la estructura de su concha le permita tolerar la alta intensidad del oleaje que caracteriza esta zona del arrecife y favorecer su establecimiento. Vermeij (1978) señala que las especies tolerantes al oleaje poseen conchas bien desarrolladas y con pocas espiras cuya superficie les permite reducir el efecto del oleaje.

Sin embargo cuando *C. litteratum* y *A. tecta americana* coexisten, la primera tiende a dominar sobre la segunda en la mayoría de los casos. Ambas especies son detritívoras (carnívoras y/o herbívoras) por lo que es probable que *C. litteratum* pueda ser mejor competidor que *A. tecta americana* al tener por ejemplo, una tasa de crecimiento poblacional mayor. Por otro lado, estas especies podrían presentar cierta especialización en la selección del alimento por lo que ninguna se excluye de la comunidad.

En cuanto a la dominancia de *S. pectinata* en la Isla de Enmedio y Polo, esta especie filtradora se establece en las zonas someras y rocosas como la cresta arrecifal donde compite eficazmente con erizos como *Diadema sp.* y *Echinometra lucunter*. Su pequeña talla y capacidad para fijarse a la roca y coral muerto, así como la morfología de su concha le permiten dominar esta zona donde la intensidad de el oleaje impide asentarse a otras especies de moluscos.

¿Cómo explicar la dominancia de *C. litteratum* y *A. tecta americana* en la zona de estudio?. Aún cuando Chopas presenta la mayor riqueza específica y diversidad también presenta una considerable dominancia de estas dos especies.

Una respuesta puede ser la alta tasa de crecimiento poblacional de estas especies y su habilidad como competidores en una amplia gama de microhabitats ya que, aunque dominan las partes someras del arrecife también están presentes en las zonas más profundas.

Por otro lado se puede pensar que la ausencia de depredadores naturales como crustáceos y celalópodos promovida por la acción del hombre también favorece esta dominancia. Sin embargo una gran cantidad de conchas vacías y maltratadas de todas las especies denotan la presencia de predadores muy activos en la zona de estudio.

El daño observado con mayor frecuencia en las conchas de estas dos especies es una pequeña perforación hecha cerca de la base de la concha, o bien su ruptura completa. No se cuenta con ninguna observación que permita determinar que depredadores provocan tales daños a las conchas. Otra característica interesante es que muchas conchas se encuentran ocupadas por cangrejos anomuros.

Vermeij (1978) señala que los gasterópodos y bivalvos tienen un gran número de depredadores naturales cuyos métodos de ataque y captura varían ampliamente. Los hay que no dañan la concha y sólo extraen las partes blandas del organismo; los que rompen toda la concha o bien sólo la perforan, o los que se tragan al organismo completo. Organismos como peces, cefalópodos, anélidos, equinodermos, crustáceos e incluso gasterópodos carnívoros de los genera *Thais*, *Conus*, *Cynatium*, *Fasciolaria*, etc son depredadores potenciales presentes en todo el sistema arrecifal de Antón LizarDO.

Aunque hay muchas características entre los moluscos para evitar la depredación es obvio que algunas funcionan bien contra ciertos depredadores más son inútiles contra otros posibles atacantes (Vermeij, 1978).

Si todas las especies son depredadas de manera similar, una respuesta alternativa a la dominancia de estas especies puede ser el modo en que éstas se distribuyen en un habitat. *C. litteratum* tiende a agruparse formando grandes aglomeraciones de hasta 100 individuos/625 centímetros cuadrados, o bien se concentran en la base de los pastos marinos como *Thalassia* reduciendo así el riesgo de la depredación. Por su parte *A. lecta americana* suele presentar pequeñas agrupaciones concentradas en ambientes cripticos como hoyedades o bajo rocas que le permiten ser menos aparentes a sus potenciales depredadores.

La explicación a la diversidad de cada arrecife en función de la heterogeneidad ambiental y perturbación física se discutirá más adelante.

## 6.2 Relación especies- área

La pregunta fundamental en biogeografía de islas ha sido saber cuál es el factor que determina el número de especies presentes en una isla, el área o su heterogeneidad ambiental. Aunque muchos autores consideraron que la primera constituía un buen parámetro para predecir la riqueza específica de una isla, conforme se realizaron trabajos al respecto se dieron cuenta de que éste parámetro aislado no era un buen estimador y que había que integrarlo a otros que permitieran aproximarse mejor al problema planteado. Fue así como la heterogeneidad ambiental se propuso como una explicación alternativa que además guarda cierta relación con el área de la isla.

Sin embargo Abbot (1978) demostró que en las islas de la costa occidental de Australia no existe relación entre el área y la diversidad de habitats para especies de plantas, insectos y aves. El único trabajo en el que el área de la isla independientemente de su heterogeneidad ambiental ejerce influencia directa sobre el número de especies de artrópodos semiterrestres presentes es el de Simberloff (1976).

Diversos trabajos se han realizado en los que la relación especies-área se reporta como lineal o curvilínea. En estos, se busca el modelo que explique mejor los datos transformándolos o semitransformándolos a escalas logarítmicas.



Para los arrecifes de Antón Lizardo la relación especies-área es curvilínea más que lineal como lo han citado Hamilton (1963), Williams (1964), Johnson y Simberloff (1974). Estos últimos señalan que un incremento en área sólo añade la probabilidad de encontrar nuevos habitats que pueden o no ser adecuados para las especies residentes. En el caso de los moluscos arrecifales este hecho tiene mucho sentido; una mayor área no ofrece necesariamente un mayor número de habitats apropiados para el asentamiento exitoso de un mayor número de especies de moluscos. Los arrecifes de mayor área, en los cuales esperaríamos tener una mayor riqueza específica, presentan pendientes muy bien desarrolladas cuyas profundidades fluctúan entre los 15 a 30 metros (Lara, 1990). En estas zonas pueden aparecer ocasionalmente algunos moluscos pero dado su hábito principalmente herbívoro, tienden a ocupar las zonas más someras del arrecife donde las condiciones permiten el desarrollo de algas y otras fanerógamas (*Thalassia* por ejemplo) que constituyen la dieta principal de la mayoría de estos; o bien de corales palatables a carnívoros como *Cyphoma gibbosum* que abunda en los parches de gorgonáceos que se encuentran a una profundidad que va de los 2 a los 8 metros (Lara, 1990). En las zonas someras además se concentran los sedimentos finos que favorecen el asentamiento de moluscos filtradores y cavadores principalmente; así entonces las zonas someras ofrecen a los moluscos una gran variedad de sustratos que se traducen en una mayor heterogeneidad ambiental donde la formación de microhabitats permite una mejor explotación y distribución de los recursos.

Aún cuando tenemos datos significativos sobre la correlación y regresión lineal entre el número de especies de moluscos y de escleractinios hay que ser cautos al interpretar este resultado ya que aunque la prueba es robusta, no implica causalidad. Aunque un mayor número de especies de escleractinios puede permitir el desarrollo de un mayor número de ambientes críticos para los moluscos, dadas las historias de vida de los taxa, tenemos que, mientras los moluscos se desarrollan mejor en las zonas someras y planas del arrecife, la mayoría de los escleractinios presentan una mayor riqueza específica hacia las zonas profundas y con pendiente del arrecife. Lara (1989) reporta que hacia las zonas de transición los escleractinios crecen de modo ramificado (*Acropora* por ejemplo) y masivo (*Diploria*) donde promueven la formación de un mayor número de microhabitats. En regiones más someras, son característicos los crecimientos incrustantes y digitiformes; los corales se concentran en pequeños parches confiriendo a éstas junto con la pedacería de roca, algas y pastos marinos una mayor complejidad de habitats. Por otra parte Kohn (1967) encontró que habitats más complejos favorecen la diversidad de el gasterópodo *Conus* y esto al parecer se cumple para otros moluscos arrecifales.

El desarrollo de cada subzona puede ser también un elemento que confiera cierta complejidad ambiental a las subzonas someras del arrecife. Una subzona bien desarrollada a lo largo de toda la estructura es más homogénea que aquella que se encuentra con algunos parches de arena que la hagan discontinua y por ende con más diferencias entre sí.

Además hay que tener en cuenta que en las zonas someras es donde mayor impacto producen perturbaciones como nortes y ciclones que inciden en la zona de estudio con relativa frecuencia. Analizando la información sobre la pendiente de sotavento de Chopas tenemos que esta zona no está bien desarrollada (profundidad máxima 12 mts) Lara (1990) y en ella encontramos numerosos parches de arena y roca que le confieren una

gran diversidad de habitats. Si a ésto aunamos la gran cantidad de aportes que recibe de la desembocadura del río Jamapa, la zona proporciona complejidad estructural en cuanto a habitats y una gran cantidad de recursos disponibles para los organismos de toda la red trófica desde productores primarios (corales) hasta consumidores terciarios (coralívoros, carnívoros, detritívoros, etc.). Este cuadro es similar para la laguna de el mismo arrecife, la cual se encuentra bien desarrollada con numerosos parches de *Thalassia*, arena, roca y coral muerto que le proporcionan gran heterogeneidad ambiental, que a la vez le permite soportar una riqueza específica muy alta ya que contiene 40 de las 48 especies presentes en el arrecife.

Hasta este punto encontramos cierta relación entre el número de especies de moluscos y de corales escleractinios presentes en cada arrecife y al parecer el área no parece tener mucho peso sobre las variables mencionadas. Es indudable que pueda ejercer algún efecto predictivo en el número de especies presentes en cada estructura pero esta predicción puede ser más realista si consideramos además la heterogeneidad ambiental que cada arrecife presenta. Es muy probable que parámetros como el tipo de sustrato, topografía, porcentaje de cobertura de corales, biomasa de corales o fanerógamas sean mejores estimadores de la heterogeneidad ambiental que el simple número de especies de corales escleractinios. Sería muy interesante elucidar si este tipo de parámetros guarda mayor relación con el área de cada arrecife.

Más aún, como Boecklen (1986) sugiere, los efectos de la heterogeneidad ambiental en la relación especies-área están pobremente comprendidos. La importancia de la heterogeneidad ambiental se mide inadecuadamente al considerar una sola variable: las especies responden a un habitat formado por la interacción de varios parámetros, así entonces lo que se necesita son análisis multivariados de heterogeneidad ambiental bien planteados que arrojen una mejor aproximación a la realidad observada.

El análisis de regresión múltiple practicado en este trabajo permite determinar que el número de especies de escleractinios es el parámetro que más contribuye a explicar la riqueza específica de moluscos de cada arrecife. Sin embargo al integrar esta variable al área y número de subzonas someras generamos un modelo muy sencillo que explica mejor las observaciones de campo.

### 6.3 Relación Diversidad- Distancia a la costa

Los arrecifes coralinos están sujetos a una gran variedad de procesos físicos y biológicos que pueden tener efectos opuestos en la diversidad de especies (Huston, 1985).

En general se ha visto que las interacciones abióticas tienen mayor efecto sobre la diversidad en las zonas someras de el arrecife y mientras se va ganando profundidad, las interacciones bióticas van determinando el modo en que las especies se encuentran presentes o no en determinada zona (Huston, 1985).

Dada la historia de vida de estos organismos, se puede pensar que las perturbaciones abióticas y las complejas interacciones biológicas son las que regulan la estructura y diversidad de esta comunidad.

Como vimos, la diversidad es mucho mayor en las estructuras cercanas a la costa independientemente de su área y/o número de subzonas someras. Estos arrecifes reciben la descarga de el río Jamapa por lo que la cantidad de materia orgánica en suspensión y que se deposita en el fondo es muy alta. En el caso de Chopas este fenómeno permite a esta localidad presentar una alta riqueza específica no solo de moluscos sino también de corales (Lara, 1990), zooánthidos (Rosado, comunicación personal) y esponjas (Reporte Biología de campo, 1988).

Probablemente el alimento no es un recurso limitante para estos organismos. Las especies filtradoras disponen de gran cantidad de materia orgánica suspendida y la mayoría son generalistas (Coleman y Cuff, 1980). Por su parte los detritívoros también disponen de suficiente alimento en el aporte de sedimentos orgánicos y otros detritos bentónicos que abundan en el fondo de estas estructuras. Estos últimos pueden presentar ciertas especializaciones en cuanto a la toma de alimento que permiten evitar la exclusión competitiva (Coleman y Cuff, 1980).

Si consideramos la gran cantidad de materia orgánica y sedimentos como una perturbación, cabe señalar que ésta varía en intensidad y frecuencia dado que depende de la temporada de lluvias así como de los nortes que inciden con frecuencia en el área de estudio. En estas condiciones las especies responden con tallas pequeñas, altas tasas de crecimiento y ciclos de vida cortos logrando así mantener una alta diversidad comunitaria (Jackson, 1977).

Las perturbaciones favorecen el establecimiento de nuevas especies ya que en estas condiciones la intensidad de la competencia con las especies dominantes se reduce dado que la tasa de mortalidad es alta y permite el reclutamiento de un mayor número de especies (Huston, 1985).

En las estructuras más alejadas de la costa esta perturbación tiene menor efecto ya que los sedimentos terrígenos llegan en menor cantidad a esta zona. En ésta la perturbación es debida a los nortes cuya frecuencia es menor por lo que la diversidad tiende a decrecer ya es probable que las especies más hábiles competitivamente no tengan ninguna mortalidad densoindependiente que regule su crecimiento poblacional. Esta idea puede ser una explicación a la gran dominancia de *C. litteratum* en el Cabezo.

No obstante la perturbación por aporte de sedimentos, *C. litteratum* también domina la comunidad de Chopas por lo que se necesita precisar cuales son los efectos de la depredación y competencia así como el de la perturbación sobre ésta y otras especies que determinan en gran medida la estructura comunitaria.

Otro tipo de perturbación de mayor incidencia en los arrecifes más cercanos al continente es la actividad del hombre en éstos. En este trabajo no se cuenta con datos apropiados para evaluar el efecto de dicha actividad sobre los moluscos arrecifales. Sin embargo se puede hacer referencia a los datos y observaciones realizadas en la Isla de Enmedio, estructura con una baja riqueza específica (en relación a su área y número de subzonas someras) que constituye un foco de alta actividad turística y pesquera, como ejemplo de que es muy probable que éste tipo de perturbación influya de alguna manera en la comunidad mencionada.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Trabajos similares al presente en la sección arrecifal del Puerto de Veracruz permitirán determinar mejor el efecto de la actividad humana sobre la estructura comunitaria de los organismos en estudio.

Considerando la teoría de la heterogeneidad ambiental, se ha visto que conforme ésta aumenta se incrementa la diversidad de los moluscos y otros organismos bentónicos (Kohn, 1967; Menge, 1976; Kenneth y Wetstone, 1977; Abele, 1979; y Coleman y Cuff, 1980).

Como ya señalamos las zonas someras del arrecife brindan a sus habitantes una gran cantidad de ambientes crípticos que les permiten establecer condiciones de microhabitats donde se reducen la competencia y depredación por lo que sus poblaciones crecen con menos restricciones provocadas por este tipo de interacciones. De igual modo, en estas zonas es donde se manifiesta más el efecto de perturbaciones físicas como nortes, sedimentación, intensidad de oleaje, etc. que promueven la formación de sustratos con diferentes tamaños y contenidos orgánicos que a su vez permiten el asentamiento de diversas especies de bivalvos y otros organismos de la infauna.

Además es en esta zona donde las plantas y algas palatables a los moluscos dominan a otros organismos coloniales en la competencia por el sustrato. Este factor también contribuye a que estas sean las zonas de mayor diversidad y riqueza de los organismos en estudio.

Así, la estructura comunitaria de los moluscos arrecifales de Antón Lizardo está determinada en gran parte por la interacción entre la frecuencia de las perturbaciones físicas y biológicas, y la capacidad con la que las especies se recuperan a éstas.

## VII. DISCUSION GENERAL

No es posible atribuir a un solo factor la distribución, diversidad o abundancia de los seres vivos ya que tales factores no actúan aislados y los efectos que tienen sobre los organismos son resultado de las relaciones entre ellos.

Un arrecife coralino es un ecosistema complejo donde las interacciones bióticas y abióticas influyen sobre cada grupo en distinto modo dependiendo de su biología.

Aunque la diversidad de los moluscos arrecifales en el área de estudio está determinada por perturbaciones físicas (aportes de sedimentos terrígenos, noríes y tal vez la actividad humana) y la heterogeneidad ambiental, hay que señalar que también las interacciones biológicas son fuerzas significativas en la dinámica ambiental en la que ésta comunidad se desarrolla.

Este trabajo permite tener una primera aproximación a las causas y consecuencias que determinan la estructura comunitaria de los moluscos y constituye la materia prima para la elaboración de trabajos experimentales cuyo objetivo sea tratar de comprender la organización de ésta comunidad (por ejemplo estudios sobre exclusión competitiva entre *C. literatum*, *C. atratum* y *A. tecta americana*).

No se descarta la posibilidad de que las especies de la infauna, dado el tipo de muestreo estén subestimadas. Para lograr una mejor apreciación de estas especies otro método debe ser implementado y sería deseable desarrollar uno que no implique el uso de dragas o artefactos similares. Una alternativa puede ser realizar un muestro piloto basándose en la técnica de la pesca artesanal practicada en la zona y determinar sus ventajas y desventajas.

En cuanto a la relación especies-área, los datos obtenidos se apegan más a lo propuesto por Williams (1964). La gran heterogeneidad ambiental que caracteriza las zonas someras del arrecife es la principal promotora de la presencia de un mayor número de especies de moluscos en éstas. Quedan abiertas las puertas a futuros trabajos experimentales en los que la heterogeneidad ambiental sea medida de tal manera que se pueda obtener una mejor aproximación a la realidad observada.

Finalmente, como señalan Simberloff y Abele (1976); Simberloff (1978); Connor y McCoy (1979); Gilbert (1980); Humphreys y Kitchener (1982); Zimmerman y Bierregaard (1986) entre otros, es un error considerar la relación especies-área basada en la teoría del equilibrio dinámico como una herramienta para el diseño de reservas naturales.

La teoría asume que la composición específica es resultado de fenómenos poblacionales e ignora totalmente cualquier efecto competitivo separándose así de la tradición holística de la ecología y de la corriente principal de la ecología de comunidades (Gilbert, 1980). Las especies son tratadas como simples unidades numéricas de igual valor unas y otras, sus posibles interacciones biológicas y efectos coevolutivos son ignorados o considerados triviales (Cox y Moore, 1985).

De acuerdo a la teoría de la heterogeneidad ambiental es posible que un grupo de pequeñas reservas contengan un mayor número de especies que las presentes en una sola reserva de igual área (Simberloff y Abele, 1976; Connor y McCoy, 1979).

Para Simberloff y Abele (1976) el diseño de reservas naturales debe realizarse con objetivos específicos en mente y con un conocimiento muy claro sobre la historia de vida y ecología de las especies a preservar. Este criterio debe ser considerado en nuestro país donde cada vez es mayor la necesidad de crear espacios en los que, especies en peligro de extinción puedan recuperarse de la intensa depredación a que han sido sometidas.

En cuanto a los arrecifes coralinos, éstas observaciones deben ser tomadas en cuenta al proponer medidas conservativas para éstos o bien en la planeación de arrecifes artificiales a los que se pretenda introducir especies de importancia comercial.

Se están realizando estudios en la sección arrecifal de Veracruz cuyos resultados podrán ser comparados o analizados junto con los de éste, lo que permitirá poner a prueba las aseveraciones propuestas en el presente trabajo.

## VIII. CONCLUSIONES

Se reportan 67 especies de moluscos para el sistema arrecifal de Antón Lizardo, Veracruz; de las cuales 45 son gasterópodos y 22 de bivalvos. Esta comunidad tiende a ocupar principalmente las zonas someras y planas del arrecife, mismas que presentan una gran heterogeneidad ambiental a diferencia de las zonas profundas.

El arrecife Chopas es la estructura con los valores más altos de diversidad y riqueza específica de toda la zona de estudio.

*Cerithium litteratum*, *Astraea tecta americana* y *Barbatia candida* son las especies presentes en todas las estructuras del sistema. Las dos primeras muestran una marcada dominancia en la comunidad referida. Otras especies que están bien representadas en la mayoría de los arrecifes son *Cerithium atratum*, *Thais deltoidea*, *Siphonaria pectinata* y *Diodora cayenensis* entre otras.

Así mismo se encontró que existen especies típicas de cierta zona del arrecife: *Thais deltoidea* en la transición barlovento; *S. pectinata* en la rompiente arrecifal; *A. tecta americana* en el arrecife posterior; *C. litteratum* en la laguna y *Cyphona gibbosum* en los parches de gorgonáceos del sotavento.

El patrón de diversidad del área de estudio indica que ésta es mayor en las estructuras más cercanas a la costa, independientemente de su área y/o número de subzonas someras y que tiende a reducirse conforme aumenta la distancia al continente.

Este patrón puede explicarse por la gran cantidad de materia orgánica y sedimentos que las descargas fluviales transportan a las estructuras más próximas a la costa. Considerando estas descargas como perturbaciones físicas que junto con los nortes y las relaciones biológicas como depredación y competencia componen la gran heterogeneidad ambiental que determina la estructura comunitaria de los organismos en estudio.

En cuanto a la relación especies-área para los moluscos arrecifales de Antón Lizardo, ésta es curvilínea más que lineal. Este resultado apoya la teoría de la heterogeneidad ambiental (Williams, 1964) más que la de el equilibrio dinámico (Mac Arthur y Wilson, 1967) como parámetro que permite predecir mejor el número de especies presentes en una isla.

No obstante al integrar al área otros parámetros que reflejan la heterogeneidad ambiental se pueden obtener modelos muy sencillos que permiten hacer mejores estimaciones sobre el posible número de especies que cierta área puede contener. Este tipo de trabajos junto con información precisa sobre historias de vida es la estrategia a seguir en el diseño de reservas y parques naturales.

## IX. BIBLIOGRAFIA

- Abbott, R.T.(1974). *American Seashells. The Marine Mollusca of the Atlantic and Caribbean Coast.* Van Nostrand Reinhold, N. York. 663 pp.
- Abbot, I. (1978). Factors determining the number of land bird species on islands around South-Western Australia. *Oecologia*, 33, 221-233.
- Abele, L.G. (1976). The size of Coral Head and the Community of associated decapod Crustaceans. *Jour.of Biog.* (1976) 3: 35-47.
- Abele, L.G. y Walters(1979). Marine benthic diversity: critique and alternative explanation. *Jour of Biog.* (1979) 6: 115-26.
- Begon, Harper & Townsend (1986). *Ecology. Individuals, Populations and Communities.* Facultad de Ciencias, UNAM.
- Biología de Campo (1987). "Caracterización de las asociaciones de especies de corales escleractinios y gorgonáceos y estructura comunitaria de 5 taxa de invertebrados conspicuos en regiones arrecifales del Pto. de Veracruz, Mex. Asesores: Biol. J.J. Espejel, Biol. Gerardo Campos, Biol. Gerardo Berges y P de B. Mario Lara.
- Biología de campo (1988). "Estudios básicos para el establecimiento de recomendaciones de conservación en sustratos bentónicos arrecifales del puerto de Veracruz, México" Facultad de Ciencias, UNAM. Asesores: Biol. J.J. Espejel, P de B. Mario Lara, P de B. Claudia Padilla
- Boecklen, W.J.(1986). Effects of habitat heterogeneity on the Species-Area relationships of forest birds. *Jour of Biog.*(1986) 13: 59-68.
- Boomsma, J.J. *et al* (1987). Insular biogeography and distribution ecology of ants on the Frisian Islands. *Jour of Biog.*(1987) 14: 21-37.
- Brown & Gibson (1983). *Biogeography.* The C.V. Mosby Company. pp. 460-91.
- Coleman, N.& Cuff, W.(1980). The abundance, distribution and diversity of the Molluscs of Western Port, Australia. *Malacology* (1980) 20 (1): 35-62.
- Connell, J.H.& Orias, E.(1964). The Ecological regulation of Species diversity. *Am Nat.* 98 (908) 399-414.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reef. *Science* 199: 1302-10.
- Connor, E.F. & McCoy, E.D.(1979). The Statistics and biology of the Species-Area relationship. *Am. Nat.* 118: 823-37.
- Cox, B.& Moore, P.D.(1985). *Biogeography.* Blackwell Sci. Pub. Fourth Ed. pp. 105-35.
- Daniel, W.W.(1982). *Biostatística.* LIMUSA, México. 3a.Ed.
- Diamond J.M.; May, R.M.(1976). Island biogeography and the design of nature reserves. *In* R.M. May, *Theoretical ecology: Principles and applications.* pp. 163-186. Blackwell Scient. Pub.
- Dunn, C.P.& Loehle, C.(1988). Species-Area parameter estimation: Testing the null model of lack of relationship. *Jour of Biog.*(1988) 15:721-728.
- Gardner, A.S.(1986). The biogeography of the lizards of the Seychelles Islands. *Jour.of Biog.*(1986) 13: 237-53.
- Gilbert, F.S.(1980). The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction ? *Jour.of Biog.*(1980) 7: 209-35.
- Goreau, T.F.(1979). Corales y Arrecifes Coralinos. *Investigacion y Ciencia.* 37: 48-60.



- Hamilton, T.H. *et al* (1963). Species Abundance: Natural regulation of insular variation. *Science* 142: 1575-77.
- Harris, L.D. (1984). *The fragmented forest*. Univ. Chicago Press. pp. 71-92.
- Heller, J. (1976). The biogeography of Enid landsnails on the Aegean islands. *Jour. of Biog.* (1976) 3: 281-92.
- Houbrick, J.R. (1974). Growth studies on the genus *Cerithium* (Gastropoda:Prosobranchia) with notes on ecology and microhabitats. *Nautilus* (1974) 88 (1) pp. 14-27.
- Hughes, R.G. (1986). Theories and Models of Species abundance. *Am.Nat.* 128: 879-99.
- Humphreys, W.F. & D.J. Kitchener (1982). The effect of habitat utilization on Species-Area curves Implications for optimal reserva area. *Jour. of Biog.* (1982) 9: 391-96.
- Huston, M.A. (1979). A general hypotesis of species diversity on coral reefs. *Am.Nat.* 113: 81-101.
- Huston, M.A. (1985). Patterns of Species diversity on Coral reefs. *Ann.Rev.Ecol.* 16: 149-77.
- Jackson J.B.C. (1972). The ecology of the molluscs of Thalassia communities of Jamaica, West Indies. *Mar. Biol.* 14: 304-337.
- Jackson, J.B.C. (1977). Competition on marine hard substrate: The adaptative significance of solitary and colonial strategies. *Am.Nat.* 111 (998): 743:767.
- Jackson, J.B.C. & Hughes, R.G. (1985). Adaptative strategies of coral reefs invertebrates. *Am.Sci.* 73: 265-74.
- Jacome, P.L. (1989). Moluscos bentónicos de Veracruz, México. I. Estructura comunitaria de el arrecife Anegada de Afuera. En prensa.
- Johnson, P.M. & Simberloff, D. (1974). Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *Jour. of Biog.* (1974) 1: 149-54.
- Jordan, D.E. (1978). Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la península de Yucatán, México. *An.Centro Cien. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Auton. México* 6(1): 69-86 (1979).
- Kat, P.W. (1982). Effects of population density and substratum type on growth and migration of *Elliptio complanata* (Bivalvia:Unionidae) *Malacological Review* (1982) 15: 119-27.
- Kenneth, H.L. & Wetstone, G. (1977). Habitat complexity and invertebrates species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *Jour. of Biog.* (1977) 4: 135-42.
- Kohn, A.J. (1967). Environmental complexity and species diversity in the Gastropod Genus *Couus* on Indo-West Pacific reef platforms. *Am.Nat.* 101(919): 251-59.
- Lara, M. (1989). Zonación y caracterización de los escleractinios en el arrecife Anegada de Afuera, Veracruz, México. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM.
- Lara, M. (1990). Los arrecifes coralinos del puerto de Veracruz, México. Geomorfología, zonación y composición específica. En prensa.
- Loya, Y. (1972). Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.* 13: 100-23.
- Mac Arthur R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press.
- Meglitsch, P.A. (1978). *Zoología de los Invertebrados*. 2a. Ed. Blume pp. 293-396.
- Menge, B.A. (1976). Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity *Ecol. Monographs* (1976) 46: 355-93.
- Myers & Giller (1988). *Analytical Biogeography*. First Ed. Chapman and Hall.

- Pielou, E.C.(1979). Biogeography. John Wiley & Sons. p. 173-200.
- Preston, F.W. (1962). The canonical distribution of comonness and rarity. Ecology, 43:186-215.
- Proaño, I. y Jácome. (1989). Diversid : un programa para el análisis de diversidad de comunidades. Anales del ICMYL, UNAM. ref. 51. En prensa.
- Quinn, L.S.& Wilson, J.B.& Mark, A.F.(1987). The island biogeography of Lake Manapouri, New Zealand. Jour.of Biog.(1987) 14: 569-81.
- Rey, J.(1977). Experimental tests of island biogeography theory. In Strong, D.R. et al.(1989). Ecological communities: Conceptual issues and the evidence. Princeton Univ. Press.
- Salvat, B.(1971). Mollusques lagunaires et recifaux de l'île de Rœuavae (Australes, Polynésie) Malacological Review (1971) 4 (1): 1-15.
- Simberloff, D. (1976). Species turnover and Equilibrium Island Biogeography. Science 194: 572-78.
- Simberloff, D. (1976). Experimental zoogeography of islands: Effects of island size. Ecology, 57: 629-48.
- Simberloff, D. (1983). When is an Island Community in Equilibrium ? Science 220: 1275-77.
- Simberloff, D. & Abele, L.G.(1976). Island biogeography. Theory and conservation practice. Science 191: 285-86.
- Solem, A. (1973). Island size and species diversity in Pacific Island land snails. Malacology (1973) 14: 397-400.
- Strayer, D.(1987). Ecology and zoogeography of the fresh-water mollusks on the Hudson River Basin. Malacological Review (1987) 20: 1-68.
- Thiery, R.(1982). Environmental instability and community diversity. Biol.Rev.(1982) 57: 691-710.
- Vermeij, G.J.(1978) Biogeography and Adaptation. Patterns of Marine Life. Harvard Univ. Press.
- Wells, F.E.(1980). A comparative study of distributions of the mudwhelks *Terebralia sulcata* and *T. palustris* in a mangrove swamp in northwestern Australia. Malacological Review (1980) 13: 1-5
- Williams, G.B.(1964). Patterns in the Balance of Nature. Academic Press London.
- Williamson, M.(1989). The Mac Arthur and Wilson Theory Today. True but trivial. Jour of Biog.16:3-4
- Zar, H.J.(1984). Biostatistical Analysis. 2nd. Ed. Prentice Hall.
- Zimmerman, B.L.(1986). Relevance of the equilibrium theory of Island biogeography and Species-Area relations to conservation with a case from Amazonia. Jour of Biog (1986) 13: 133-43.