



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD
CARCINOLÓGICA Y RECLUTAMIENTO
EN SUSTRATO DURO,
EN VERACRUZ, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. EN. C. MARÍA DEL CARMEN HERNÁNDEZ ALVAREZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA

MÉXICO, D.F.

JUNIO 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



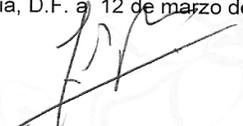
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de noviembre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **HERNANDEZ ALVAREZ MARIA DEL CARMEN** con número de cuenta **83407552** con la tesis titulada: **"Estructura de la comunidad carcinológica y reclutamiento en sustrato duro, en Veracruz, México."**, realizada bajo la dirección del **DR. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA:**

Presidente:	DR. SERGIO CHAZÁRO OLVERA
Vocal:	DR. LUIS ARTURO SOTO GONZALEZ
Vocal:	DR. RAMIRO ROMÁN CONTRERAS
Vocal:	DRA. NANDINI SARMA
Secretario:	DR. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA
Suplente:	DR. JOSÉ LUIS VILLALOBOS HIRIART
Suplente	DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 12 de marzo de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

Este trabajo se llevo a cabo gracias a:

El apoyo proporcionado por el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

La beca otorgada por el Consejo Nacional y Tecnología, número de becario 95881.

La beca complementaria de la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM.

El Comité Tutorial integrado por:

Dr. Fernando Alvarez Noguera

Dr. Luís Arturo Soto González

Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia

AGRADECIMIENTOS

La realización de la presente tesis involucró el apoyo de varias personas a las cuales deseo expresar mi reconocimiento y sincero agradecimiento.

Al Dr. Fernando Alvarez, por su gran apoyo y confianza durante el desarrollo de este proyecto, por su colaboración en el trabajo de campo y sus consejos que enriquecieron esta tesis.

A la Dra. Guillermina Alcaraz y Dr. Luís Soto, por que sus comentarios y sugerencias de principio a fin del trabajo, que ayudaron a indicar el camino a seguir.

A los miembros del jurado, Dr. Sergio Cházaro, Dr. Ramiro Román y Dra. Nandini Sarma, por sus acertadas observaciones que sirvieron para mejorar la tesis y además participaron en el examen de candidatura.

Al Dr. José Luís Villalobos por ser parte del jurado, cuyos comentarios y sugerencias enriquecieron no sólo este escrito, si no también, la formación académica y personal. Gracias por el apoyo desinteresado brindado a lo largo de este tiempo y sobretodo por tu amistad.

A la Dra. María Antonieta Aladro, que participo en el comité de candidatura y contribuyo de manera importante con sus observaciones, además de ser un ejemplo a seguir.

Gracias por su ayuda en la colecta de organismos y recuperación de bloques, ya que hicieron placentero el trabajo y facilitaron la realización de este estudio; Agradezco de manera especial a “Fernando Alvarez, Guillermina Alcaráz, José Luís Bortolini, Alejandro Botello, José Luís Villalobos, Tulio Lot, Alfredo Ordiano, Juan Carlos Ojeda, Ana Lidia Millán, Aíde Cruz, Lourdes González, Cecilia Enríquez, Antonio Celis, Maribel Badillo, Jeny Rodríguez, Alejandra Aguilar, Olga Vázquez, Elizabeth Valero, Rolando Mendoza, Araceli Argüelles” y los que en este momento escapan a la memoria y de alguna manera colaboraron con el trabajo de campo.

Gracias a los especialistas y amigos que ayudaron a identificar o verificar especies: Dra. Adriana Corona, Biol. Carlos Illescas, Dr. Francisco Solís, Dr. José Luís Villalobos, M. en C. Margarita Hermoso, Biol. Patricia Gómez, Dr. Sergio Salazar, Biol. Víctor Ochoa, M. en C. Yolanda Rojas.

A mis compañeros y amigos de la Colección Nacional de Crustáceos: Alejandro Botello, Paola Acuña, Lourdes González, Antonio Celis, Aíde Cruz, Marilú López, Rolando Mendoza, Cecilia Enríquez Gema Armendáriz, Eduardo Torres, a las chicas del taller y Ana Rita por todos los buenos momentos y esas gratas comidas, y visitas a la Flor de Valencia que hemos compartimos.

Gracias por los momentos de aliento e intercambio de información, en esas gratas horas de café: “Adriana C., Ana María C, Isabel Q., Jesús S., Margarita H., María Eugenia Z., Onia C., Pablo H., Víctor O”.

A los amigos de la UNAM, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, ICMYL, Danza y CUC; por brindarme su amistad y su apoyo cuando lo he requerido muchas gracias!

Adriana Corona, Onia Castañeda, Rosa Florido, Isabel Quintana, Patricia Schmidtsdorf, Patricia Rangel, Andrea Raz-Guzman, Leticia Huidobro, Celina Bernal, Rocío Acosta, Yolada Rojas, Katya Franco, Delia Domínguez, Brisia Jon, Gonzalo García, Rocío Martínez, María Eugenia Zamudio, Jesús Soto, Ana Cabañas, Alejandro Estradas, Ruth Luna, Carmen Espinosa, Víctor Ochoa, Pablo Hernández, Alejandro Granados, Francisco Solís, Ricardo Ramírez, Sarita Frontana, Ignacio Palomar, Alma Pérez, Marco Antonio Jiménez, Nayeli Domínguez, Ricardo Rojas, Adriana Barbosa, Arturo Alvarez, Eva, Adriana Gaytan; Patricia Andrade, Alicia Castell, Evelyn, Paloma Suárez, Alma Ramírez, Martha López, Belinda, Natalia Aysah, Jenny Vázquez, Araceli Morales, Laguna Cardenas, Lorena, Pilar Valcalle; Guillermo Rivas, Lourdes Ramírez, Jorge Dávila, Andrea Bernal ; Mauricia Borja, Alejandra Briseño, Andrea Navarro, Irma Peralta, David Vázquez, Héctor Nieto, Humberto Molina, Beatriz Rodríguez, Margarita Hermoso, Martín Quijano, Enriqueta G., Francisco Valadez, Isabel Cristina, Irene Roque, Amparo Tapia... y a todos los buenos amigos que en este momento escapan a mi memoria; me apoyaron y me dieron ánimo para concluir este trabajo y llegar hasta este grato momento, mil gracias!!!.

A mis amiga casi de la infancia, Ruth, Elizabeth, Dolores y Ana Laura.

*Con todo mi cariño y admiración a mis Padres:
Rosa y Julio*

*Con amor a mis hermanos,
Lourdes y Julio*

*Con gran cariño a quienes me hacen disgustar y ser feliz:
Cristian, Karla, Antonio y Pamela*

Gracias por estar conmigo

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
OBJETIVOS GENERALES	6
ÁREA DE ESTUDIO	6
CAPÍTULO I	10
Estructura De La Comunidad Intermareal De La Mancha Y Montepío	
INTRODUCCIÓN	10
OBJETIVOS PARTICULARES	11
HIPÓTESIS	11
MATERIAL Y MÉTODO	12
TRABAJO DE CAMPO	12
TRABAJO TAXONÓMICO	12
ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD (PARÁMETROS ECOLÓGICOS)	13
RESULTADOS DE LA COMUNIDAD	14
ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD	17
a) RIQUEZA ESPECÍFICA	17
b) DENSIDAD	20
c) DOMINANCIA	24
d) DIVERSIDAD	27
VARIACIÓN ANUAL	28
DISCUSIÓN	32
CONSIDERACIONES GENERALES	32
ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD	33
a) RIQUEZA ESPECÍFICA	33
b) DENSIDAD	34
c) DOMINANCIA	35
d) DIVERSIDAD	37
VARIACIÓN ANUAL	37
CONCLUSIONES	39

CAPÍTULO II Reclutamiento	41
INTRODUCCIÓN	41
OBJETIVOS PARTICULARES	43
HIPÓTESIS	44
MATERIAL Y MÉTODO	44
RESULTADOS	45
RECLUTAMIENTO ANUAL	48
RECLUTAMIENTO BIMESTRAL	52
DISCUSIÓN	56
RECLUTAMIENTO ANUAL	59
PROCESO DE RECLUTAMIENTO	62
RECLUTAMIENTO BIMESTRAL	68
CONCLUSIONES	69
CAPÍTULO III Comparación De La Comunidad Natural vs El Reclutamiento	70
INTRODUCCION	70
OBJETIVOS PARTICULARES	71
HIPÓTESIS	71
RESULTADOS	72
FACTORES AMBIENTALES	72
FACTORES BIOLÓGICOS	73
DISCUSIÓN	78
FACTORES AMBIENTALES	78
FACTORES BIOLÓGICOS	79
CONCLUSIONES	83
DISCUSIÓN GENERAL	84
CONCLUSIÓN GENERAL	90
LITERATURA CITADA	91
APÉNDICE 1.-Tablas de Análisis de Varianza y prueba de T	106
APÉNDICE 2.- Publicación	112

RESUMEN

Se estudió la estructura de la comunidad intermareal y los procesos de reclutamiento en dos localidades La Mancha y Montepío, Veracruz, con especial énfasis en los crustáceos. Se efectuaron colectas bimestrales de julio 2003 a septiembre 2004, para el estudio del sustrato natural. Para el estudio del reclutamiento se depositaron 30 bloques colectores de 27 x 11 x 9 cm. Cada dos meses se agregaron tres bloques y se retiraron tres para identificar las especies que se reclutaron en el nuevo espacio, a los siguientes dos meses se agregaron tres bloques más y se retiraron los bloques de dos y cuatro meses de estadía. En la comunidad se recolectaron 6,801 organismos, agrupados en seis órdenes, 25 familias, 44 géneros y 69 especies. Las familias con mayor riqueza fueron Alpheidae con 12% de las especies, Porcellanidae, Gammaridae y Majidae con 9% cada una y Cirolanidae con 7%; las 20 familias restantes representaron el 52% de la riqueza específica. El análisis Olmstead-Tükey determinó que las especies dominantes representan el 35%, las ocasionales el 49%; en La Mancha las comunes son 5% y las indicadoras 11%, en Montepío los porcentajes de las especies comunes fueron 11% y las indicadoras el 5%. Los intervalos que se obtuvieron de los índices de diversidad fueron 1.27 a 3.98 bits, los de equidad oscilaron de 0.33 a 0.92 y la dominancia de 0.08 a 0.66. La equidad fue alta y la dominancia baja, lo que permite determinar que son ambientes maduros, capaces de recuperarse en poco tiempo de perturbaciones físicas causados por fenómenos naturales. Los grupos principales que se reclutaron durante el estudio fueron: Poriphera, Cnidaria, Sipunculida, Anellida, Echinodermata, Mollusca y Crustacea, más un grupo amplio de macroalgas. Se observó que se presentaron dos modalidades para el inicio del proceso de colonización: el primero es el reclutamiento de algas filamentosas y calcáreas. El segundo fue la presencia de poliquetos. El patrón de mayor riqueza de especies en La Mancha que en Montepío que se observó a través del estudio de la comunidad se repitió con los resultados de diversidad obtenidos en los sustratos artificiales. Los organismos que se capturaron en los sustratos artificiales estuvieron conformados por dos grupos de especies, las existentes en la comunidad rocosa y las que no se habían registrado en ella. El resultado de los muestreos con sustratos artificiales es complementario al de la comunidad y sugiere que la comunidad está bien conservada y ofrece pocos espacios para el reclutamiento de nuevas especies.

ABSTRACT

The community structure and the recruitment process were studied at two sites, La Mancha and Montepio, in Veracruz, with special reference to the species of Crustacea. Bimonthly samples were obtained from July 2003 to September 2004 for the study of the natural community. For the study on recruitment 30 collecting blocks, 27 x 11 x 9 cm, were placed in the collecting sites. Every two months three blocks were added and three recovered to identify what species were arriving to the new substrates, after two months another three blocks were added and the blocks two and four months old were recovered. A total of 6,801 organisms were collected in the natural community, representing six orders, 25 families, 44 genera and 69 species. The most species-rich families were Alpheidae with 12% of the species, Porcellanidae, Gammaridae and Majidae with 9% each, and Cirolanidae with 7%; the remaining 20 families contributed with 52% of the species. An Olmstead-Tukey analysis showed that 35% of the species were dominant and 49% occasional; at La Mancha 5% of the species were common and 11% indicator, at Montepio 11% were common and 5% indicator. The values for the diversity, evenness, and dominance indexes ranged from 1.27 to 3.98 bits, 0.33 to 0.92, and 0.08 to 0.66, respectively. Evenness is considered as high and dominance low, suggesting that the habitats are mature and capable of recovering after short periods of time from natural physical disturbances. The main groups that appeared during the study were Poriphera, Cnidaria, Sipunculida, Anellida, Echinodermata, Mollusca and Crustacea, plus a numerous group of algae. Two possible paths of recruitment and colonization were observed, first one in which calcareous and filamentous algae arrive first and a second one in which polychates are the first colonizers. The pattern of higher species richness detected at La Mancha through the study of the natural community was also found through the recruitment study. The species that were collected on the artificial substrates represent both species that were already recorded in the natural community and species that were new. The results of the sampling using artificial substrates is complementary to that of the natural community and suggests that the community has a good degree of conservation offering few spaces for the recruitment of additional species.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La comunidad biótica se define como el conjunto de organismos de varias especies “biocenosis”, que coexisten en un espacio definido llamado biotopo, el cual ofrece las condiciones necesarias para su supervivencia. Es importante conocer la estructura de la comunidad es importante, ya que con ello se sabe el estado de madurez y se pueden realizar predicciones, respecto al tiempo que tarda en recuperarse después de algún disturbio meteorológico. La zona costera depende de la oscilación de factores abióticos que se producen por las variaciones temporales que afectan a la región, como las tormentas tropicales, por lo que para poder estudiar estos cambios ha sido indispensable establecer una zonación, la cual se realiza de acuerdo a las características físicas, químicas y biológicas que predominan. Los límites entre estas divisiones son aceptadas por la mayoría de los investigadores.

La zona intermareal de sustrato rocoso se caracteriza por la heterogeneidad espacial, amplitud de mareas, acción del oleaje, temperatura, luz, salinidad y oxígeno disuelto como los principales factores abióticos que determinan la estructura de la comunidad (riqueza de especies, biomasa, abundancia y diversidad).

El impacto de estos factores abióticos se describe a continuación

- a)** La heterogeneidad espacial produce un incremento en el número de especies y sus abundancias, por el número de microhábitats que se presentan (Sevilla, 1977; Nybakken, 2001).
- b)** La amplitud de mareas señala las principales zonas de influencia para organismos que requieren estar siempre bajo el agua, emergidos o en una franja donde se presente diariamente condiciones de inmersión y emersión (Vegas, 1971; Reseck, 1988).
- c)** La acción del oleaje presenta una relación con las dos variables anteriores, para limitar el establecimiento de los organismos ya que varía los mecanismos y adaptaciones para su anclaje (Vegas, 1971; Nybakken, 2001).

- d) La transparencia del agua favorece la penetración de la luz, lo que ayuda al desarrollo de algas y fanerógamas, esta vegetación brinda protección contra depredadores a los organismos sésiles y vágiles (Rodríguez, 1972; Menge *et al.*, 1986; Buschmann, 1992; Chapman, 1992).
- e) Las variaciones de temperatura y salinidad causadas por los periodos de desecación, han llevado a los organismos a desarrollar adaptaciones morfológicas y fisiológicas para tolerar estos cambios (Dayton, 1971; Rodríguez, 1972; Connell, 1975; Underwood y Denley, 1981).

Los factores anteriormente mencionados llevaron a Stephenson y Stephenson (1949) y Peres (1961) a presentar esquemas de zonación en las comunidades asociadas a facies rocosas. Pielou (1966) y Menge y Lubchenco (1981) establecieron que existe un gradiente latitudinal ascendente en el número de especies y afirman que las variaciones en la diversidad se deben a cambios en el ambiente. Los trabajos realizados por Paine (1966), Dayton (1971), Menge (1976) y Menge y Lubchenco (1981) muestran que la distribución espacial de comunidades bénticas de la zona intermareal y describen los factores que afectan la distribución de la comunidad. Considerando estas contribuciones, Witman (1985) concluyó que las perturbaciones ambientales representan un papel importante para determinar la abundancia de las especies, la distribución y la diversidad de las comunidades. Kaandrop (1986) confirmó de manera independiente que los factores que afectan la composición y la abundancia de las comunidades intermareales son la acción del oleaje, la topografía, la dureza del sustrato, la influencia de la luz, las condiciones climáticas, los factores biológicos y el tiempo entre mareas.

En síntesis, la zona rocosa intermareal alberga numerosas especies por su alta heterogeneidad espacial (Brusca, 1980), lo que favorece el establecimiento de diversas especies de invertebrados asociados a vegetación y a oquedades, donde encuentran protección contra las variaciones en las condiciones ambientales asociadas a los ciclos de mareas (Abele, 1974, 1977; Brusca, 1980; Ruesink, 2007). La riqueza específica y abundancia de organismos en sustratos duros se utiliza para conocer ciclos de perturbación y regeneración, el estado de salud de la comunidad y para identificar zonas de alta diversidad (Moran y Reaka, 1988, 1991; Benedetti-Cecchi, 2006; Zhuang, 2006; Stachowicz y Byrnes, 2006; Raffaelli, 2006; Ieno *et al.*, 2006; Duffy y Stachowicz, 2006).

En el Golfo de México las zonas que presentan sustratos duros se diferencian espacialmente de acuerdo a su origen y han sido clasificadas como: a) formaciones de piedra caliza, comunes a lo largo de la costa de la península de Yucatán; b) arrecifes de coral, de los cuales, los de mayor importancia son isla Lobos, el Puerto de Veracruz, Antón Lizardo y Cayo Arcas; c) derrames de lava asociados a sierras adyacentes a la línea de costa, como en la región de los Tuxtlas y d) estructuras construidas por el hombre como muelles, puertos, escolleras y plataformas, numerosas en áreas portuarias (Britton y Morton, 1988).

La costa Veracruzana, presenta algunas localidades con sustrato duro, este ambiente se encuentra restringido a la zona de los arrecifes en el puerto de Veracruz y Antón Lizardo; los Tuxtlas y el Morro de La Mancha, que a su vez representan unas de las pocas localidades de la porción mexicana del Golfo de México con una comunidad intermareal en sustratos duros. Esto confiere a la zona relevancia zoogeográfica, caribeña o antillana por poseer estas pequeñas “islas” con hábitats apropiados para las especies de afinidad tropical (Raz-Guzman *et al.*, 1992).

Estudios previos (Hernández, 2002; Hernández y Alvarez, 2007) registraron que la comunidad intermareal asociada al sustrato rocoso en Montepío, Veracruz, esta compuesta por especies de afinidad tropical. Además se determinó que la composición de especies cambia continuamente con un promedio de 39% especies ocasionales en cada muestreo, esto sugiere que los cambios estacionales promueven un intenso recambio de especies.

A partir de lo anterior se propuso conocer una nueva localidad en el estado de Veracruz, para determinar si la comunidad de crustáceos presentan el mismo patrón, además de obtener registros relacionados con la magnitud del recambio de especies, en una escala de tiempo mensual. Al mismo tiempo, reconocer el modelo de reclutamiento de especies a sustratos artificiales de la zona intermareal, para inferir cuál es la influencia del “pool larval” en la composición de especies en la comunidad.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar y analizar la variación anual de la comunidad de crustáceos de la zona rocosa intermareal en el Morro de La Mancha y Montepío.

Predecir mediante observaciones bimestrales, las especies que se recluten en los bloques de sustrato artificial y compararlas con las capturadas en la comunidad.

Se adoptó una estructura de tres capítulos subsecuentes que abordan los diferentes aspectos que permiten inferir la estructura de la comunidad carcinológica en sustrato natural y artificial. El primer capítulo abarca el registro de especies en las dos localidades y la variación en un año de la estructura de la comunidad. El segundo capítulo comprende el análisis de la comunidad, además de comparar la variación anual y bimestral en el sustrato artificial. El tercer capítulo analiza los parámetros ambientales de las localidades y compara la comunidad con los resultados de la comunidad de sustrato artificial. Al final de estos capítulos se presentan una discusión y conclusiones de los tres capítulos para dar un panorama general de los resultados del estudio en la comunidad de crustáceos en sustrato natural y artificial.

ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio se encuentra situada en la porción norte de la provincia Caribeña que abarca hasta Cabo Rojo, en el norte de Veracruz, a partir de donde empieza la provincia Carolineana (Briggs, 1974). La mitad de las especies de esta zona presentan distribución caribeña y el resto antillana o carolineana (Alvarez y Villalobos, 1997), por lo que se sugiere un carácter de transición para esta zona de Veracruz (Raz-Guzman *et al.*, 1992; Raz-Guzman y Sánchez, 1996).

Desde el punto de vista meteorológico, el área se encuentra bajo la influencia de disturbios cíclicos provocados por la época de nortes que ocasionan una mayor intensidad del oleaje así como la resuspensión del sedimento, lo que provocó diferente grado de estrés en los organismos que ahí habitan. Estas perturbaciones cíclicas modifican de manera importante tanto el sustrato como la composición de especies que ahí se establecen.

El Morro de La Mancha se ubica en el municipio de Actopan, Veracruz ($19^{\circ}35' N$, $96^{\circ}22' W$) (Figura 1). Se localiza aproximadamente a 30 km al noroeste de ciudad José Cardel (km 27.5 de la carretera federal número 180 Cardel-Nautla). Presenta un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano {AW₂}, con temperatura media anual de $24.6^{\circ} C$, con precipitación promedio de 1430 mm por año. La Mancha se ubica en una sección de la planicie costera sur del Golfo de México, en contacto con el macizo montañoso del eje Neovolcánico transversal. La llanura litoral actual incluye: a) una depresión prelitoral con lagunas y pantanos, b) dunas transversales recientes, las cuales desplazaron a los antiguos cordones litorales y c) costa mixta de forma irregular que se altera con playas estrechas de poco oleaje y acantilados.

Montepío se ubica en el municipio de San Andrés Tuxtla, Veracruz ($18^{\circ}28'31'' N$, $95^{\circ}17'58'' W$) (Mapa 1). Presenta un clima tropical y su régimen térmico es cálido-regular con temperatura media anual de $24.6^{\circ} C$ con gran precipitación pluvial (Andrle, 1964; Soto, 1976). Los estudios geológicos describen los materiales más antiguos en la zona como arcillas, tobáceas y areniscas, de grano mediano a grueso, con altos porcentajes de material volcánico, provenientes del Oligoceno (Ríos-Macbeth, 1952). Las formas recientes se crearon por derrames basálticos del Pleistoceno. La zona presenta siete principales centros de erupción entre los que destacan los volcanes de San Martín Pajapan, Santa Marta y San Martín Tuxtla (Andrle, 1964). Debido a esto, el área de los Tuxtlas presenta un relieve rocoso provocado por la actividad volcánica que se refleja en el litoral, donde se observan las playas bajas con cordones de dunas interrumpidas por acantilados de roca basáltica. El litoral rocoso se extiende desde el área costera, situado al norte del volcán San Martín, hasta la zona del cerro Pelón-Pajapan, o de Punta Puntilla a Punta San Juan. Sin embargo, existen playas de diferentes dimensiones creadas por las corrientes fluviales que interrumpen los acantilados basálticos.

Son los productos volcánicos fundamentalmente los que condicionan el relieve, ya que los derrames de lava definen la estructura de la red fluvial y la presencia de los acantilados, mientras que las cenizas y otros productos piroclásticos forman pendientes suaves. La morfología costera se define por la acción de las olas sobre las lavas basálticas, que producen acantilados verticales y entrantes abruptas, así como por el depósito de sedimentos en las desembocaduras de ríos que tienden a formar barras y playas (Martín-del Pozzo, 1997).

En el área se presentan principalmente escurrimientos de lava del volcán San Martín que penetran al mar, lo que crea un sustrato propicio para el establecimiento de una gran variedad de algas con crecimiento en rosetas. Los invertebrados marinos que dominan son colonias de erizos, anémonas y pequeños manchones de coral donde se alojan organismos pertenecientes a otros taxa como Annelida, Mollusca, Sipunculida, Echinodermata y Crustacea.



Mapa 1. Área de estudio, estado de Veracruz, México

CAPÍTULO I

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD INTERMAREAL DE LA MANCHA Y MONTEPIÓ

INTRODUCCIÓN

Entre los estudios de comunidades bénticas es relevante mencionar los de Paine (1966), Dayton (1971), Menge (1976) y Menge y Lubchenco (1981). Estos autores sugirieron que los patrones de tamaño y utilización espacial del sustrato pueden ser factores organizadores de las comunidades. Además, Menge y Lubchenco (1981) estudiaron la distribución espacial de la comunidad del hábitat intermareal. Witman (1985) concluyó que las perturbaciones juegan un papel importante en la determinación de la abundancia de las especies, en la distribución de éstas y en la diversidad de las comunidades.

Varios autores han observado que los principales factores ambientales que afectan la composición y abundancia de las comunidades intermareales son: la acción del oleaje, la topografía, la dureza del sustrato, la influencia de la luz, las condiciones climáticas y los ciclos de mareas (Kaandrop, 1986; Balata *et al.*, 2007; Finke *et al.*, 2007; Menge *et al.*, 2007; Schneider y Helmuth, 2007; Ward, 2007).

Respecto a la competencia, depredación y herbivoría en la estructura y dinámica de la comunidad en la zona rocosa intermareal, Menge (1976) estableció que las hipótesis de organización de la comunidad y la diversidad de especies son complementarias a la competencia y depredación, lo que se aprecia claramente en los niveles tróficos superiores y no así en los herbívoros. Chapman (1992) mencionó que la presencia de vegetación en la zona rocosa favorece el aumento del número de especies y con ello, el hábitat se vuelve complejo y diverso. Jompa y Mccook, (2002) estudian el efecto de la competencia y herbivoría en la relación de corales y algas pardas. Spencer y Tanner (2008) trabajan con el modelo de Lotka-Volterra de competencia, y aseguran que el modelo estocástico de series de

tiempo puede ayudar a realizar predicciones de la dinámica de poblaciones o de comunidades en organismos sésiles, además de considerar las variables ambientales y cómo afectan en la estructura de la comunidad.

El gradiente latitudinal, la estacionalidad, la temperatura del agua, el nivel de eutroficación, la competencia y la depredación son factores que intervienen en determinar la abundancia y la riqueza específica (Underwood y Denley, 1981; Butler, 1989; Elliott y Ducrotoy, 1991; Chan *et al.*, 2008); por lo que el análisis de los factores ambientales y bióticos, son importante para poder predecir su estructura, además de conocer cuáles son las especies clave dentro de la comunidad, ya que son las que soportan los cambios estacionales, y podemos utilizarlas como indicadoras. En síntesis, de las ideas expuestas surge la incógnita sobre el funcionamiento de la comunidad intermareal de sustrato duro y la necesidad de asociar las variaciones de la abundancia y riqueza de especies en distintas épocas. Por lo que este estudio, se centra en analizar el patrón similar que presentan las especies registradas durante un año en colectas bimestrales.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- 1.-Determinar en el Morro de La Mancha y Montepío, Veracruz, la estructura de la comunidad (composición, distribución, abundancia y diversidad).
- 2.-Establecer los cambios temporales y espaciales en un ciclo anual en el área de estudio.
- 3.-Comparar la estructura de la comunidad intermareal en las localidades y determinar si existe un patrón general que las incluya.

HIPÓTESIS

La composición específica que se encuentre en el Morro de La Mancha y Montepío presenta un recambio de especies, asociado a los cambios estacionales.

MATERIAL Y MÉTODO

TRABAJO DE CAMPO

En el Morro de La Mancha y Montepío, se realizaron muestreos bimestrales en la facie rocosa intermareal durante un año, en cada muestreo se obtuvieron tres réplicas de 3.5 kg, se registró la fecha del muestreo, el volumen desplazado y el peso húmedo de cada réplica. En La Mancha se realizaron siete colectas y en Montepío cuatro. La colecta fue manual y para fragmentar la roca se utilizó cincel y martillo; cada muestra se depositó en bolsas de rafia de malla fina (< 0.5 mm abertura) con asas, para evitar la pérdida de organismos. El peso húmedo se midió con dinamómetro (± 100 g de precisión) y el volumen desplazado en un recipiente graduado cada 250 ml, con el fin de estandarizar por unidad de volumen los valores de riqueza específica, abundancia y densidad. Las rocas se fragmentaron para obtener los invertebrados asociados a ella. Los crustáceos, moluscos, sipuncúlidos, poliquetos, equinodermos y esponjas se preservaron en alcohol al 70%.

TRABAJO TAXONÓMICO

Los crustáceos capturados se identificaron a nivel específico con el uso de literatura especializada (Rathbun, 1930; Provenzano, 1959; Barnard, 1969; Barnard y Barnard, 1983; Gosner, 1971; Chace, 1972; Bousfield, 1973; Gore y Abele, 1976; Menzies y Kruczynski, 1983; Dardeau, 1984; Williams, 1984; Abele y Kim, 1986; Kensley y Schotte, 1989). Para cada especie se determinó su abundancia y densidad (org/l), con el fin de analizar la variación anual intraespecífica e interespecífica. Los ejemplares recolectados se depositaron en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD (PARÁMETROS ECOLÓGICOS)

Para efectuar el análisis de la estructura comunitaria se llevó a cabo diferentes procedimientos con el propósito de describir cada muestra y la variación de éstas a lo largo del tiempo de muestreo.

- a)** Se determinó la riqueza específica global y para cada bimestre; por familia, para las dos localidades.
- b)** Se analizaron las comunidades por su densidad para identificar las familias y especies con mayor y menor densidad (org/l). Así mismo, se determinó bimestralmente la densidad de crustáceos capturados.
- c)** Se determinó la dominancia de las especies que integran la comunidad intermareal por su densidad y biomasa, mediante la técnica de asociación de Olmstead-Tükey (Sokal y Rohlf, 1981).
- d)** Se estimaron los índices ecológicos de diversidad (H'), diversidad máxima (H'_{max}), equidad (J') y dominancia (\log_2), mediante los índices de Shannon y Wiener, basados en el criterio de Gray (1981, 2000).
- e)** Para definir la estacionalidad que presentaron las especies en la comunidad se utilizó la técnica de agrupamiento (análisis cluster) por distancias euclidianas y el método de Ward, para asociar los valores de densidad; se empleó el paquete estadístico STATISTICS II ® para Windows ®.
- f)** Se efectuaron análisis de varianza de las diferencias mensuales de los parámetros ecológicos de riqueza específica, densidad, abundancia y diversidad en cada localidad y entre ellas.
- g)** Se representó la media y error estándar de los parámetros ecológicos (riqueza específica y densidad), se realizaron gráficas de caja para mostrar la variación en el tiempo.

RESULTADOS DE LA COMUNIDAD

La lista de especies de las dos localidades de Veracruz mostró que el phylum Crustacea, estuvo representado por 6,801 organismos que pertenecen a seis órdenes, 25 familias, 44 géneros y 69 especies, los cuales se enlistan a continuación, a el nivel de familia, por el arreglo propuesto por Martin y Davies (2001), y alfabéticamente para los géneros y especies.

Superclase Crustacea Pennant, 1777

Clase Maxillopoda Dahl, 1956

Subclase Thecostraca Grygier, 1985

Infraclase Cirripedia Burmeister, 1834

Superorden Thoracica Darwin 1854

Orden Sessilia Lamarck, 1818

Suborden Balanomorpha Pilsbry, 1916

Superfamilia Chthamaloidea Darwin, 1854

Familia Catophragmidae Utimoni, 1968

Género *Chthamalus* Ranzani, 1817

Chthamalus fragilis Pilsbry, 1916

Superfamilia Coronuloidea leach, 1817

Familia Tetraclitidae Gruvel, 1903

Subfamilia Tetraclitinae Gruvel, 1903

Género *Tetraclita* Hiro, 1939

Tetraclita stalactifera Lamarck, 1818

Tetraclita floridana Pilsbry, 1916

Superfamilia Balanoidea Leach, 1817

Familia Balanidae Leach, 1817

Subfamilia Balaninae Leach, 1817

Género *Balanus* Costa, 1778

Balanus sp. 1

Subfamilia Megabalaninae Newma, 1979

Género *Megabalanus* Hoek, 1913

Megabalanus tintinnabulum (Linnaeus, 1758)

Clase Malacostraca Latreille, 1806

Subclase Hoplocarida Calman, 1904

Orden Stomatopoda Latreille, 1817

Suborden Unipeltata Latreille, 1825

Superfamilia Gonodactyloidea Giesbrecht, 1910

Familia Gonodactylidae Giesbrecht, 1910

Género *Neogonodactylus* Manning, 1995

Neogonodactylus curacaoensis Schmitt, 1924

Neogonodactylus oerstedii (Hansen, 1895)

Subclase Eumalacostraca Grobden, 1892

Superorden Peracarida Calman, 1904

Orden Amphipoda Latreille, 1816

Suborden Gammaridea Latreille, 1803

Familia Ampithoidae Stebbing, 1899

Género *Ampithoe* Latreille, 1816
Ampithoe sp. 1
 Familia Corophiidae Dana, 1849
 Género *Corophium* Latreille, 1806
Corophium tuberculatum Shoemaker, 1939
Corophium sp. 1
 Género *Erichthonius* Milne-Edwards, 1830
Erichthonius sp. 1
 Género *Lembos* Bate, 1857
Lembos sp. 1
 Familia Gammaridae Leach, 1813
 Género *Elasmopus* Costa, 1853
Elasmopus pecteniscrus (Bate, 1862)
Elasmopus spinidactylus Cheureux, 1907
Elasmopus sp. 1
Elasmopus sp. 2
 Género *Maera* Leach, 1814
Maera inaequipes (Costa, 1851)
Maera sp. 1
 Familia Hyalidae Bulycheva, 1957
 Género *Allorchestes* Dana, 1849
Allorchestes sp. 1
 Género *Huale* Rathke, 1837
Huale plumulosa (Stimpson, 1853)
Huale sp. 1
Huale sp. 2
Huale sp. 3
 Familia Ischyroceridae Stebbing, 1899
 Género *Ischyrocerus* Stebbing, 1899
Ischyrocerus sp. 1
 Familia Podoceridae Leach, 1814
 Género *Podocerus* Leach, 1814
Podocerus sp. 1
 Orden Isopoda Latreille, 1817
 Suborden Flabellifera Sars, 1882
 Familia Cirolanidae Dana, 1853
 Género *Cirolana* Leach, 1818
Cirolana parva Hansen, 1890
 Género *Colopisthus* Richardson, 1902
Colopisthus parvus Richardson, 1902
 Familia Corallanidae Hansen, 1890
 Género *Excorallana* Stebbing, 1904
Excorallana sexticornis (Richardson, 1901)
Excorallana tricornis (Hansen, 1890)
Excorallana sp. 1
 Familia Sphaeromatidae A. Milne Edwards, 1840
 Subfamilia Dynameninae Bowman, 1981
 Género *Ischromene* Racovitza, 1908
Ischromene barnardi (Menzies y Glynn, 1968)
 Género *Paradella* Harrison y Holdich, 1982
Paradella quadripunctata (Menzies y Glynn, 1968)

Orden Tanaidacea Dana, 1849
 Suborden Tanaidomorpha Sieg, 1980
 Superfamilia Paratanaoidea Lang, 1949
 Familia Leptocheliidae Lang, 1973
 Género por determinar sp.
 Orden Decapoda Latreille, 1803
 Suborden Pleocyemata Burkenroad, 1963
 Infraorden Caridea Dana, 1852
 Superfamilia Alpheoidea Rafinesque, 1815
 Familia Alpheidae Rafinesque, 1815
 Género *Alpheus* Fabricius, 1798
 Alpheus bahamensis Rankin, 1898
 Alpheus bouvieri A. Milne-Edwards, 1878
 Alpheus cristulifrons Rathbun, 1900
 Alpheus malleator Dana, 1852
 Alpheus nuttingi (Schmitt, 1924)
 Alpheus normanni Kingsley, 1878
 Género *Synalpheus* Bate, 1888
 Synalpheus curacaoensis Schmitt, 1924
 Synalpheus frietzmülleri Coutière, 1909
 Synalpheus townsendi Coutière, 1910
 Infraorden Anomura H. Milne Edwards, 1832
 Superfamilia Coenobitoidea Dana, 1851
 Familia Diogenidae Ortmann, 1892
 Género *Calcinus* Dana, 1851
 Calcinus tibicen (Herbst, 1791)
 Género *Clibanarius* Dana, 1852
 Clibanarius antillensis Stimpson, 1862
 Clibanarius vittatus (Bosc, 1802)
 Superfamilia Galattheoidea Samouelle, 1819
 Familia Porcellanidae Haworth, 1825
 Género *Clastoetochus* Haig, 1957
 Clastoetochus nodosus (Streets, 1872)
 Género *Megalobrachium* Stimpson, 1858
 Megalobrachium soriatum (Say, 1818)
 Género *Neopisosoma* Haig, 1960
 Neopisosoma angustifrons (Benedict, 1901)
 Género *Petrolisthes* Haig, 1962
 Petrolisthes armatus (Gibbes, 1850)
 Petrolisthes jugosus Streets, 1872
 Petrolisthes marginatus Stimpson, 1859
 Infraorden Brachyura Latreille, 1803
 Sección Eubrachyura de Saint Laurent, 1980
 Subsección Heterotremata Guinot, 1977
 Superfamilia Leucosioidea Samouelle, 1819
 Familia Leucosiidae Samouelle, 1819
 Género *Uhlias* Stimpson, 1871
 Uhlias limbatus Stimpson, 1871
 Superfamilia Majoidea Samouelle, 1819
 Familia Majidae Samouelle, 1819
 Subfamilia Acanthonychinae (Smith, 1838)

Género *Acanthonyx* Latreille, 1825
Acanthonyx petiverii H. Milne Edwards 1834
Subfamilia Mithracinae Balss, 1929
Género *Epialtus* Milne Edwards, 1834
Epialtus dilatatus A. Milne Edwards, 1878
Género *Microphrys* H. Milne Edwards, 1851
Microphrys interruptus Rathbum, 1920
Género *Mithrax* Desmarest, 1823
Mithrax cinctimanus (Stimpson, 1860)
Mithrax tortugae Rathbum, 1920
Sección Brachyrhyncha Borradaile, 1907
Superfamilia Xanthoidea MacLeay, 1838
Familia Carpiliidae Ortmann, 1893
Género *Carpilus* Leach, 1823
Carpilus corallinus (Herbst, 1783)
Familia Menippidae Ortmann, 1893
Género *Eriphia* Latreille, 1817
Eriphia gonagra (Fabricius, 1781)
Género *Menippe* De Haan, 1833
Menippe mercenaria (Say, 1818)
Menippe nodifrons Stimpson, 1859
Género *Ozius* H. Milne Edwards, 1834
Ozius reticulatus (Desbonne y Schramm, 1867)
Familia Panopeidae Ortmann, 1893
Género *Micropanope* Stimpson, 1871
Micropanope urinator (A. Milne Edwards, 1881)
Familia Pilumnidae Samouelle, 1819
Género *Pilumnus* Leach, 1815
Pilumnus dasypodus Kingsley, 1879
Familia Xanthidae Mac Leay, 1838
Género *Platypodiella* Guinot, 1967
Platypodiella spectabilis (Herbst, 1794)
Superfamilia Grapsidoidea MacLeay, 1838
Familia Grapsidae MacLeay, 1838
Género *Pachygrapsus* De Man, 1896
Pachygrapsus transversus (Gibbes, 1850)

ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD

a) RIQUEZA ESPECÍFICA

Las curvas acumulativas de especies se fueron incrementando con el tiempo en ambas localidades, obteniendo los valores máximos en La Mancha, ambos sitios tuvieron tendencia logarítmica con periodos asintóticos; la última fase, en los meses de julio y septiembre sólo se incrementaron dos especies por mes (Fig. 1.1).

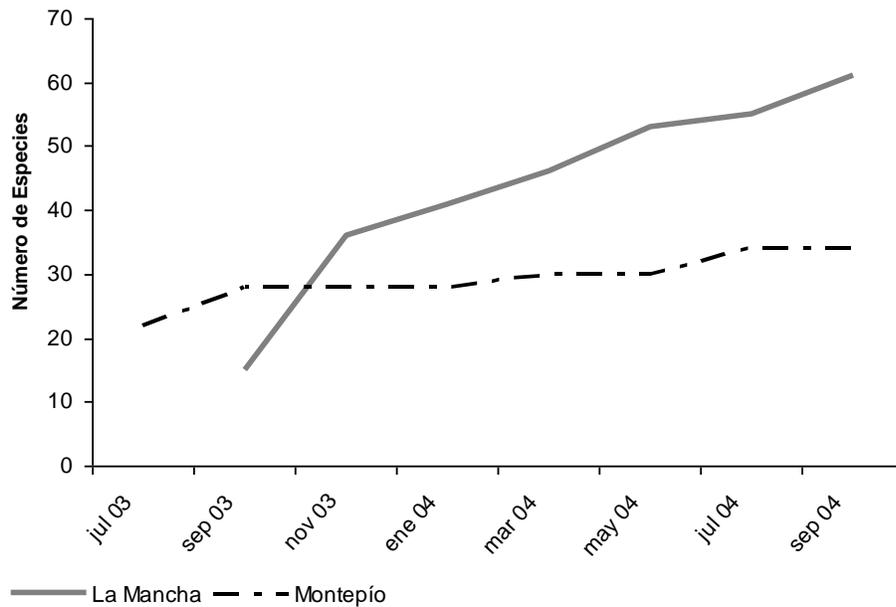


Figura 1.1. Número de especies acumuladas durante los muestreos bimestrales realizados en La Mancha y Montepío, Veracruz.

El patrón general en la estructura de la comunidad carcinológica para ambas localidades, manifestó que las familias con mayor riqueza específica fueron: Porcellanidae, Cirolanidae, Hyalidae y Menippidae, además en La Mancha otras taxa que destacaron fueron Gammaridae, Alpheidae y Majidae (Fig. 1.2).

La variación de riqueza de especies a través del tiempo mostró que el promedio de especies para La Mancha fue de 22 y para Montepío 14. Sin embargo, en La Mancha cuatro de siete muestreos tuvieron una riqueza mayor que el promedio, mientras que en Montepío fueron dos de cinco muestreos (Fig. 1.3).

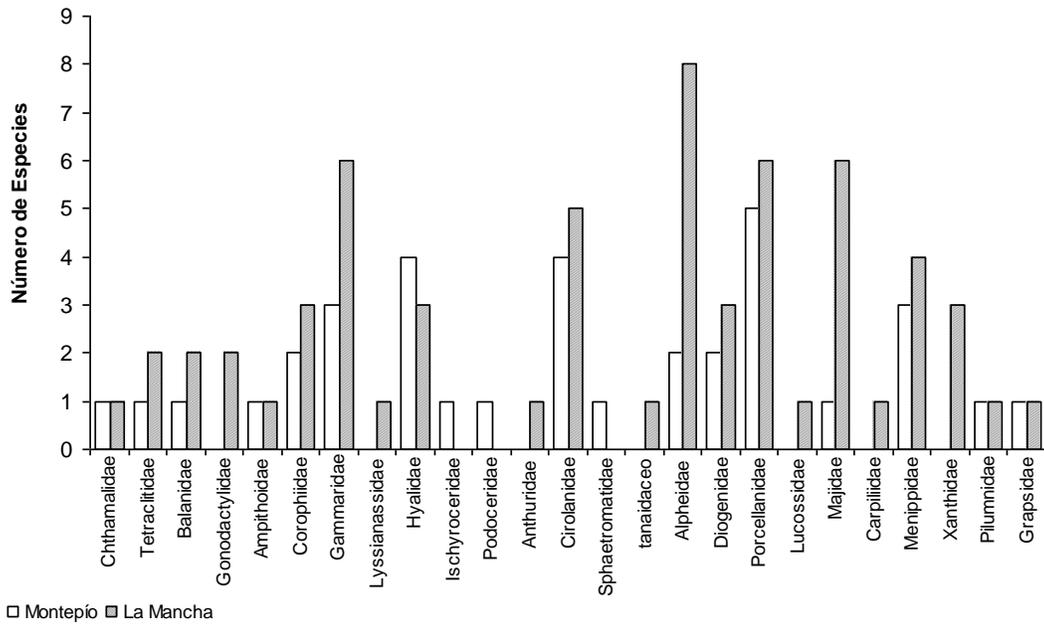


Figura 1.2. Riqueza específica del ciclo anual en La Mancha y Montepío, Veracruz, agrupadas por familias de crustáceos.

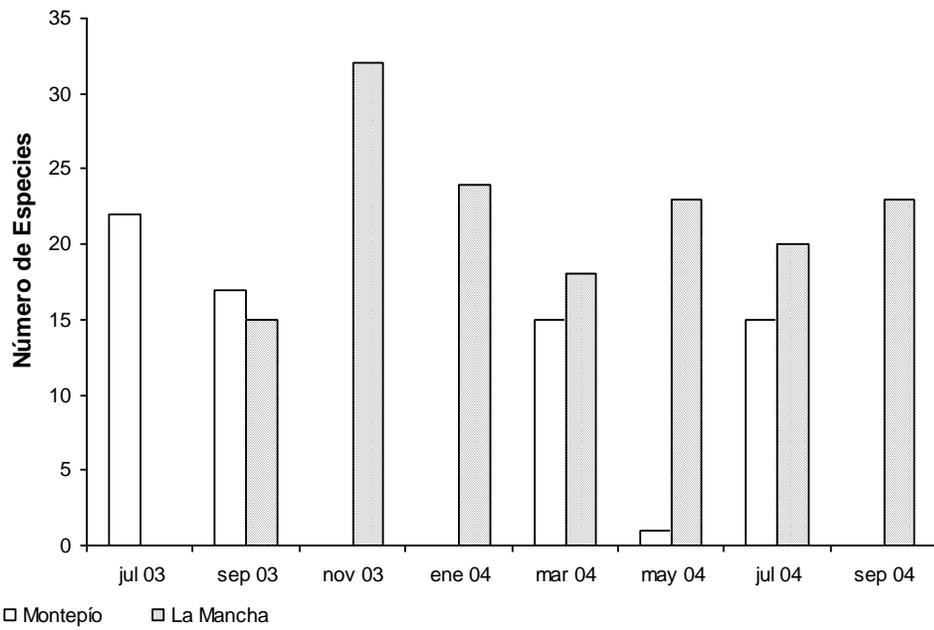


Figura 1.3. Riqueza específica anual de la comunidad de crustáceos en La Mancha y Montepío, Veracruz.

b) DENSIDAD

La densidad total por familia se analizó como la suma de densidades de las especies. Las familias que presentaron valores altos en La Mancha fueron Gammaridae (1,220 org/l), Hyalidae (418 org/l), Porcellanidae (230 org/l) y Grapsidae (210 org/l); en Montepío las familias con mayor densidad fueron Tetracitidae (457 org/l), Porcellanidae (377 org/l), Balanidae (318 org/l) y Gammaridae (308 org/l), cuyos valores están arriba del promedio de la comunidad (Fig. 1.4).

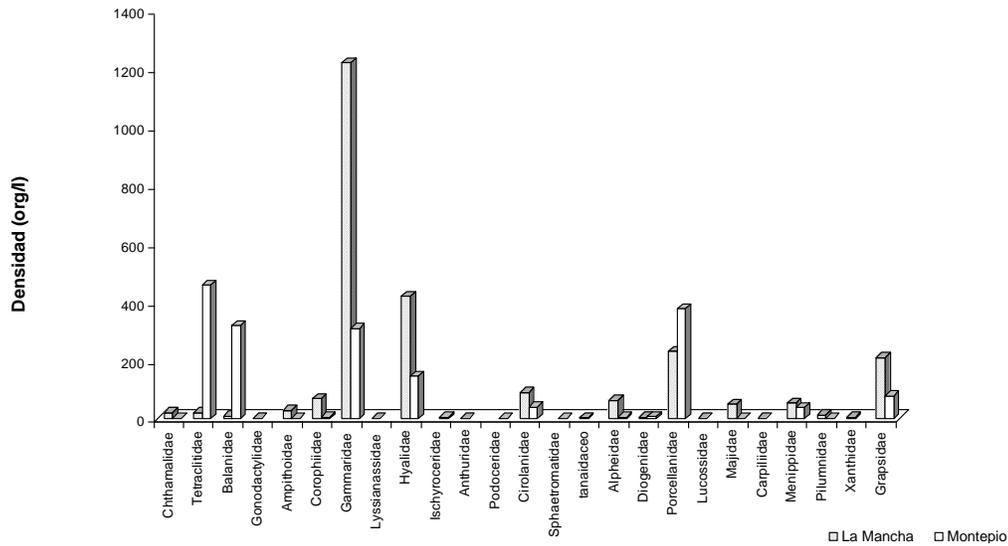


Figura 1.4. Densidad anual de las familias capturadas en La Mancha y Montepío, Veracruz.

Con respecto a la densidad total por especie en La Mancha, fueron cinco las especies que sobresalieron: *Elasmopus* sp 1 (774 org/l), *Elasmopus* sp 2 (363 org/l), *Hyale* sp 1 (348 org/l), *Pachygrapsus transversus* (210 org/l) y *Neopisosoma angustifrons* (194 org/l); el segundo grupo esta formado por *Hyale* sp 2, *Corophium* sp 1, *Elasmopus spinidactylus* y *Cirolana parva* cuya densidad varió de 69 a 60 org/l. Las 53 especies restantes presentaron valores menores al promedio de la comunidad (Fig. 1.5).

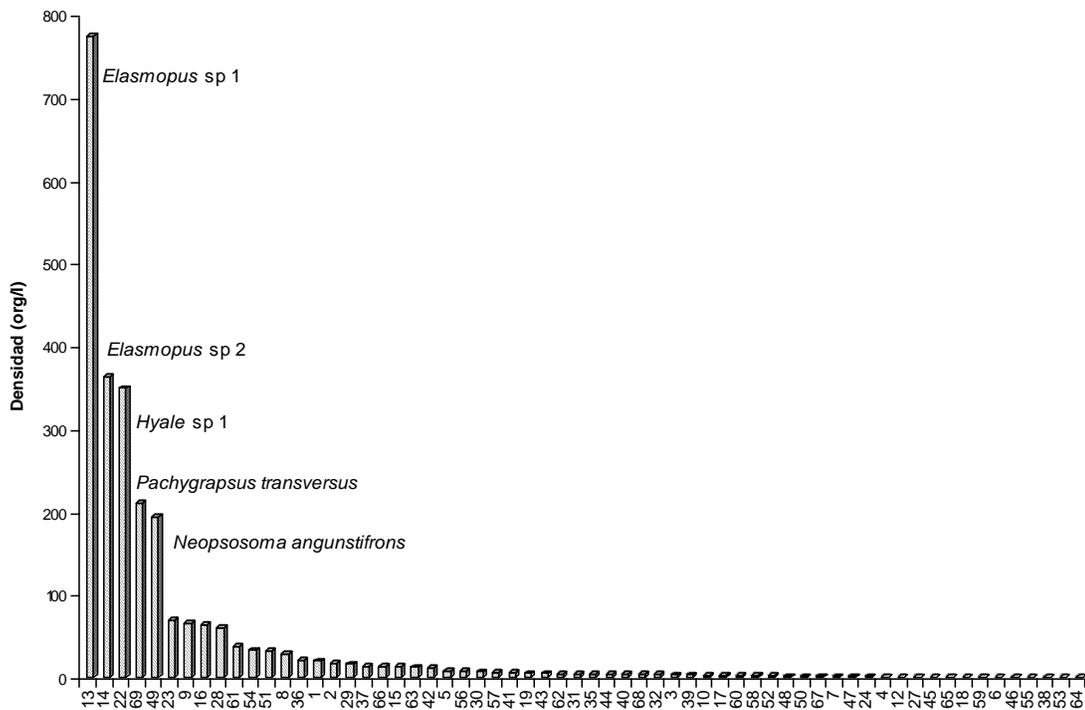


Figura 1.5. Densidad anual por especie en La Mancha, el número corresponde a especies de la tabla 1.

Para La Mancha se graficó el logaritmo de la densidad de especies y se observó un patrón en el cual cada orden contiene una o dos especies que son dominantes numéricamente, cinco de ellas con valores mayores a 3.0 y las 57 especies restantes con densidades bajas (Fig. 1.6).

En Montepío las cuatro especies que dominaron por su densidad fueron *Tetraclita stalactifera floridana* (457 org/l), *Megabalanus tintinnabulum* (319 org/l), *Neopisosoma angustifrons* (308 org/l) y *Elasmopus* sp. 1 (285 org/l). El segundo grupo lo conformaron *Hyale* sp 1 (85 org/l), *Pachygrapsus transversus* (77 org/l), *Clastocheilus nodosus* (58 org/l) y *Hyale* sp 2 (51 org/l). Las 26 especies restantes presentaron densidades menores a 24 org/l (Fig. 1.7).

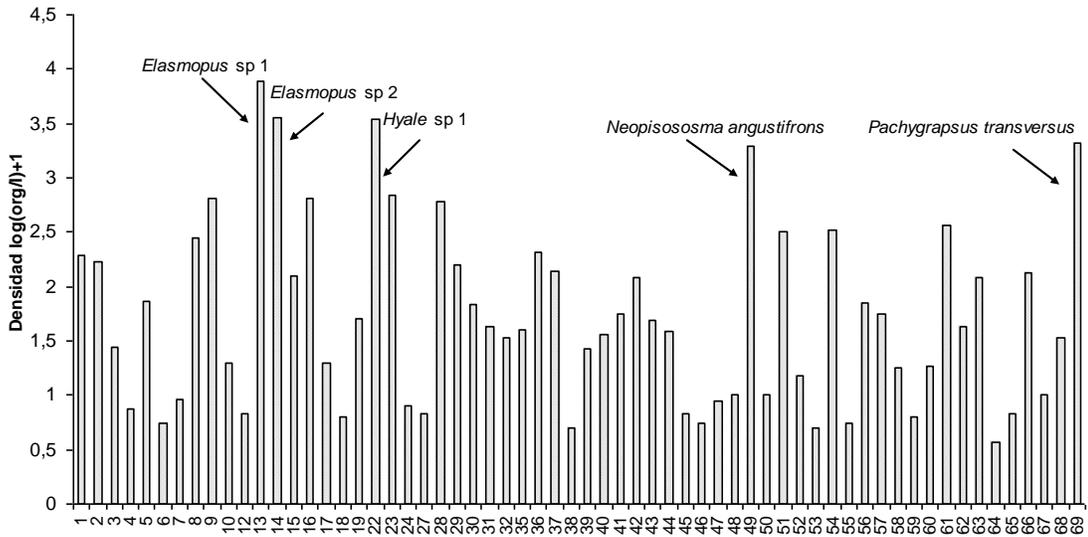


Figura 1.6. Logaritmo de las densidades de especies de La Mancha, el número corresponde a las especies de la tabla 1.

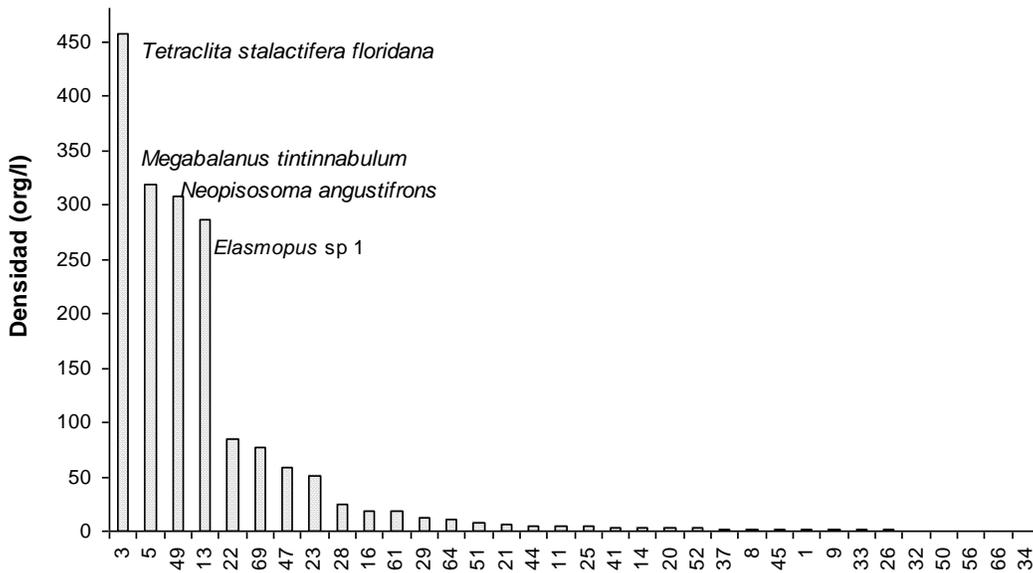


Figura 1.7. Densidad anual por especie de Montepío, el número corresponde a las especies de la tabla 1.

Al graficar el logaritmo de los valores de densidad de las especies de Montepío, se observó que para cada orden hay una o dos especies dominantes numéricamente, cuatro fueron las especies con valores superiores a 250 org/l, las 31 especies restantes presentaron densidades menores (Fig. 1.8).

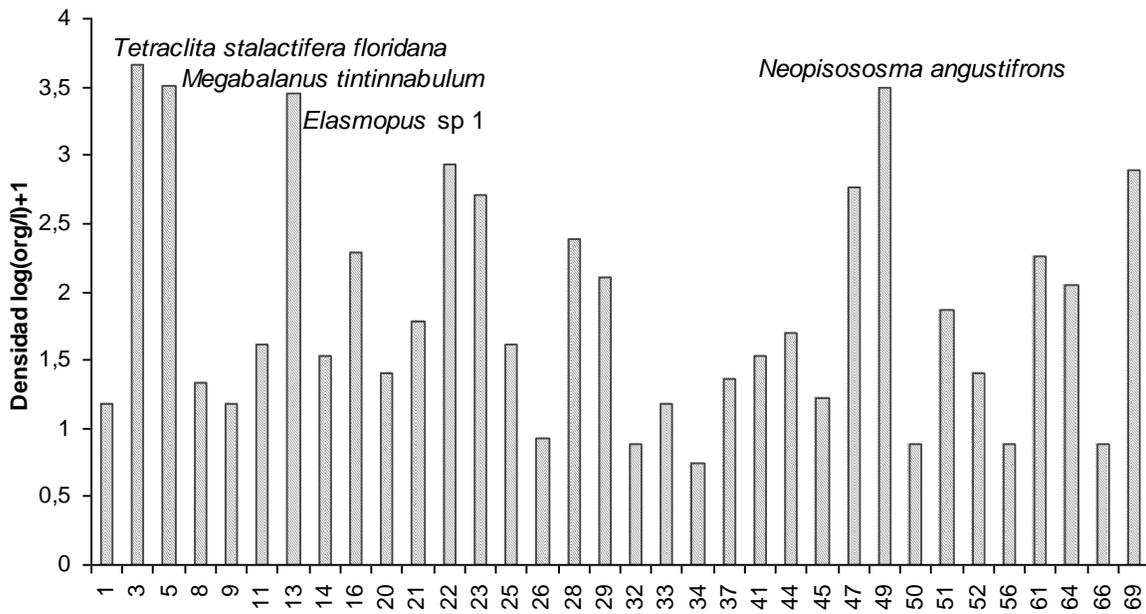


Figura 1.8. Densidad de las especies de Montepío representada en logaritmo, el número corresponde a las especies de la tabla 1.

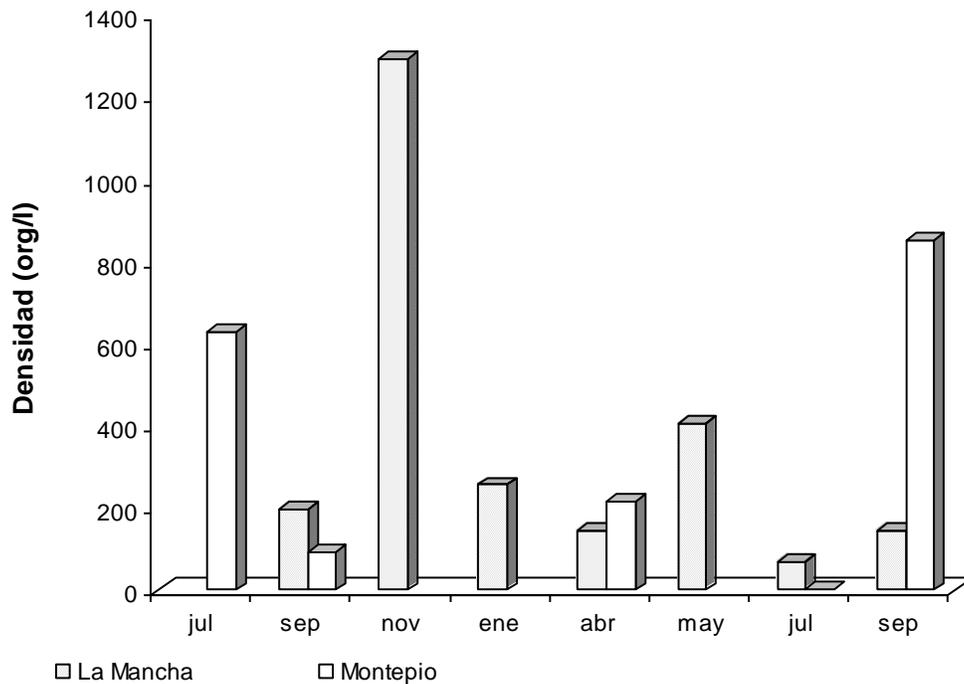


Figura 1.9. Variación de densidad por mes en La Mancha y Montepío, Veracruz.

La densidad varió mensualmente en las dos localidades, en La Mancha los valores mayores a la media fueron noviembre 1,295 org/l y mayo con 405 org/l; en el resto de los muestreos la densidad fue menor de 255 org/l. En Montepío, la densidad fue mayor en agosto 851 org/l y julio 628 org/l, en el resto del año los valores fueron menores a 220 org/l (Fig. 1.9).

c) DOMINANCIA

El análisis de Olmstead-Tükey que se aplicó agrupó a las especies por su densidad y frecuencia de aparición, y mostró que de las 62 especies identificadas de La Mancha el 49% son ocasionales, 35% son dominantes, 5% comunes y 11% son indicadoras. En Montepío se aplicó el mismo análisis y se obtuvo que de las 35 especies que se colectaron el 49% son ocasionales, 34% dominantes, 11% comunes y 6% son indicadoras. El porcentaje de estos grupos en la estructura de la comunidad varió a lo largo del ciclo. Las especies que dominaron en ambas localidades fueron los anfípodos *Elasmopus* sp. 1, *Hyale* sp. 1 y 2; los isópodos *Cirolana parva* y *Colopisthus parvus*; los cangrejos *Neopisosoma angustifrons* *Eriphia gonagra*, *Menippe nodifrons* y *Pachygrapsus transversus* (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. De acuerdo con el análisis Olmstead – Tükey se presentan las especies por su densidad y frecuencia de aparición como dominantes (D), comunes (C), ocasionales o raras (O) e indicadoras (I); los resultados se presentan todo el ciclo en las dos localidades, además se marca (+) las especies registradas en Montepío y que no se capturaron en este ciclo.

#	ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	Ma	Mo
1	Sessilia	Catophragmidae	<i>Chthamalus</i>	<i>fragilis</i>	D	O
2		Tetraclitinae	<i>Tetraclita</i>	<i>stalactifera</i>	I	+
3			<i>Tetraclita</i>	<i>stalactifera floridana</i>	O	I
4		Balanidae	<i>Balanus</i>	sp. 1	O	+
5			<i>Megabalanus</i>	<i>tintinnabulum</i>	O	D
6	Stomatopoda	Gonodactylidae	<i>Neogonodactylus</i>	<i>curacaoensis</i>	O	
7			<i>Neogonodactylus</i>	<i>oerstedii</i>	O	
8	Amphipoda	Amphitoidae	<i>Ampithoe</i>	sp. 1	D	C
9		Corophidae	<i>Corophium</i>	sp. 1	D	O
10			<i>Corophium</i>	<i>tuberculatum</i>	O	+
11			<i>Erichthonius</i>	sp.		O
12			<i>Lembos</i>	sp.	O	+
13		Gammaridae	<i>Elasmopus</i>	sp. 1	D	D
14			<i>Elasmopus</i>	sp. 2	D	O
15			<i>Elasmopus</i>	<i>pectenicrus</i>	I	+
16			<i>Elasmopus</i>	<i>spinidactylus</i>	I	I
17			<i>Maera</i>	<i>inaequipes</i>	D	+
18			Lyssianassidae		O	
19			<i>Maera</i>	sp. 1	D	+
20		Hyalidae	<i>Allorchestes</i>	sp. 1		O
21			<i>Hyale</i>	<i>plumosa</i>		O
22			<i>Hyale</i>	sp. 1	D	D
23			<i>Hyale</i>	sp. 2	D	D
24			<i>Hyale</i>	sp. 3	O	+
25		Ischyrocerus	<i>Ischyrocerus</i>	sp. 1		O
26		Podoceridae	<i>Podocerus</i>	sp. 1		O
27		Anthuridae			O	
28	Isopoda	Cirolanidae	<i>Cirolana</i>	<i>parva</i>	D	D
29			<i>Colopisthus</i>	<i>parvus</i>	D	D
30		Corallanidae	<i>Excorallana</i>	<i>sexticornis</i>	D	+
31			<i>Excorallana</i>	<i>tricornis</i>	O	+
32			<i>Excorallana</i>	sp. 1	C	O
33		Sphaeromatidae	<i>Paradella</i>	<i>quadripunctata</i>		O
34			<i>Ischromene</i>	<i>barnardi</i>		O

#	Orden	familia	Género	Especie	Ma	Mo
35	Tanaidacea	Leptocheliidae			I	
36	Decapoda	Alpheidae	<i>Alpheus</i>	<i>bahamensis</i>	D	
37			<i>Alpheus</i>	<i>bouvieri</i>	D	C
38			<i>Alpheus</i>	<i>malleator</i>	O	+
39			<i>Alpheus</i>	<i>nuttingi</i>	I	+
40			<i>Alpheus</i>	sp. 1	D	
41			<i>Synalpheus</i>	<i>curacaoensis</i>	D	C
42			<i>Synalpheus</i>	<i>frietzmuelleri</i>	I	+
43			<i>Synalpheus</i>	<i>townsendi</i>	O	
44		Diogenidae	<i>Calcinus</i>	<i>tibicen</i>	O	O
45			<i>Clibanarius</i>	<i>antillensis</i>	O	O
46			<i>Clibanarius</i>	<i>vittatus</i>	O	
47		Porcellanidae	<i>Clastocheuch</i>	<i>nodosus</i>	O	D
48			<i>Megalobrachium</i>	<i>soriatum</i>	O	+
49			<i>Neopisosoma</i>	<i>angustifrons</i>	D	D
50			<i>Petrolisthes</i>	<i>armatus</i>	O	O
51			<i>Petrolisthes</i>	<i>jugosus</i>	D	C
52			<i>Petrolisthes</i>	<i>marginatus</i>	C	O
53		Leucosiidae	<i>Uhlias</i>	<i>limbatus</i>	O	
54		Majidae	<i>Acanthonyx</i>	<i>petiverii</i>	I	
55			<i>Epialthus</i>	<i>dilatatus</i>	O	
56			<i>Microphrys</i>	<i>interruptus</i>	O	O
57			<i>Mithrax</i>	<i>cinctimanus</i>	O	
58			<i>Mithrax</i>	<i>tortugae</i>	O	
59			<i>Mithrax</i>	sp.	O	
60		Carpiliidae	<i>Carpilius</i>	<i>corallinus</i>	O	
61		Menippidae	<i>Eriphia</i>	<i>gonagra</i>	D	D
62			<i>Menippe</i>	<i>mercenaria</i>	D	+
63			<i>Menippe</i>	<i>nodifrons</i>	D	D
64			<i>Ozius</i>	<i>reticulatus</i>	O	D
65		Panopedaea	<i>Micropanope</i>	<i>urinator</i>	O	
66		Pilumnidae	<i>Pilumnus</i>	<i>dasypodus</i>	D	O
67		Xanthidae	<i>Platypodiella</i>	<i>spectabilis</i>	O	
68			Xanthidae	sp.	O	
69		Grapsidae	<i>Pachygrapsus</i>	<i>transversus</i>	D	D

d) DIVERSIDAD

Los parámetros de diversidad valoraron que la estructura de la comunidad en las dos localidades durante el ciclo presentó variación en sus valores de diversidad (H'), equidad (J') y dominancia ($1-J'$) en el periodo de septiembre 2003 a septiembre 2004 (Tabla 1.2). En La Mancha, la diversidad presentó el valor máximo en julio 2004 (3.9 bits) y el mínimo en abril (2.5 bits). Los valores de diversidad máxima fluctuaron de 3.9 en julio 2003 a 4.9 en septiembre 2003. La equidad o uniformidad, considerada como segundo componente de diversidad presentó valores altos que fluctuaron de 0.60 a 0.85, por lo que los valores de dominancia fueron bajos. Al realizar el análisis global de la comunidad se observó que está heterogéneamente distribuida y que el valor máximo de dominancia fue de 0.39 en enero, además la diversidad presentó dos picos máximos y una fluctuación con tendencia a incrementar (Fig. 1.10).

En Montepío la diversidad presentó un valor máximo de 2.8 en julio 2003 y el mínimo de 1.27 en abril. Los valores de diversidad máxima fluctuaron de 3.81 a 4.46, la equidad presentó valores que fluctuaron de 0.33 a 0.79 y la dominancia varió de 0.21 a 0.66. Al realizar el análisis global de la comunidad se obtuvo una diversidad de 2.94, la equidad fue de 0.57 y la dominancia de 0.43 (Fig. 1.10).

Tabla 1.2. Valores de diversidad por mes y global en la comunidad de La Mancha y Montepío, Veracruz.

Localidad	Mes	Diversidad	Riqueza de especies	Diversidad máx.	Equidad	Dominancia
La Mancha	sep-03	2.78	15	3.91	0.71	0.29
La Mancha	nov-03	3.13	30	4.91	0.64	0.36
La Mancha	ene-04	3.58	26	4.70	0.76	0.23
La Mancha	abr-04	2.46	17	4.09	0.60	0.39
La Mancha	may-04	3.06	22	4.46	0.68	0.31
La Mancha	jul-04	3.98	20	4.32	0.92	0.08
La Mancha	sep-04	3.75	21	4.39	0.85	0.14
La Mancha	global	3.83	63	5.98	0.64	0.36
Montepío	jul-03	2.81	22	4.46	0.63	0.37
Montepío	sep-03	3.16	16	4	0.79	0.21
Montepío	abr-04	2.43	14	3.81	0.64	0.36
Montepío	ago-04	1.27	14	3.81	0.33	0.66
Montepío	global	2.94	36	5.17	0.57	0.43

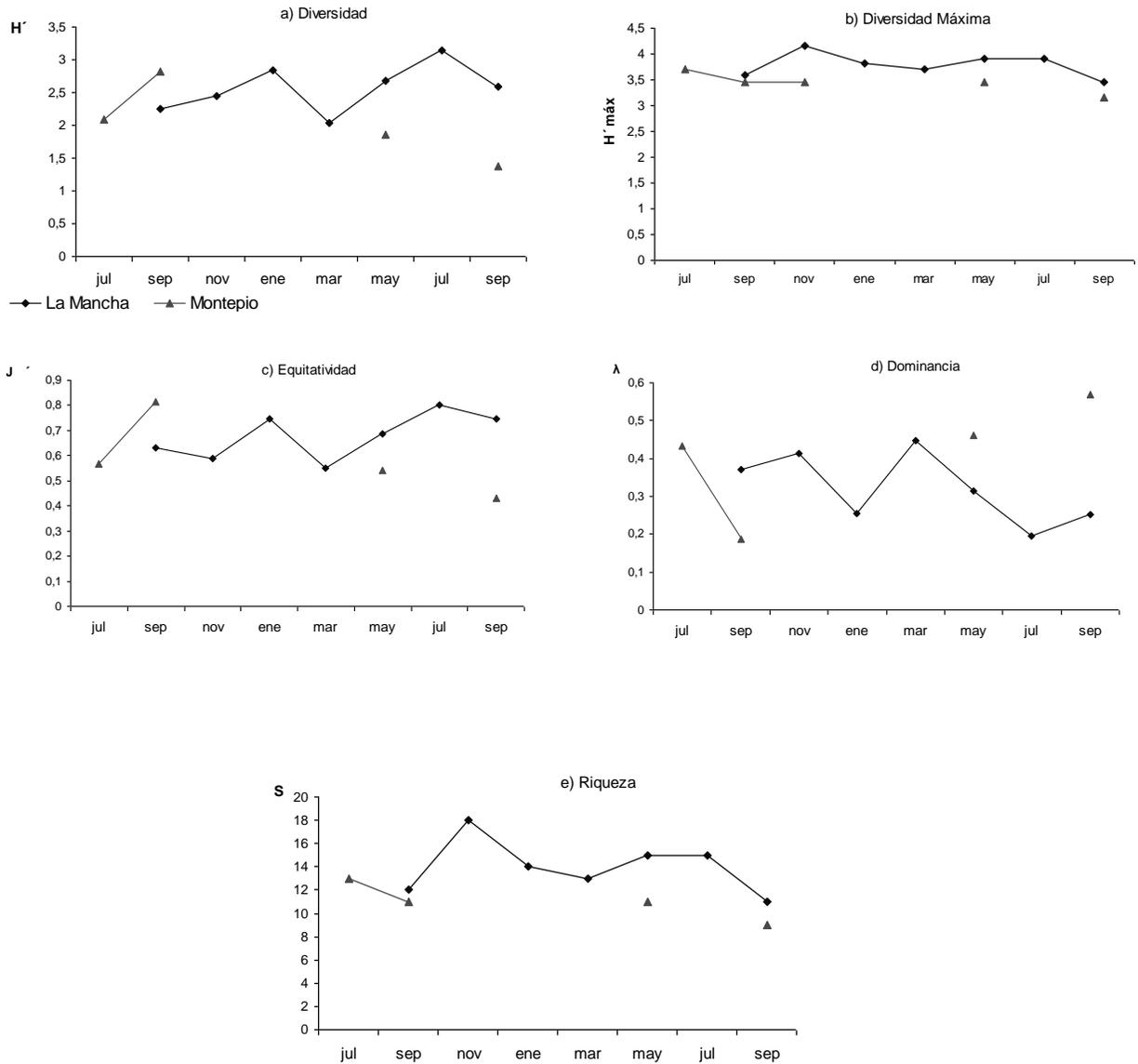


Figura 1.10. Variación mensual de los parámetros ecológicos calculados en La Mancha y Montepío, Veracruz: a) diversidad, b) diversidad máxima, c) equidad, d) dominancia y e) riqueza específica.

VARIACIÓN ANUAL

Se efectuó el análisis cluster y dendrograma de ordenamiento utilizando los datos de densidad capturada mensualmente. Se observó que hay dos grupos principales: el grupo I, esta constituido por cuatro meses, que se caracterizan por ser los de mayor densidad, dos en

La Mancha y dos de Montepío; y el grupo II lo forman el resto de los meses de colecta de ambas localidades (Fig. 1.11).

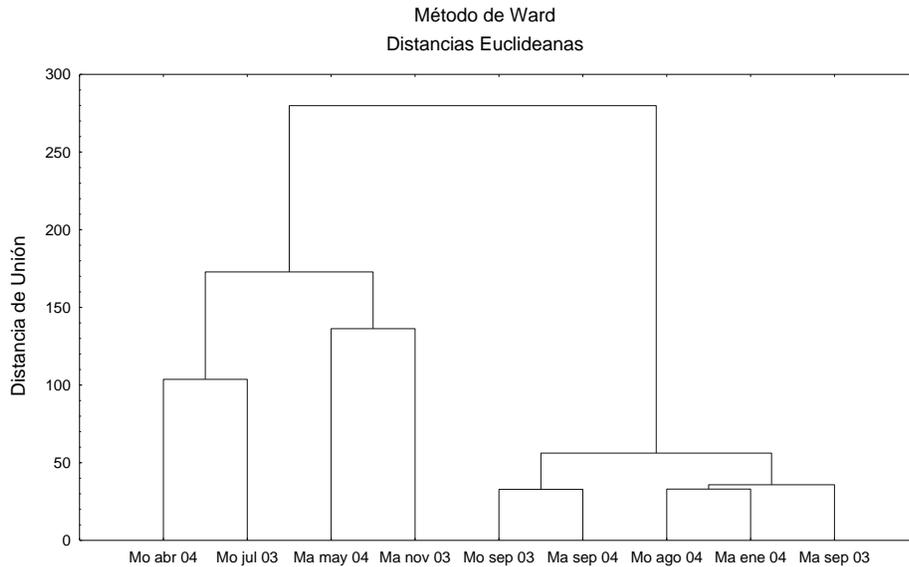


Figura 1.11. Dendrograma de agrupación por distancias euclidianas por mes, al considerar la densidad de las especies (Mo; Montepío y Ma La Mancha).

También se realizó la agrupación de especies de acuerdo a la densidad. En este análisis se apreciaron dos grupos principales (Fig. 1.12): el primero lo constituye *Elasmopus* sp. 1, *Elasmopus* sp. 2, *Hyale* sp. 1 y *Neopisosoma angustifrons*, que se caracterizaron por ser especies abundantes y estar presentes en casi todo el ciclo; y el segundo grupo se encuentra dividido en dos subgrupos, el primero conformado por 10 especies con abundancia media y el segundo constituido por 51 especies que se caracterizan por densidades bajas o por presentarse ocasionalmente en la comunidad.

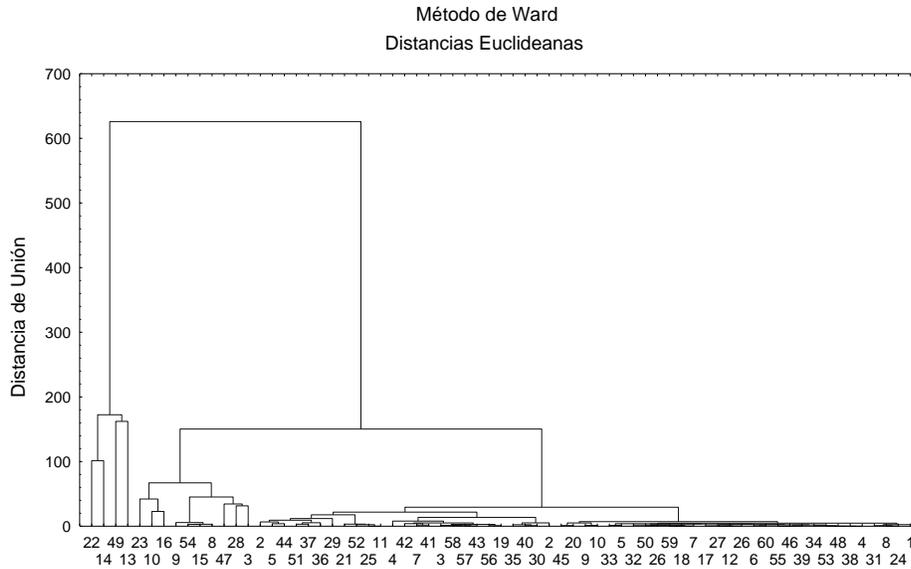


Figura 1.12. Dendrograma de agrupación de distancias euclidianas por especie de acuerdo a la densidad mensual registrada. El número corresponde a cada una de las especies de la tabla 1.1.

El análisis de varianza (ANDEVA) con $P= 0.055$, efectuado para detectar diferencias significativas en los parámetros de riqueza de especies, densidad y abundancia a lo largo del ciclo anual para cada localidad sólo mostró diferencias significativas en la abundancia y densidad en La Mancha. No se obtuvieron valores significativos en la riqueza de especies y en Montepío en ninguno de los parámetros (Anexo 1).

Se aplicó la prueba de “t” para determinar si en las localidades de La Mancha y Montepío se presentan diferencias significativas, en tres meses de muestreo, y sólo se detectó diferencia en la riqueza de especies en el mes de septiembre (tabla 1.3).

Tabla 1.3. Valores de tablas y obtenidos de la prueba de t, para la abundancia, densidad y riqueza.

MES	t	ABUNDANCIA	DENSIDAD	RIQUEZA
sep	t estadístico	2.16	1.98	3.54
	valor crítico	3.18	3.18	3.08
mar	t estadístico	0.59	0.03	0.07
	valor crítico	3.18	3.18	3.18
jul	t estadístico	2.59	2.74	1.67
	valor crítico	2.77	2.77	2.77

Los valores promedio, error y desviación estándar, de la riqueza de especies y la densidad en las gráficas de caja muestran fluctuación de valores en la riqueza y en la densidad sólo en el mes de noviembre se aprecia una diferencia con el resto del año (Fig. 1.13).

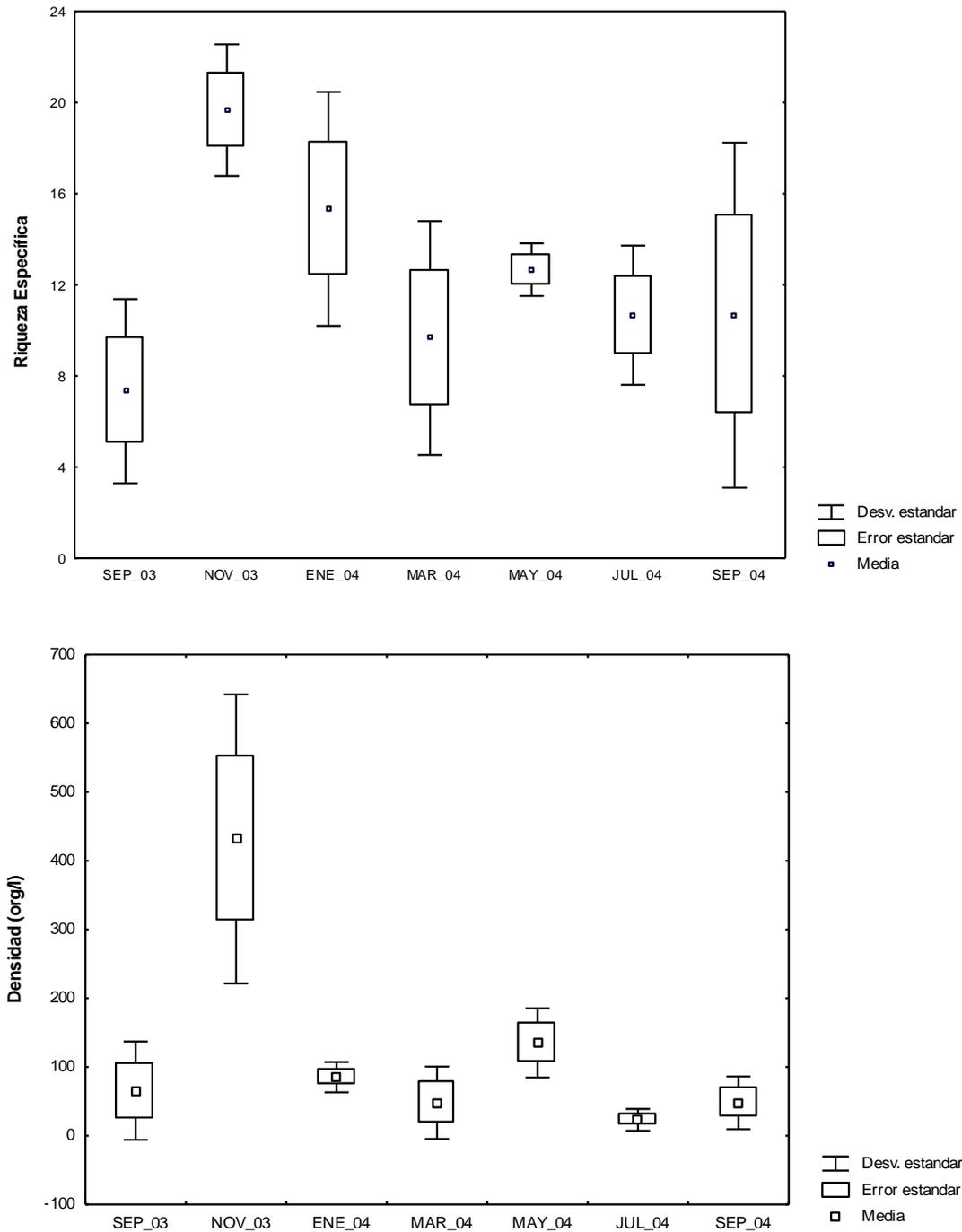


Figura 1.13. Gráfica de caja bimestral con media, desviación estándar y error estándar, para la riqueza de especies y la densidad.

DISCUSIÓN

CONSIDERACIONES GENERALES

Las comunidades intermareales de Montepío y La Mancha mostraron cambios en la composición carcinológica respecto a la riqueza de especies, densidad y abundancia a lo largo de un año de muestreos bimestrales. Estas zonas representan parches de sustrato duro en un ambiente donde domina el sustrato arenoso. Montepío se caracteriza por establecerse sobre un derrame de roca ígnea y en La Mancha el sustrato duro lo forma un arrecife de gusanos poliuetos. Ambas localidades se caracterizan por poseer alta heterogeneidad espacial donde se establecen macroalgas, corales, esponjas, sipuncúlidos y poliuetos que favorecen la creación de microhábitats que albergan otros invertebrados como moluscos, equinodermos y crustáceos.

Para situar los resultados de este estudio se citan las siguientes cifras como referencia. Se ha estimado que existen más de 67,000 especies de crustáceos de las cuales más de 14,000 corresponden a decápodos (Brusca y Brusca, 2003). Para las costas mexicanas del Golfo de México, se han registrado 1021 especies de crustáceos decápodos y stomatopodos (Hernández-Aguilera *et al.*, 1996; Felder *et al.* 2009). En el estado de Quintana Roo se tiene conocimiento de la presencia de 309 especies de crustáceos en aguas costeras y someras (Markham *et al.*, 1990). En la Laguna de Términos, Román (1988) registró 83 especies de decápodos. En Veracruz se registran 261 especies de decápodos marinos de aguas someras (Alvarez y Villalobos, 1999), otros estudios en el estado de registraron 15 especies de decápodos (Corpi, 1986; Alvarez y Villalobos, 1997). Además, el Golfo de México se caracteriza por la presencia de sustrato arenoso (Britton y Morton, 1988), por lo que los ambientes de sustrato duro son pequeñas islas, lo cual se percibe al comparar la riqueza de especies del Pacífico con las de Veracruz. Por ejemplo, en la bahía de Mazatlán, Cubero (1982) registró 57 especies de decápodos y Sánchez-Vargas (1984) colectó 66 especies de decápodos; a lo largo de la costa de Nayarit, Domínguez (2006) registró 113 especies de decápodos y Hendrickx (1996) identificó 107 especies de decápodos en el sureste del Golfo de California.

En la zona de Montepío se reconocen 49 especies, de las cuales 24 son peracáridos, 24 decápodos y un balano (Hernández y Alvarez, 2007). Se debe de considerar que el registro de especies que existe de Montepío, se ha logrado a través de múltiples colectas, por lo que el resultado de cualquier muestreo aislado, arroja un número menor de especies que las registradas. Comparativamente, en La Mancha se conocen 62 especies de crustáceos, que incluyen a 36 decápodos, por lo que se considera con una diversidad media. La existencia del arrecife formado por las galerías de gusanos poliquetos ofrece al sistema estabilidad, lo que permite retener un mayor número de especies que Montepío; que se caracteriza por presentar sustrato de roca ígnea, el cual es de mayor dureza y más difícil de horadar.

ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD

Para conocer el comportamiento de la comunidad de crustáceos es importante reconocer la importancia numérica que tienen las especies que la integran y cómo se distribuyen espacial y temporalmente. Las técnicas de muestreo son un factor determinante para obtener resultados útiles que representen lo que sucede en el ambiente natural de la comunidad en estudio (Steel y Torrie, 1992; Underwood, 2001; Underwood y Chapman, 2003). La necesidad de conocer la estructura y función de la comunidad, está relacionado con entender el equilibrio ecológico y con ello, poder aplicar el modelo en ambientes similares. Los principales parámetros que deben ser considerados son riqueza específica, abundancia, densidad y diversidad en una escala de tiempo, para conocer el grado de complejidad y similitud que la localidad tiene con ambientes similares cercanos.

a) RIQUEZA

La riqueza de especies es un buen indicador de la complejidad de la comunidad, ya que entre más especies existan en una zona las relaciones interespecíficas se incrementan. En este estudio se registraron 69 especies de las cuales 35 fueron exclusivas de La Mancha, 7 se encontraron sólo en Montepío y 27 se compartieron en las dos localidades. Cabe mencionar que el registro de 62 especies para La Mancha es información relevante, ya que no existe ningún antecedente que cite la criptofauna del arrecife de serpulidos de la zona intermareal del

área. En Montepío, Hernández (2002) registró 49 especies, en este trabajo se colectaron 34 de las cuales cinco son nuevos registros (*Chthamalus fragilis*, *Tetraclita stalactifera floridana*, *Megabalanus tintinnabulum*, *Microphrys interruptus* y *Pilumnus dasypodus*). Las familias que presentaron mayor riqueza de especies fueron Gammaridae, Cirolanidae, Alpheidae, Porcellanidae, Majidae y Mennipidae, esto coincide con el patrón que se describe en ambientes de sustrato duro de otras regiones tropicales y subtropicales.

Al analizar la curva acumulativa de especies de ambas localidades se observó que en cada muestreo se incrementó el número de especies, aunque en las últimas colectas fueron pocas las que se agregaron, se debe considerar que es probable que las especies ocasionales se sigan sumando a este listado. También se registró que durante el año de estudio la riqueza fue fluctuante con tendencia a incrementarse, aunque sea mayor en La Mancha que en Montepío. Las asíntotas que se presentaron en las curvas se justifican con la presencia de fenómenos meteorológicos que afectan a la comunidad, por lo que las lluvias y marejadas que se presentaron en la zona probablemente desplazan a especies ocasionales y sólo se capturan las dominantes. Es decir, durante los periodos de perturbaciones intensas no hay reclutamiento de nuevas especies, sino que se registran únicamente aquellas muy resistentes que soportan las perturbaciones. Hay que recordar que para obtener una curva parecida a la del modelo teórico, es importante considerar que el incrementar la intensidad de muestreo es proporcional al número de individuos a ser capturados (Ugland y Gray, 2004).

b) DENSIDAD

La densidad de cada especie es proporcional al tamaño de nicho que hay a disposición, aunque este espacio está condicionado a las relaciones de competencia de la comunidad. También se menciona que si el número de especies es pequeño y la abundancia de cada una de ellas es grande en ambientes que se apartan de condiciones generalizadas o que son fluctuantes y por ello rigurosos (Margalef, 1974), como es el caso de Montepío y La Mancha, donde las fluctuaciones ambientales son periódicas y las condiciones que prevalecen en cada época favorecen a algunas especies y se refleja en densidades altas. La escasa presencia de algunas especies se puede explicar, porque su desarrollo óptimo es en otro sistema cercano al del estudio y su presencia sólo fue ocasional.

Las familias Gammaridae, Tetracelitidae, Hyalidae y Porcellanidae presentaron mayor densidad, por lo que dominan en ambientes de sustrato duro. Con respecto a la densidad por especies, *Tetraclita stalactifera floridana*, *Megabalanus tintinnabulum*, *Elasmopus* sp 1, *Elasmopus* sp 2, *Hyale* sp 1, *Neopisosoma angustifrons* y *Pachygrapsus transversus*, constituyen el 76% en la densidad de especies, por lo que las 62 especies restantes representan el 24% de la comunidad. Como lo mencionan Gray (1974), Parsons *et al.* (1984), Gage y Tyler (1992), Castañeda (1996), Hernández (2002), Schreider *et al.* (2003), Coleman y Brawley (2005) y Griffiths *et al.* (2006), existe una relación directa entre el número de organismos y la heterogeneidad del sustrato. Las especies con alta densidad se espera que sean el grupo dominante por poseer un amplio intervalo de distribución y alta fecundidad, como ocurre con *Pachygrapsus transversus* y *Neopisosoma angustifrons* que tienen un alto potencial de dispersión (Cuesta y Shubant, 1998; Armendáriz, 2008).

En noviembre 2003 y septiembre 2004 fueron los meses que presentaron la mayor densidad en La Mancha (1,295 org/l) y Montepío (851 org/l), respectivamente; le siguieron en valores de densidad los meses de julio 2003 en Montepío 628 (org/l) y mayo 2004 en La Mancha 405 (org/l). El resto de los meses la densidad fue menor a 351 (org/l). Este patrón pudo haberse generado por las lluvias que se presentaron en días anteriores a la captura, ya que en los meses con lluvia intensa se percibió una disminución en riqueza específica y densidad poblacional en ambas localidades.

c) DOMINANCIA

Para categorizar a las especies por su dominancia se aplicó la prueba no paramétrica de Olmstead-Tükey a los valores de densidad de cada localidad y mostró que el 35% de cada comunidad está representado por especies dominantes, las especies ocasionales representaron el 49% en cada localidad y son probablemente las que se ven afectadas directamente por los cambios de factores ambientales. Aunque el porcentaje de especies ocasionales es de casi el 50% de la comunidad, son las que presentan mayor recambio mes a mes. Las especies comunes y las indicadoras tienen presencia inversamente proporcional en ambas localidades, en La Mancha las especies indicadoras representan el 11% y las comunes 5%, mientras que en

Montepío estos porcentajes se invierten. El patrón es similar al que se presenta en otras comunidades donde las especies ocasionales conforman el 50% (Escobar, 1984; Villalobos, 2000; Hernández, 2002). Las especies indicadoras y comunes no se presentan en todos los meses ya que cuando las condiciones ambientales fluctúan, estos complejos se minimizan o incluso desaparecen de la comunidad durante un periodo breve de tiempo (Fig. 1.13).

El recambio de especies en un ciclo anual ha sido descrito en sistemas costeros del Golfo de México, ejemplo de ello son los trabajos realizados en los siguientes sistemas lagunares: laguna de Términos (Escobar, 1984; Román-Contreras, 1986, 1988), laguna Madre (Barba, 1992), laguna de Alvarado (Raz-Guzman *et al.*, 1992) y en la de Tamiahua (Raz-Guzman y Sánchez, 1996). En los ambientes mencionados, las especies ocasionales representan el 50% de la comunidad y las dominantes el 33%, tal como lo describieron Margalef (1967) y Begon *et al.* (1988). Este patrón se presentó en la comunidad intermareal rocosa de Montepío y en el arrecife de La Mancha, por lo que se puede decir que en sistema costero, el complejo de especies existentes pueden categorizar con un grupo dominante que es integrado por algunas especies sin rebasar el 35%, y las especies raras u ocasionales integran el 50% ó más.

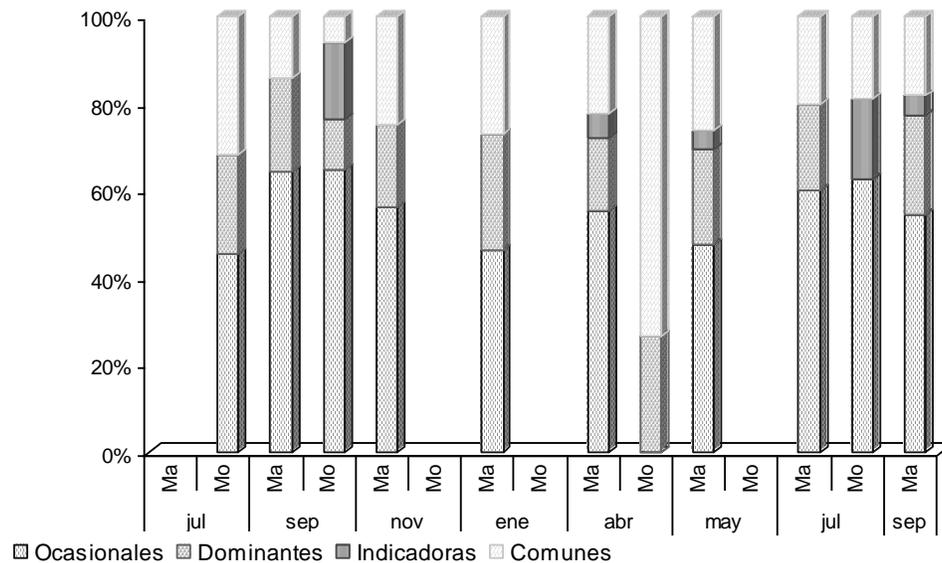


Figura 1.13. Gráfica de variación anual del porcentaje de especies ocasionales, dominantes, indicadoras y comunes de La Mancha (Ma) y Montepío (Mo).

d) DIVERSIDAD

La diversidad es una excelente herramienta para conocer el estado de madurez de una comunidad, ya que relaciona la riqueza de especies y la abundancia de organismos para dar un valor numérico que puede ser comparado con otros ambientes. El concepto de diversidad se utiliza comúnmente para describir el número de especies de una zona y así caracterizarla. Sin embargo, en una comunidad la diversidad se cuantifica como el número de posibles relaciones entre los elementos del ecosistema (Margalef, 1967). Para cuantificar la diversidad se han propuestos índices basados en curvas teóricas para ajustar la distribución de individuos por especies, aunque también existen índices independientes al ajuste de la distribución hipotética de individuos por especie (Bravo-Núñez, 1990).

La diversidad en las dos zonas de estudio, presentó fluctuaciones con tendencia a incremento, aunque en algunos meses estos valores decrecieron. La gráfica de equidad mostró que la abundancia de las especies está uniformemente distribuida, pues sus valores fluctuaron de 0.1 a 0.4, por lo que la dominancia es baja a excepción del mes de julio en Montepío, donde el valor fue de 0.66. Cabe mencionar que la riqueza de especies, aunada a la abundancia de cada una de ellas, son factores importantes para incrementar la diversidad (Margalef, 1967; Sepúlveda *et al.*, 2003; Benedetti-Cechi, 2006). La diversidad también se determina por la complejidad del hábitat y las interacciones que se dan entre las especies como competencia y depredación, que con el tiempo pueden llevar a la coevolución. Connell (1980) mencionó que en comunidades diversas la coevolución disminuye, por lo que debe considerarse que la competencia, heterogeneidad y estructura del hábitat varían en la escala espacio temporal.

VARIACIÓN ANUAL

Diversos estudios mencionan que tanto las poblaciones, como las comunidades, presentan cambios a lo largo de los ciclos; los que pueden ser ocasionados por las variaciones de factores físicos que favorecen a algunos organismos por un tiempo y a otros posteriormente. Lo anterior se explica por las características fisiológica, el recambio de especies y la heterogeneidad del hábitat (Sánchez *et al.*, 1996). Para cuantificar la variación en las

comunidades, la densidad, la riqueza específica y la biomasa son excelentes indicadores de los cambios ocasionados por la competencia, depredación, condiciones ambientales, estabilidad del sistema, productividad y la combinación de estos factores en una escala temporal (Elliott y Reilly, 1991; Berlow y Narvarrete 1997).

La zona intermareal de La Mancha y Montepío presentaron variaciones temporales en la composición de especies y abundancia en las colectas bimestrales. Este comportamiento es típico de comunidades bénticas costeras que están expuestas a cambios de salinidad, temperatura y periodos de desecación. Pero no todas las especies poseen una amplia tolerancia fisiológica a los cambios ambientales (Castillo-Rivera *et al.*, 2005), o bien pueden desplazarse a mayor profundidad para evitar estas fluctuaciones, o pueden desplazarse horizontalmente a zonas donde las variaciones sean mínimas. En cualquier situación existe un grupo de especies oportunistas que pueden beneficiarse y aparecer en grandes números cuando las condiciones cambian (Menge y Lubchenco, 1981; Closs y Lake, 1994; Franz y Harris, 1988; Burkoskiy y Stolyarou, 1996).

En las dos localidades se aprecia claramente que existen variaciones a lo largo del año, aunque no se aprecia un patrón claro que permita diferenciar épocas, pero si se percibe la variación en la composición de especies, dominancia y en la abundancia, las cuales probablemente se deban a fluctuaciones de temperatura, salinidad, concentración de materia orgánica y a contaminación antropogénica (Granados-Barba, 2001; Campo-Vázquez *et al.*, 1999).

Es importante mencionar que en la zona intermareal de ambas localidades, cada año o ciclo es diferente, incluso el poder determinar las épocas del año varía, por ejemplo para en el Golfo de México, Granados-Barba (1994) propuso que la época de lluvias es de junio a octubre, nortes de noviembre a febrero y secas de marzo a mayo, en cambio, Yañez-Arancibia y Sánchez-Gil (1986) mencionan que las lluvias se presentan de junio a septiembre y los nortes de octubre a febrero. Esto muestra que los ciclos no son estrictamente exactos, sino que se presentan fluctuaciones anuales, la presencia de algunos organismos sirve como indicadores y con ellos se puede diferenciar temporadas, pero se debe de considerar que sean un grupo abundante en la comunidad.

CONCLUSIONES

En el estudio de la comunidad de La Mancha y Montepío durante un año se colectaron 6,801 organismos de los cuales se identificaron 69 especies, de ellas 35 fueron exclusivas de La Mancha, siete se encontraron sólo en Montepío y 27 se comparten en las dos localidades. El 28% de las familias que se encontraron tienen la mayor riqueza específica y sólo Gammaridae alcanzó una densidad de 1,200 org/l, para cinco familias la densidad osciló de 200 a 400 org/l. Las especies que presentaron mayor densidad fueron *Elasmopus* sp. 1, *Elasmopus* sp. 2, *Tetraclita stalactifera floridana*, *Megabalanus tintinnabulum*, *Hyale* sp. 1, *Neopisosoma angustifrons* y *Pachygrapsus transversus*.

Como era de esperarse, la riqueza de especies encontrada en las dos localidades estudiadas es inferior a lo que se registra en las costas del Pacífico mexicano, donde la riqueza de especies a latitudes similares puede fácilmente ser del doble. Dos posibles explicaciones para este patrón son: el sustrato rocoso en la zona intermareal es muy reducido a lo largo de la costa del suroeste del Golfo de México, lo que lleva a tener un menor número de especies; y la frecuencia, duración e intensidad de las perturbaciones en el suroeste del Golfo de México no permiten el establecimiento de las especies durante periodos de tiempo largo y los sistemas se encuentran permanentemente en un estado de sucesión.

A partir del análisis de los valores de densidad (org/l) y de frecuencia porcentual de las especies, se detectó que el 35% son dominantes, 49% son ocasionales y las especies comunes e indicatoras representaron el 5% y 11% en La Mancha, estas dos categorías tuvieron valores inversos en Montepío, sin embargo, no hay que olvidar que estos valores oscilan a lo largo del año y que dependen de las condiciones climáticas que afectan a la zona.

El hecho de que se presente un alto número de especies ocasionales en las dos localidades, permite especular sobre los factores que generan este patrón: a) puede ser que la mayoría de estas especies tengan ciclos de vida muy cortos y que por lo tanto, aparezcan y desaparezcan con una alta frecuencia de las localidades estudiadas; b) existe la posibilidad de que las perturbaciones cíclicas que impactan la zona costera del suroeste del Golfo de México

sean tan fuertes que al modificarse los sustratos intermareales, estas especies ya no pueden sobrevivir; y c) la diversidad del “pool” de larvas que pueden reclutarse en cualquiera de estos sitios en un momento dado es muy alta, por lo que a través del tiempo se van reclutando especies diferentes. Por supuesto, puede haber combinaciones de estas tres explicaciones para obtener el patrón observado.

La diversidad, equidad y dominancia fluctuaron en las dos localidades y variaron bimestralmente, pero a pesar de ello se puede concluir que en las zonas de este estudio, la diversidad fue alta, lo que se atribuye a la heterogeneidad ambiental y resiliencia del sistema por la fluctuación de factores abióticos. El saber que en ambas localidades la equidad es alta y la dominancia baja, permite suponer que son ambientes maduros, capaces de recuperarse en poco tiempo de disturbios físicos causados por fenómenos naturales o antropogénicos.

CAPÍTULO II

RECLUTAMIENTO

INTRODUCCIÓN

El término “reclutamiento ecológico” se refiere a la llegada y establecimiento de especies a un hábitat que puede ser nuevo o maduro. El establecimiento de las especies requiere de condiciones favorables para el asentamiento de nuevos organismos que pueden llegar en estadio larval, juvenil o adulto.

Los cambios en la intensidad de reclutamiento de organismos influyen en la estructura de la comunidad, aunque falta investigar sobre la manipulación de interacciones en la zona intermareal sobre la respuesta de la comunidad ante la llegada de nuevos reclutas y sobre las diferentes escalas de variación en la intensidad de reclutamiento. Forde y Raimondi (2004), en su trabajo, estudiaron los efectos del reclutamiento sobre la composición de la comunidad, encontraron que los cambios pueden ser de vida corta ya que existen otras fuerzas de selección que pueden impedir el asentamiento de los nuevos organismos.

Las larvas planctónicas de los organismos marinos tienen el potencial de producir variación espacio-temporal de reclutamiento en el bentos. Esta variación es causada por factores abióticos como mareas, corrientes y por factores bióticos tales como aspectos conductuales, competencia y depredación, con variaciones en tiempo y espacio (Jumars, 1993; Forde y Raimondi, 2004). Los estudios realizados sobre historias de vida muestran diferentes estrategias de dispersión larval y cada estudio ha puesto atención al efecto potencial en la comunidad (Underwood y Fairweather, 1989). Los trabajos sobre estabilidad ecológica y dinámica del reclutamiento han mostrado que influyen en la distribución y abundancia de peces en arrecifes (Víctor, 1983, 1986), balanos (Caffey, 1985; Raimondi, 1990; Menge, 2000) y en otros invertebrados béticos, también se han observado los efectos en la intensidad del reclutamiento e interacciones (Underwood y Denley, 1981, 1984; Robles, 1997; Robles y Desharnais, 2002; Underwood, 2000).

La competencia entre dos o más especies puede influir en el reclutamiento (Reed, 1990), ya que algunos estudios han demostrado que los depredadores influyen en el reclutamiento de presas (Robles, 1997). También existen otros trabajos donde se ha visto la relación entre intensidad de colonización y estructura de la comunidad, con ello se han reconocido conductas en la comunidad intermareal a lo largo del proceso de reclutamiento (Menge, 1991; Connolly y Roughgarden, 1998, 1999; Connolly *et al.*, 2001). Estos autores observaron que los sitios con alto porcentaje de colonización de invertebrados tienen menos espacio libre y alta abundancia de adultos, contrario de lo que sucede en sitios con bajo reclutamiento y la diferencia en la estructura de la comunidad a causa de las variaciones espacio-temporales. El análisis realizado por Forde y Raimondi (2004) propuso la existencia de covarianza entre la variación del reclutamiento y la variación de la comunidad.

Las interacciones positivas pueden influir en la zona intermareal en el ensamblaje de especies. Sin embargo, el espacio es una limitante en el proceso de reclutamiento y la competencia por espacio es relativamente importante en la estructura de la comunidad (Gore *et al.*, 1978; Connolly y Roughgarden, 1999; Connolly *et al.*, 2001). La diferencia en densidad del potencial de reclutamiento conduce a diferencias en la composición de la comunidad, lo que mitiga la persistencia en periodos de tiempo cortos (Forde y Raimondi, 2004).

Los estudios de colonización en sustratos artificiales han podido caracterizar la estructura de la comunidad, los resultados han sido similares al hábitat natural. La variación de riqueza específica y abundancia que se encuentra en diferentes microhábitats, así como los diferentes parámetros de sucesión y cómo afecta la variación de factores físicos y biológicos, han sido ya explorados (Tilman, 1994; Campos-Vazquez *et al.*, 1999). La variación estacional ocasiona fluctuaciones de factores físicos en las comunidades que favorecen a algunas poblaciones en cierto tiempo y a otras posteriormente; esto se justifica por la resistencia fisiológica de las especies, el reclutamiento y la heterogeneidad del hábitat (Sánchez *et al.*, 1996). La variación de las comunidades se refleja en el incremento o decremento de la densidad, de la biomasa y de la riqueza de especies debido a la competencia, la depredación, la heterogeneidad espacial, la estabilidad del sistema, la

productividad, y la combinación de estos en diferentes escalas de tiempo (Elliott y Reilly, 1991).

Los estudios de reclutamiento han generado información acerca de la macrofauna que habita en sustratos duros, de la relación que existe con la organización del hábitat, lo que puede utilizarse como una medida de dispersión (Howard, 1985; Olabarria, 2002). También se han realizado estudios en los que las variaciones en la intensidad de reclutamiento se explican por medio de procesos que ocurren en la zona costera aledaña a la zona en donde se mide el reclutamiento. La mayoría de las especies litorales tienen una buena capacidad de dispersión y las larvas pueden ser transportadas a distancias considerables, de manera que su regreso a las áreas de reclutamiento depende de procesos oceánicos. Sobre este aspecto Roughgarden *et al.* (1988) describieron la influencia que el transporte costero y el fenómeno de El Niño tienen sobre el reclutamiento del balano *Balanus glandula* en las costas del sur de California. Los resultados sugieren que son los procesos oceánicos los que forman una masa de agua costera que varía en dimensiones dependiendo, entre otras cosas, de los cambios inducidos por el fenómeno de El Niño. De esta manera, es importante considerar las variables que influyen en esta fase de transporte larval, para evaluar las condiciones del reclutamiento. Es decir, no todos los procesos que moldean la intensidad del reclutamiento ocurren en el sitio de asentamiento.

En el presente estudio se determinó a través de estimar la composición de especies que se reclutan en sustratos artificiales, cuál es la relación que tienen en la composición y abundancia de las especies que se reclutan en la comunidad. De esta manera, al utilizar sustratos artificiales adyacentes a las rocas donde se muestreó la comunidad, se reconoce las especies que se reclutan durante el mismo periodo de muestreo de la comunidad.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- 1.- Caracterizar el reclutamiento en sustrato duro de crustáceos durante un ciclo anual en Montepío y el Morro de La Mancha, Veracruz.
- 2.- Analizar la composición de especies colonizadoras, la fluctuación temporal y abundancia para cada localidad.

HIPÓTESIS

- 1.- Al existir espacios vacíos, se espera que se establezcan organismos que son especies comunes en la comunidad.
- 2.- Las especies de la zona intermareal que se registren en los colectores, se espera se presenten en proporciones iguales a las descritas en la comunidad.

MATERIAL Y MÉTODO

En las dos localidades se depositaron colectores para conocer la tasa de reclutamiento, mediante observaciones bimestrales a lo largo de un año. En La Mancha se obtuvo el ciclo completo y en Montepío debido a los disturbios meteorológicos que se presentaron en el año de estudio, no se completó el ciclo. El procedimiento que se siguió en las dos localidades se describe a continuación.

- a) En cada localidad se depositaron en el primer muestreo 30 bloques hechos de tabicón comercial, con dimensiones de 27 x 11 x 9 cm. Los bloques se numeraron y se colocaron de manera azarosa junto al tipo de sustrato que se muestreó para estudiar la comunidad. Los bloques se sujetaron entre sí y al sustrato para evitar su pérdida y para facilitar su recuperación.
- b) El muestreo consistió en retirar tres bloques cada dos meses de la serie que se depositó originalmente. Además, en cada ocasión se agregaron tres bloques nuevos para determinar qué especies se estaban reclutando en cada periodo bimestral.
- c) Se repitió este proceso cada bimestre (Fig. 2.1).
- d) Se recuperan los bloques y se depositaron en bolsas de malla fina para evitar la pérdida de organismos.
- f) Se identificaron los ejemplares capturados en los colectores con literatura especializada o con la asesoría de los especialistas.
- g) Se compararon los resultados obtenidos en los colectores artificiales con los obtenidos en el muestreo de la comunidad.

h) Se efectuó el análisis comparativo de las localidades, para determinar las especies que se comparten en la comunidad y cuáles eran únicas de cada tipo de muestreo, en las dos localidades en Veracruz.

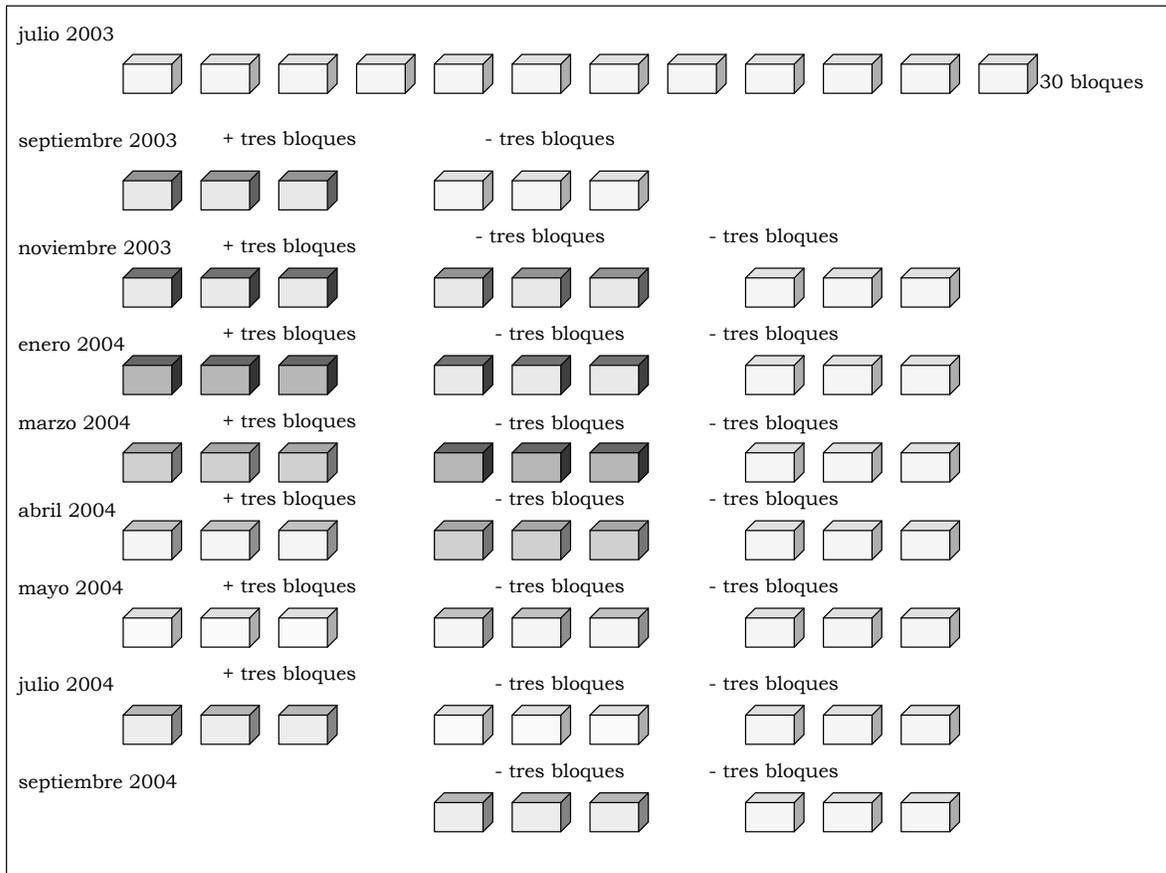


Figura 2.1. Esquema que muestra cuando se colocaron los bloques para reclutamiento y como fueron retirados.

RESULTADOS

En la localidad de La Mancha se recuperó el 83% de los colectores depositados a principio del estudio y el 100% de los que se depositaban cada dos meses. En Montepío se recuperó el 50% de los colectores depositados en el primer mes y el 57% de los depositados cada bimestre (Fig. 2.2).

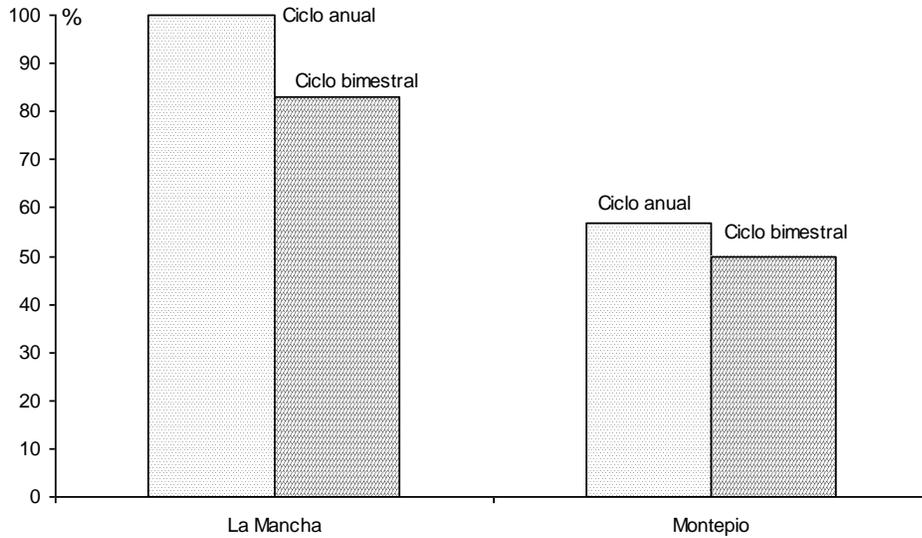


Figura 2.2. Gráfica porcentual de recuperación de bloques en dos ciclos, en Montepío y La Mancha, Veracruz.

Como era de esperarse, los organismos que se reclutaron a los sustratos artificiales fueron en su gran mayoría, organismos juveniles y algunos en los últimos estadios larvales. De esta manera, solamente algunas especies pudieron ser identificadas hasta género o especie, ya que los caracteres de identificación se basan principalmente en la morfología de los adultos, por lo que la mayoría de los organismos fueron identificados únicamente hasta phylum, clase, orden o familia. Con respecto a los crustáceos, fue posible identificar 21 géneros y ocho especies de La Mancha, pertenecientes a 18 familias; mientras que en Montepío se identificaron nueve géneros y dos especies, pertenecientes a 8 familias (Tabla 2.1). Se observó la presencia constante en los sustratos artificiales del cirripedio *Balanus* sp. Es interesante notar que en La Mancha 10 de los 21 taxa identificados son anfípodos, y en Montepío fueron seis de los nueve taxa. En La Mancha se registró un tanaidáceo, mientras que en Montepío aún no se ha registrado este grupo. Con respecto a los decápodos, resalta la presencia de seis especies en La Mancha y de dos en Montepío. El cangrejo *Microphrys bicornutus* fue frecuente en los sustratos artificiales, así como *Mennipe* sp. Es posible suponer que se recluten más anfípodos, ya que los peracáridos poseen desarrollo directo y los organismos adultos son de tamaño reducido, por lo que se pudieron identificar en su mayoría. Cabe mencionar que las especies o géneros que pudieron ser identificados no son la totalidad de las especies recobradas en los sustratos artificiales. El resto de las muestras se discuten

como grandes grupos para su comparación y análisis. En el Capítulo III se realizan las comparaciones entre los resultados obtenidos de la comunidad y la composición de especies de los sustratos artificiales.

Tabla 2.1. Lista de géneros y especies de crustáceos identificados de los sustratos artificiales utilizados en La Mancha y Montepío, Veracruz.. (*) especies que no se encontraron en el ambiente natural.

	LA MANCHA	MONTEPIÓ
Familia	Género y especie	Género y especie
Balanidae	<i>Balanus</i> sp.	<i>Balanus</i> sp.
Ampithoidae	<i>Ampithoe</i> sp.	
Corophiidae		<i>Grandidierella</i> sp.*
	<i>Lembos smithii</i> *	
	<i>Lembos unifasciatus</i> *	
	<i>Lembos</i> sp.	
Gammaridae		<i>Ceradocus</i> sp.*
	<i>Gammaropsis atlantica</i> *	
	<i>Gammaropsis</i> sp.*	
		<i>Melita</i> sp.*
Hyalidae	<i>Hyale</i> sp.	<i>Hyale</i> sp.
Podoceridae	<i>Podocerus brasiliensis</i> *	
Phoxocephalidae		<i>Eobrolgus spinosus</i> *
Talitridae	<i>Orchestia</i> sp.*	
	<i>Talorchestia</i> sp.*	<i>Talorchestia</i> sp.*
Tanaidae	<i>Tanais</i> sp.	
Alpheidae	<i>Alpheus</i> sp.	
Paguridae	<i>Pagurus</i> sp.	
Diogenidae	<i>Clibanarius</i> sp.	
Pasiphaeidae	<i>Leptochela</i> sp.*	
Mithracidae	<i>Microphrys bicornutus</i>	<i>Microphrys bicornutus</i>
Majidae	<i>Epialtus</i> sp.	
	<i>Mithrax</i> sp.	
Mennipidae	<i>Mennipe</i> sp.	<i>Mennipe</i> sp.
Panopeidae	<i>Panopeus</i> sp.*	
Xanthidae	<i>Eriphia gonagra</i>	
Grapsidae	<i>Pachygrapsus transversus</i>	
	<i>Percnon gibbesi</i> *	

RECLUTAMIENTO ANUAL

Durante el estudio se reclutaron organismos pertenecientes a siete taxa principales: Poriphera, Cnidaria, Sipunculida, Anellida, Equinodermata, Mollusca y Crustacea (Fig. 2.3). De estos grupos, los crustáceos, los anélidos y los moluscos se presentaron en todos los muestreos en ambas localidades. En La Mancha se encontraron cnidarios, especialmente anémonas, en todos los muestreos excepto en noviembre; los sipuncúlidos y las esponjas aparecen a partir de noviembre y los equinodermos se reclutaron a los sustratos artificiales solamente en noviembre y julio. En Montepío las esponjas y los sipuncúlidos aparecen en todos los muestreos excepto en septiembre; por su parte los cnidarios no aparecen ni en abril ni en mayo. En ambas localidades se registró el máximo reclutamiento en cuanto grupos principales durante el mes de julio; además, los siete grupos poseen una presencia similar. Cabe destacar que la aparición de equinodermos se dio solamente dos veces durante el periodo de muestreo, en septiembre-noviembre y en julio, en ambas localidades. Esto puede interpretarse como que el muestreo en ambas localidades fue muy similar, lo que permite realizar comparaciones posteriores.

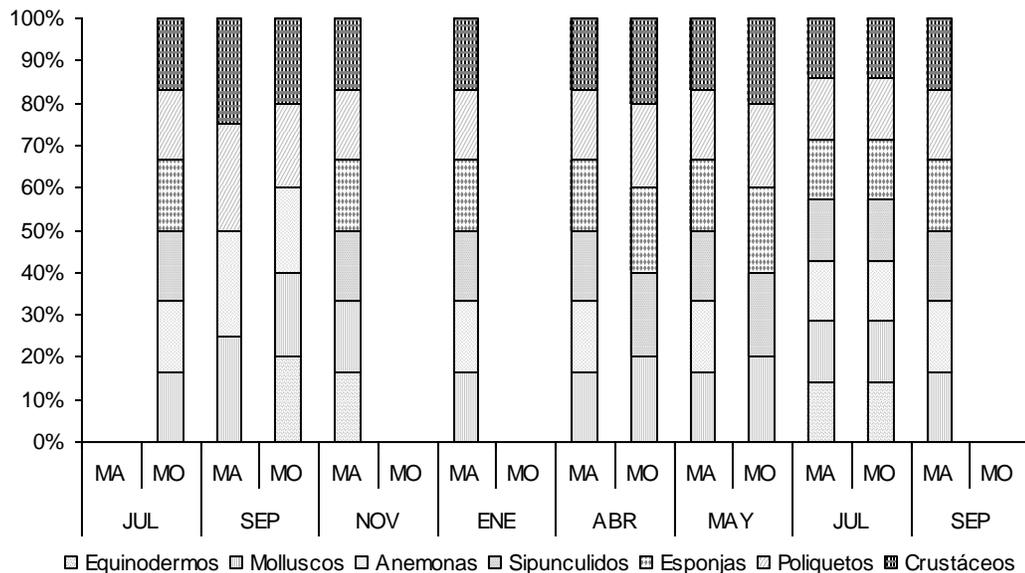


Figura 2.3. Gráfica de presencia de los siete phyla en los bloques de reclutamiento del ciclo anual en La Mancha (MA) y en Montepío (MO), Veracruz.

Los resultados en los bloques de reclutamiento, para las dos localidades en el ciclo anual, mostraron que a mayor tiempo el número de especies se incrementa, como se aprecia en la tabla 2.2. De manera general, en La Mancha los primeros organismos en aparecer fueron macroalgas, esponjas, balanos y bivalvos. Las macroalgas aprovechan los espacios abiertos, mientras que las esponjas, balanos y bivalvos, al ser filtradores pueden establecerse rápidamente cuanto encuentran un espacio disponible. Los siguientes grupos en establecerse son poliquetos, crustáceos peracáridos y algunos decápodos. En los colectores con más tiempo en el ambiente se encontraron cnidarios, gasterópodos y carideos. En Montepío, los primeros organismos que colonizan fueron también macroalgas y poliquetos. El reclutamiento continuó con esponjas y posteriormente se establecieron los crustáceos y otros grupos de moluscos. En esta localidad se detectó en el último muestreo la presencia de la mayoría de los grupos, lo que indica un tiempo de sucesión mayor que en La Mancha.

Tabla 2.2. Presencia de los principales grupos de invertebrados en los bloques recobrados a distintos tiempos en La Mancha (Ma) y Montepío (Mo).

BLOQUES	LOCALIDAD	Ma	Ma	Ma	Ma	Ma	Ma		Mo	Mo	Mo	Mo	Mo
	Colecta	nov	ene	mar	may	jul	sep		sep	mar	may	jul	sep
	Tiempo en meses	2	4	6	8	10	12		2	8	10	12	14
Alga	Calcárea		1			1	1		1	1	1	1	1
	Arrocetada	1	1	1	1	1	1					1	1
	Filamentosa	1	1	1	1	1	1					1	1
Galería	Poliqueto	1	1	1		1	1		1	1	1	1	1
Organismo	Poliqueto						1				1	1	1
	Cnidaria				1	1	1				1	1	1
Espina	Erizo	1	1	1	1				1			1	1
	Ofiuro					1			1		1	1	
Esponja	Blanca	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1
Esponja	Verde	1	1	1		1	1			1		1	1
Esponja	Morada										1		
Crustacea	Balano	1	1	1		1	1			1	1	1	1
	Anfípodo		1	1	1	1	1					1	1
	Isópodo		1		1								
	Anomuro		1	1		1					1	1	
	Carideo			1									1
	Cangrejo		1	1	1	1	1					1	1
Sipunculida	Sipuncúlido			1	1								
Mollusca	Bivalvo	1	1	1	1	1					1		1
	Polyplocophoro												1
	Gasterópodo				1	1	1					1	

Para La Mancha se graficó el logaritmo de la abundancia de los principales phyla y se compararon los resultados a diferentes tiempos de reclutamiento. Se observó que las algas filamentosas y los poliquetos presentaron el mayor número de organismos y los crustáceos, moluscos y algas pardas son grupos importantes por su abundancia (Fig. 2.4). Las algas pardas aumentaron su cobertura conforme avanzó el proceso de colonización de los sustratos artificiales, lo que formó la capa en donde se pueden reclutar organismos. Los principales grupos de animales, crustáceos, moluscos y cnidarios, mantuvieron niveles bajos comparados con las macroalgas colonizadoras. Es de notar, que el reclutamiento de crustáceos sigue una trayectoria similar a la de las algas filamentosas, disminuyendo cuando éstas lo hacen (Fig. 2.4).

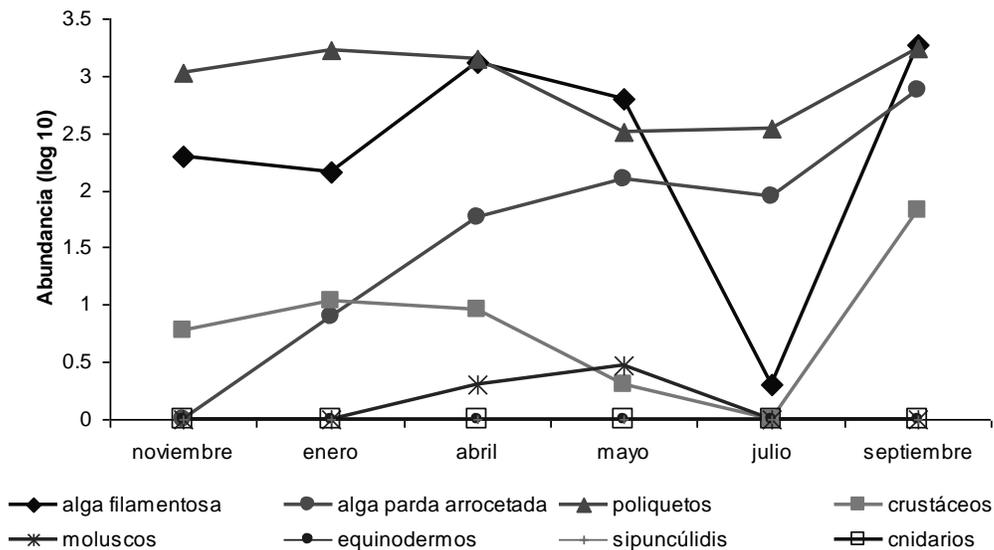


Figura 2.4. Variación de la abundancia en el proceso de reclutamiento anual de los principales phyla.

El valor logarítmico de la abundancia total de seis grupos que se encontraron en la comunidad durante el ciclo anual; con ello se observó que los poliquetos, algas filamentosas y algas arrosetadas son los que presentaron los primeros tres valores de abundancia (Fig. 2.5). Los crustáceos son un grupo importante por su abundancia aunque estén por debajo del promedio de la comunidad de los bloques.

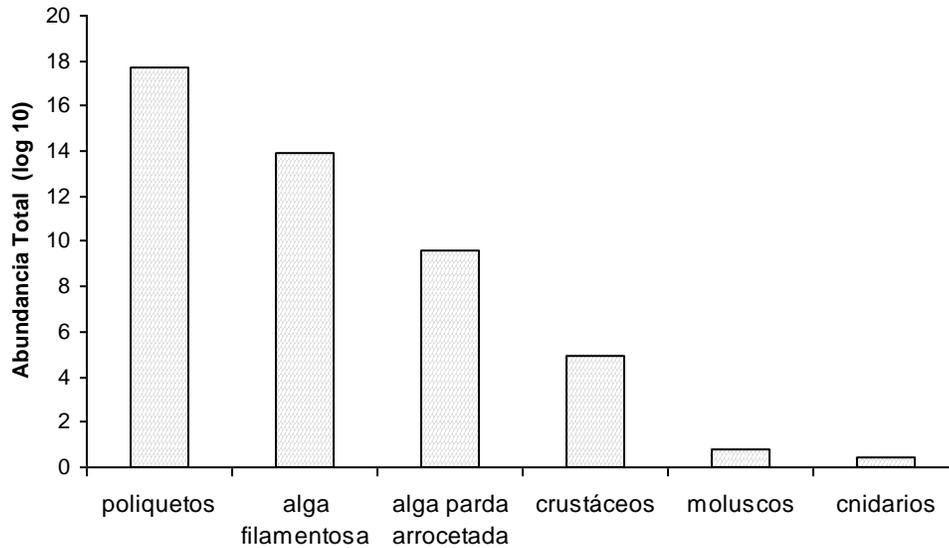


Figura 2.5. Abundancia logarítmica de seis grupos en los bloques anuales en La Mancha.

Al ser las algas filamentosas y los poliquetos los organismos de mayor abundancia se observó que la relación que existe con los crustáceos, expresados como logaritmo base 10. Se percibió que durante el año existe fluctuación de valores en un intervalo de tiempo (Fig. 2.6). El modelo representa el 50% y 77% de lo que sucede en la comunidad. La figura 2.6, muestra la variación de los crustáceos en relación con las macroalgas y poliquetos de la comunidad.

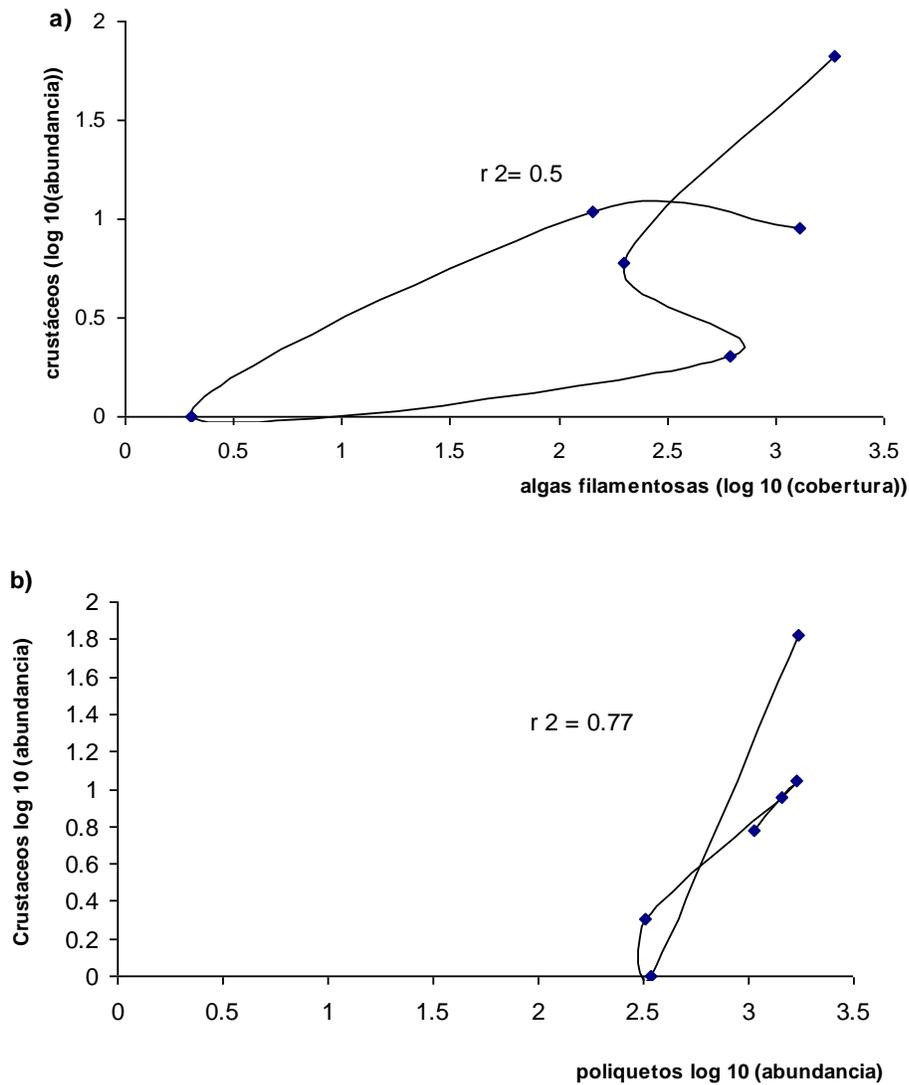


Figura 2.6. Relación de abundancia de crustáceos con a) algas filamentosas y b) poliquetos.

RECLUTAMIENTO BIMESTRAL

El análisis del ciclo bimestral mostró que el Phylum Cnidaria sólo se presentó en La Mancha en el mes de mayo, lo que representó el 11%, los equinodermos se presentaron en el 56% de los muestreos, las macroalgas, poliquetos y esponjas se presentaron en un 78% cada grupo y los crustáceos en un 89%, sólo estuvieron ausentes en septiembre 2003 en Montepío (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Presencia de los principales grupos de invertebrados en los bloques recobrados después de dos meses de permanecer en La Mancha (Ma) y Montepío (Mo), en distintos meses del año

LOCALIDAD	Ma	Ma	Ma	Ma	Ma	Ma	Mo	Mo	Mo
Colecta	nov	ene	mar	May	jul	sep	sep	mar	jul
Tiempo	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Macroalgas	1	1	1	1	1	1		1	
Poliquetos	1		1	1	1	1	1	1	
Cnidarios				1					
Equinodermos	1			1	1	1		1	
Esponjas		1	1	1	1	1		1	1
Crustáceos	1	1	1	1	1	1		1	1
Moluscos	1	1		1	1	1		1	

Respecto al número de grupos de organismos invertebrados que se reclutaron por localidad (Fig. 2.7), se observó que hasta el décimo mes el número de phyla es mayor en la Mancha y después de 12 y 14 meses es mayor en Montepío.

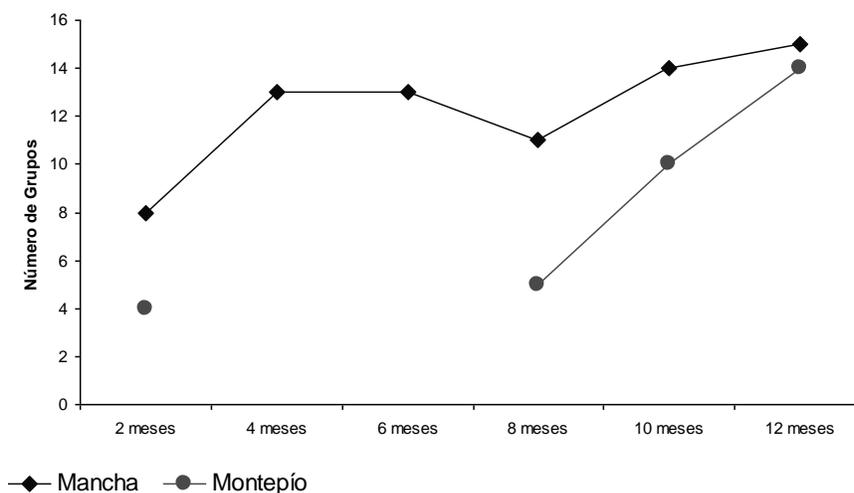


Figura 2.7. Número de grupos de invertebrados que se reclutan en el sustrato artificial de las dos localidades.

Al graficar el logaritmo de la abundancia, en los principales phyla y comparar los resultados de reclutamiento de las colectas bimestrales, en diferente épocas en La Mancha, se observó que las algas filamentosas y poliquetos presentaron el mayor número de organismos y los crustáceos, moluscos y algas pardas son grupos de importancia por su abundancia en el ciclo bimestral (Fig. 2.8).

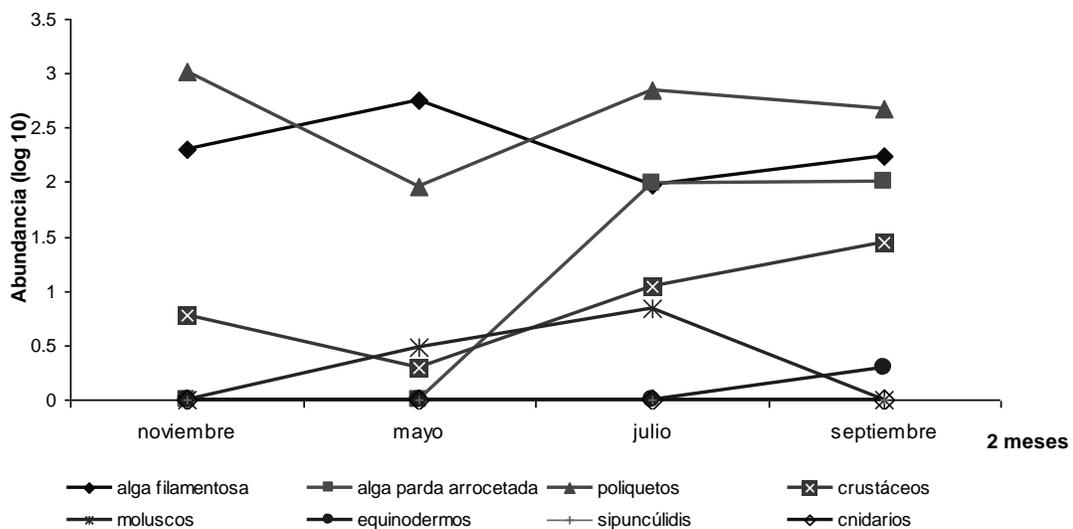


Figura 2.8. Variación de la abundancia en el proceso de reclutamiento bimestral de los principales phyla.

El valor logarítmico de la abundancia total de seis grupos que se encontraron en la comunidad durante los muestreos de reclutamiento bimestral, se observó que los poliquetos y algas filamentosas presentaron abundancia mayores a la media, las algas arrocetadas y crustáceos presentaron valores medios y los moluscos y equinodermos menores a la media (Fig. 2.9), Este comportamiento coincide con lo descrito en procesos de colonización y el orden de importancia en abundancia de los phyla en la comunidad intermareal.

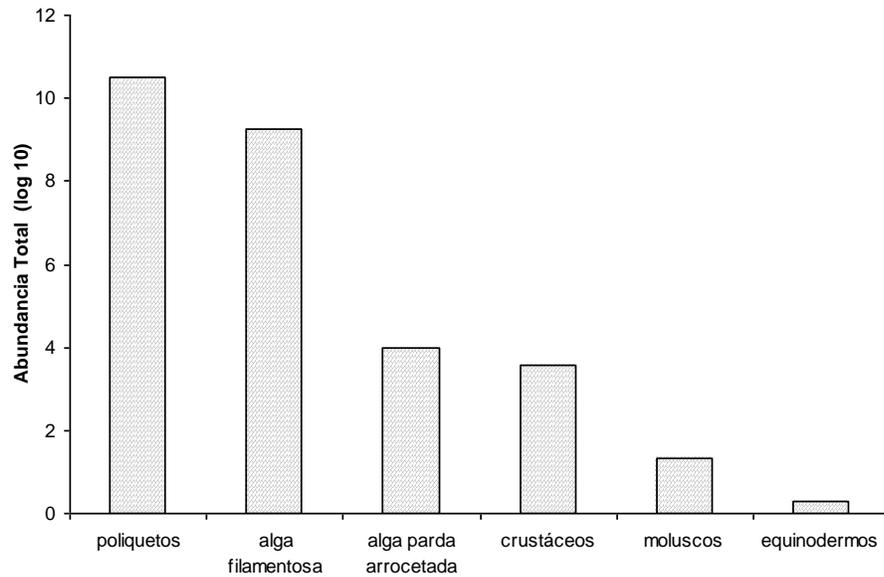


Figura 2.9. Abundancia logarítmica de seis grupos colectados en los bloques bimestrales de La Mancha.

Como en el ciclo bimestral, se observó que las algas filamentosas y los poliquetos son los grupos de mayor abundancia, se identificó la relación que existe con los crustáceos, expresados en logaritmo base 10. En el gráfico se mostró que durante el año existe fluctuación de valores en un mismo intervalo de tiempo (Fig. 2.10), el valor de correlación de crustáceos con macroalgas fue de 55% y con los poliquetos de 37%, los valores de correlación no son altos, pero existe variación en tiempo entre los grupos de importancia por su abundancia.

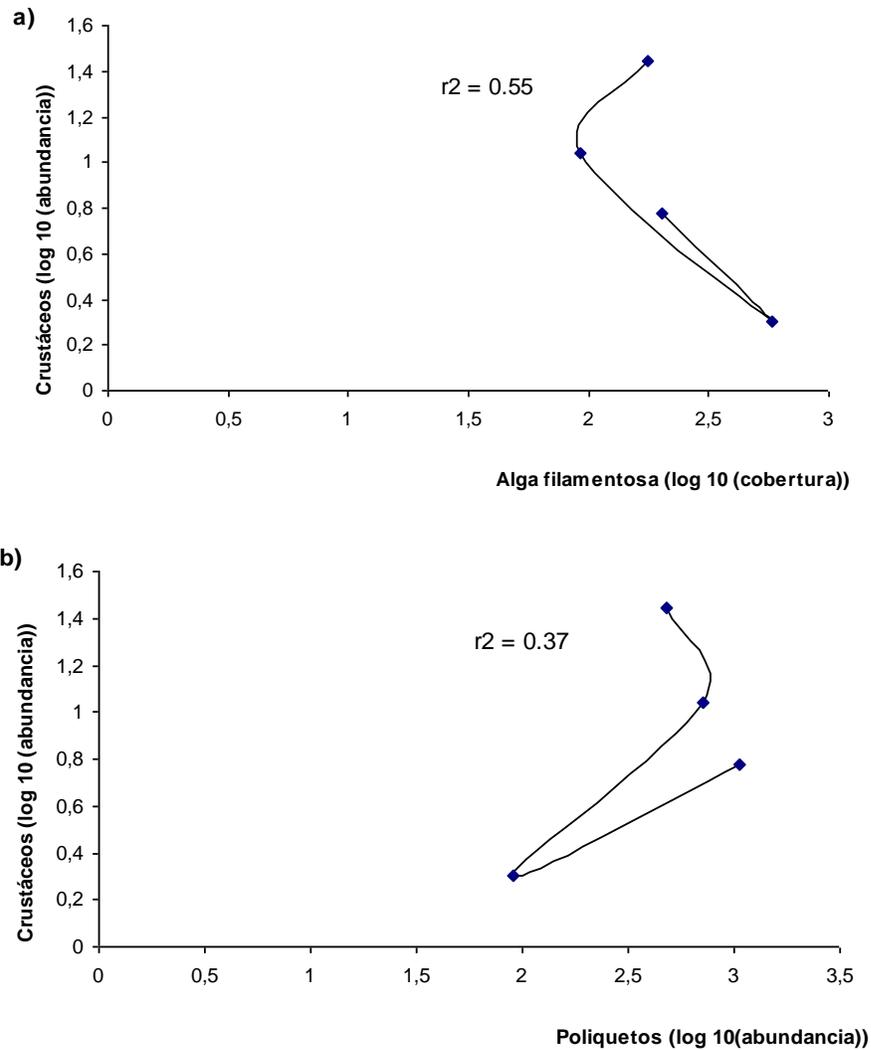


Figura 2.10. Relación de crustáceos por su abundancia de reclutamiento bimestral con: a) algas filamentosa y b) poliquetos.

DISCUSIÓN

Las diferencias de reclutamiento y dominancia en la comunidad, influyen en la interacción entre las especies y su composición, estos efectos pueden persistir en una escala temporal en la zona intermareal, ya que el tiempo refleja cambios en densidad y esto conlleva a diferencias en el reclutamiento. Existen estudios que han demostrado que la facilitación para el reclutamiento es importante en la zona intermareal (Underwood y Denley, 1981; Coleman, 2002, 2003 a,b). El análisis de datos en diversas comunidades indican las

diferencias de reclutamiento, dominancia e influencia en la composición, pero estas disimilitudes son por periodos cortos. El reclutamiento de la comunidad se caracteriza por una abundancia alta de todas las especies, sitios amplios y relativamente complejos en especies, contrario a las zonas con bajo reclutamiento (Jumars, 1993; Forde y Raimondi, 2004).

La composición de la comunidad está influenciada por el reclutamiento y sus efectos en la competencia por espacio y alimento (Buschmann, 1990; Levin *et al.*, 2006). En este estudio se prueba un incremento en la abundancia de especies con un aumento en la densidad del reclutamiento para la comunidad presente en Montepío, en agosto. El papel de facilitación en el reclutamiento de una comunidad, debe ser considerado con cautela ya que en cada proceso de colonización, la facilitación es importante ya que de ella dependen los organismos pioneros que habitarán en el sistema y darán inicio al proceso de sucesión (Lindsay *et al.*, 2006).

La variabilidad en el reclutamiento es otro factor que influye en la estructura de la comunidad rocosa intermareal (Menge, 1991; Connolly y Roughgarden, 1999; Connolly *et al.*, 2001). Los sitios con importancia en el reclutamiento de invertebrados tienen una cobertura alta de adultos y poco espacio disponible. Se sugiere que no hay diferencia en la relación del reclutamiento en la composición de la comunidad y que depende de la dominancia en la composición y tiempo de maduración del sistema (Forde y Raimondi, 2004). La comunidad converge en dos sitios que son caracterizados por diferencias en el reclutamiento y la dinámica de la comunidad; sin embargo, el efecto de vida corta en la variación del reclutamiento sobre la comunidad se observa en otros experimentos.

La comunidad intermareal de Montepío presenta una fuerte y constante variación bimestral tanto en el recambio de especies, como en el número de individuos por especie. Esto es característico de las comunidades bénticas, ya que al estar bajo la influencia de cambios de salinidad, temperatura y periodos de desecación, se favorece el desarrollo de ciertas especies que se encuentran en determinadas condiciones ambientales y cuando éstas

cambian, organismos oportunistas se benefician con ello (Menge y Lubchenco, 1981; Franz y Harris, 1988; Elliott y Reilly, 1991; Closs y Lake, 1994; Burkouskiy y Stolyarou, 1996).

El trabajo de Hernández (2002) mostró que existen diferencias significativas en la riqueza específica a través del año, pero no así en los valores promedio de densidad y biomasa. Los análisis de agrupamiento basados en densidad no sólo mostraron variaciones en el ciclo, sino que permitieron definir claramente dos épocas distintas en el área, una correspondiente a invierno o época de nortes y otra que abarca el resto del año. Pero algunos autores señalan que dependen directamente del reclutamiento diferencial de cada especie (Elliott y Reilly, 1991; Burkovskiy y Stolyaron, 1996; Granados-Barba, 2001).

Los estudios de reclutamiento son importantes para conocer y poder predecir el comportamiento de las especies después de un evento climático que deje espacios nuevos listos para la colonización. La mayoría de los trabajos de reclutamiento se han realizado en invertebrados sésiles como los balanos (Hadfield *et al.*, 2006). El trabajo de Herbert y Hawkins (2006) dio a conocer la preferencia por el tipo de sustrato y porcentaje de mortalidad posterior al reclutamiento de *Chthamalus montagui*. Cabe mencionar que los organismos pueden colonizar un sustrato nuevo en diferentes etapas de su vida (larvas, juveniles o adultos) por diferentes medios, los principales son las corrientes que favorecen los estadios larvales, las migraciones de organismos adultos y por medio de acarreo como troncos que pueden llevar individuos en diferentes etapas de su ciclo de vida. Las corrientes en el Golfo de México son una de las principales causantes de dispersión. También hay que recordar que algunas especies tienen un alto potencial de distribución, como en el caso de *Pachygrapsus transversus*, que se distribuye ampliamente en el Pacífico y Atlántico americano (Cuesta y Shubart, 1998).

La variación en la abundancia de especies que se reclutan en la zona intermareal también está determinado por los parámetros de zonación de los organismos, como es el caso de los cirripedios (Power *et al.*, 2006). Las especies euritópicas que se distribuyen ampliamente por su tolerancia a cambios de temperatura y salinidad; por ejemplo, Lee *et al.*,

(2006) mencionó que la variación espacio temporal en el reclutamiento de los balanos esta determinado por los cambios de temperatura.

La diferencia en el ensamblaje de las especies se debe al reservorio larval, el potencial de colonización y la habilidad de permanecer y formar parte de la comunidad. El proceso de reclutamiento está influenciado por la época del año, la competencia y el estrés ambiental (Petraitis y Dudgeon, 2005; Irving *et al.*, 2007). Adicionalmente, el sitio de estudio y la estratificación vertical también afectan la competencia entre larvas; la influencia del transporte sobre reclutamiento es una dinámica que ocurre en la zona costera (Rivol *et al.*, 2008).

Las especies que se reclutaron en el sustrato artificial fueron macroalgas, esponjas, balanos y bivalvos. Las macroalgas fueron las primeras en aprovechar los espacios abiertos cuando las condiciones de visibilidad fueron óptimas, en ambas localidades se capturaron *Dictyota frabilis*, *Cladophora* sp., *Padina* sp., *Ulva lactuca*, *Caulerpa cupressoide*, *Graciliaria tikahiae* y *Hypnea* sp., las cuales crearon un hábitat para organismos herbívoros que pudieron establecerse en el espacio disponible. Los grupos que se establecieron son crustáceos (peracáridos y decápodos) y poliquetos (Nereididae, Sabellidae, Eunicidae y Ciliidae). Lo anterior coincide con los estudio de Rule y Smith (2005) y Hutchings y Peyron-Clausade (2002) donde la variación espacial en reclutamiento del ensamblaje de sustrato artificial, en el que utilizaron la riqueza de especies y la abundancia para el análisis de la comunidad, y los grupos que dominaron fueron poliquetos, anfípodos, decápodos y bivalvos.

RECLUTAMIENTO ANUAL

Los bloques colectores que se utilizaron, sirvieron como espacios nuevos que permitieron establecer a especies de macroalgas e invertebrados, los grupos pioneros fueron macroalgas y poliquetos, que son los que forman un sustrato donde otros phyla se pueden establecer, es interesante destacar que se colectaron ofiuros de menos de un centímetro que son adultos y erizos del tamaño de la cabeza de un alfiler. También se obtuvieron cabezas de coral de 3 ó 4 milímetros, a partir de los ocho meses de estar los bloques en exposición (Fig.

2.11). La mayoría de los ejemplares sólo se identificaron a grandes taxa por que los organismos son de tallas pequeñas o se colectaron en fase larvaria lo cual complica el identificarlos, pero es importante mencionar que la comunidad que se reclutó es vasta y heterogénea (Tabla 2.4).

Se ha mencionado que los cambios en la intensidad de reclutamiento de individuos en una comunidad influyen en la estructura de ésta, además, los organismos de la zona rocosa intermareal determinan su presencia pero las especies pioneras indican las diferencias en el reclutamiento en la composición inicial, aun cuando estos cambios pueden ser de vida corta, como lo mencionan (Dean y Connell, 1987; Forde y Raimondi, 2004).

Tabla 2.4. Taxa reclutados en los bloques de sustrato artificial durante el ciclo anual en ambas localidades.

Macroalgas	
Clorophyta	<i>Cladophora</i> sp. <i>Ulva lactuca</i> <i>Caulerpa cupressoide</i>
Phaeophyta	<i>Dictyota frabilis</i> <i>Padina</i> sp.
Rhodophyta	<i>Hypnea</i> sp. <i>Gracilaria tikvahiae</i>
Porifera	
Demospongia	<i>Geodia papyracea</i> <i>Epipolasis lithophaga</i> <i>Sigmadocia caerulea</i> <i>Callyspongia schrichti</i> <i>Tethya</i> sp.
Cnidaria	
Anthozoa	anémonas y corales
Annelida	
Polychaeta	Cilidae Eunicidae Nereididae Saballidae
Mollusca	
	Bivalvia Gastropoda Polyplacophora
Echinodermata	
Ophiuroidea	<i>Ophiactis savignyi</i>
Echinoidea	<i>Echinometra lucunter lucunter</i>
Crustacea	
Thoracica	Balanomorpha
Peracarida	Anfipoda Isopoda
Decapoda	Anomura Caridea Brachyura
Varios	
	Sipunculidae Ascidiacea Pycnogonida

PROCESO DE RECLUTAMIENTO

A continuación se presenta una serie de fotografías que muestran como se depositaron los bloques colectores y lo que se reclutó en diferentes tiempos de exposición con la comunidad. Los bloques se amarraron, para evitar se perdieran por la acción del oleaje y mareas, al inicio se depositaron 30 bloques por localidad para realizar el análisis del ciclo anual (figura 2. 11



Figura 2. 11. El amarre de bloques colectores para el estudio del ciclo anual.

Para el análisis comparativo de reclutamiento bimestral en diferentes meses del año se depositaron series de bloques con una marca que los diferenciara de los depositados al inicio del estudio (figura 2.12).



Figura 2.12. Amarre de bloques colectores para el análisis de la serie bimestral.

Se recobró más del 90% de los bloques depositados, algunos de los cuales se perdieron por la acción de las mareas, aunque a veces fue fácil el recuperar los colectores en otros meses fue difícil obtenerlos por la nula visibilidad en el momento del muestreo (figura 2.13).



Figura 2.13. Bloque en ambiente natural en proceso de colonización.

La primer fase de reclutamiento depende de las condiciones ambientales, como ya se mencionó. El sedimento en suspensión impide una buena penetración de luz además de obstruir el desarrollo de los primeros brotes de las macroalgas. Los primeros colonizadores son macroalgas, poliquetos o una mezcla de estos (figura 2.14). El sedimento en suspensión se depositó en los bloques inhibiendo el desarrollo de algas filamentosas y las algas calcáreas subsisten en el sustrato.

Los trabajos de reclutamiento en su mayoría se han realizado en organismos sésiles como balanos, ya que se depositan en las primeras fases de colonización y son fáciles de cuantificar, desde los dos meses se reclutan estos crustáceos y estuvieron presentes en todo el ciclo, lo que varió fue su abundancia (Figura 2.14). A continuación se presenta una serie de imágenes que se adhirieron al sustrato a diferente tiempo de exposición.

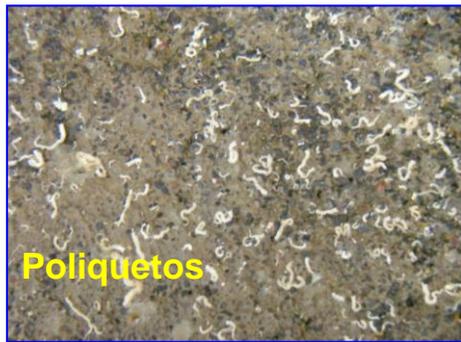


Figura 2.13. Las primeras fases de colonización fueron poliquetos y macroalgas de diversas especies.



Figura 2.14. Los balanos se reclutaron desde el primer bimestre.

Existen grupos de invertebrados que habitan los espacios vacíos y algunos son considerados como oportunistas, ejemplo de ellos son algunos sipuncúlidos, moluscos y poliquetos (figura 2.15) que se reclutaron en cualquier fase del ciclo.



Figura 2.15. Invertebrados que colonizaron los espacios vacíos, sipunculido, bivalvos y poliquetos.

Existen otros organismos que tardan en establecerse, como es el caso de las esponjas, cuyo crecimiento es lento y al principio se ven como puntos en el bloque, después de cuatro meses en el sustrato crecen y forman manchones (figura 2.16).



Figura 2.16. Se observan: a) pequeños puntos donde se desarrolla la colonia de esponjas, b) la esponja en una fase posterior aumenta de tamaño y c) la esponja cohabita con algas calcáreas.

Existen especies que requieren de procesos de mayor tiempo o la presencia de ciertos organismos para que estas se establezcan como se aprecia en la figura 2.17, cuyos bloques tenían seis meses en proceso de colonización.

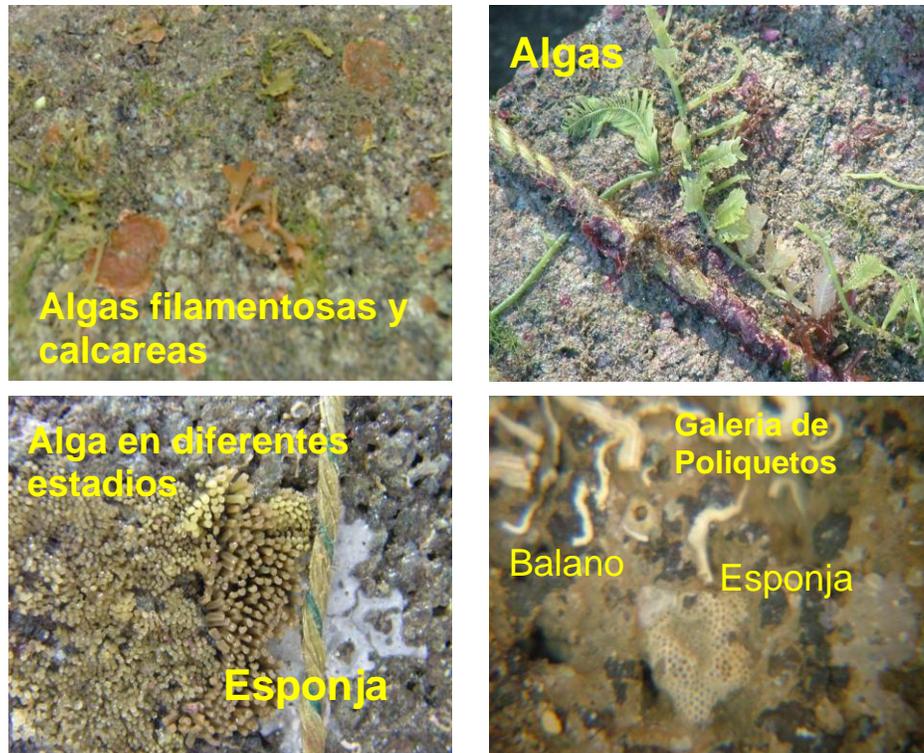


Figura 2.17. Diferentes tipos de macroalgas presentes a los seis meses en el sustrato.

Los cnidarios requieren de ocho meses o más para establecerse Figura 2.18, además que su tasa de crecimiento es lenta, esto se observó tanto en La Mancha como en Montepío.

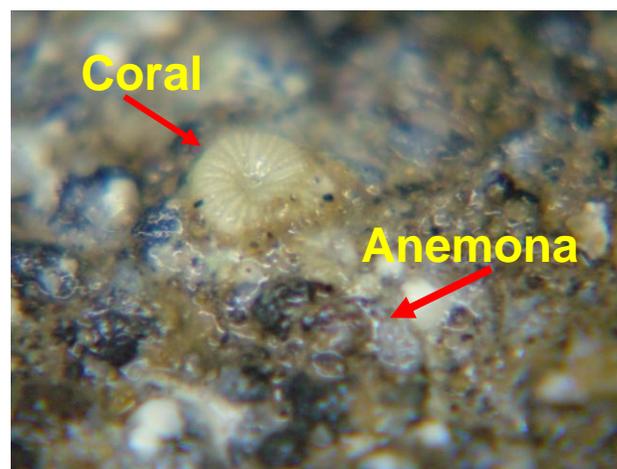


Figura 2.18 Los Anthozoos son los invertebrados que se establecieron al último.

RECLUTAMIENTO BIMESTRAL

Son varios los investigadores que han descrito diferentes procesos de reclutamiento y coinciden en que los factores bióticos y abióticos afectan su establecimiento. Por ejemplo Yakovis *et al.* (2007) mencionaron que la estructura y heterogeneidad del hábitat son factores que afectan la abundancia y diversidad.

Miller y Etter (2008) trabajaron en el Golfo de Maine para determinar las especies sésiles dominantes de la zona intermareal rocosa y los factores que las limitan, concluyen que la luz es clave en el control de la estructura y funcionamiento de la comunidad. En contraste, Balata *et al.* (2007) registraron que algunas algas filamentosas favorecen el incremento de sedimento, lo que afecta la abundancia relativa del ensamblaje de microalgas y esto puede llevar a diferentes historias de vida. Esto se observó en la serie de reclutamiento bimestral a lo largo de un año, ya que dependiendo de las características ambientales las especies pioneras que colonizaron variaron, ya que el principal factor que afectó este proceso fue el sedimento en suspensión que se depositaba en los bloques e impedía la penetración de luz, lo que imposibilitó el desarrollo de las macroalgas y favoreció a los poliquetos a formar galerías. Las especies secundarias que se establecen dependen del reservorio larval, tal como lo mencionaron Jessopp *et al.* (2007), que relacionan la abundancia y riqueza de larvas con la variación de salinidad y cambios topográficos.

Lo importante de los experimentos en diferentes series de tiempo es que permiten predecir las especies que puede establecerse bajo diferentes épocas y los factores ambientales que favorecen o limitan su asentamiento, lo cual lleva a los diferentes procesos de sucesión, que están determinados por las especies dominantes de la comunidad.

CONCLUSIONES

Se puede concluir que el reclutamiento de organismos en fase larval, juvenil o adulta varía en las diferentes épocas del año. Los factores abióticos como: calidad de luz, partículas en suspensión, temperatura, salinidad, intensidad de oleaje, sustrato disponible y factores bióticos como la depredación y la competencia, pueden llevar a los nuevos colonizadores a facilitar su establecimiento o inhibir a los organismos hasta excluirlos de la comunidad.

El estudio de reclutamiento en sustratos artificiales ha podido caracterizar la estructura de la comunidad y se ha detectado la similitud con el comportamiento en el ambiente natural. La variación de la riqueza de especies y la abundancia depende de las características ambientales del hábitat. Se detectó que las especies pioneras en ambas localidades son macroalgas y poliquetos, cuya presencia y abundancia depende del sedimento que se encuentra suspendido en la columna de agua, lo que afecta la calidad de luz y determina los primeros reclutas.

Los bloques de sustrato artificial que se depositaron en las dos localidades sirvieron como sustrato y refugio para que se establecieran nueve taxa principales (algas, Porifera, Cnidaria, Anellida, Sipunculida, Pycnogonida, Echinodermata, Mollusca, Crustacea). Las especies de estos grupos no sólo fueron ocasionales en la comunidad, algunas especies resultaron dominantes y otras no se habían registrado en los muestreos para el análisis de la comunidad en las dos localidades.

La densidad de las poblaciones presentan un comportamiento oscilatorio en el tiempo y espacio, por lo que un grupo poblacional depende de otro, además se observó la capacidad de resiliencia de los organismos para permanecer en el ecosistema.

CAPÍTULO III

COMPARACIÓN DE LA COMUNIDAD VS. EL RECLUTAMIENTO

INTRODUCCIÓN

Es importante conocer las especies que integran una comunidad y la variación que presentan durante diferentes épocas o ciclos en su densidad, riqueza y diversidad, para poder predecir el comportamiento de las poblaciones. Se han realizado estudios para conocer la estructura de la comunidad de algunas regiones, y con ello se ha establecido la importancia de factores vitales para la comunidad y sus poblaciones. Por ejemplo, Coleman y Braley (2005) aplicaron la combinación de genética, demografía y fenología a sus datos lo que les permitió establecer características de la dinámica poblacional de macroalgas y determinar las diferencias del reservorio larval con respecto a la posición de la costa y la topografía local. Esto concuerda con lo descrito por Lagos *et al.* (2007), quienes describieron que el proceso de reclutamiento está influenciado directamente por la variación espacio temporal que se refleja en sincronía con la abundancia, productividad y persistencia de las poblaciones. Los cambios en la comunidad reflejan las condiciones de la zona intermareal, que ha sido estudiada al igual que los organismos sésiles que la habitan (Hadfield *et al.*, 2006; Herbert y Hawkins, 2006; Lee *et al.*, 2006; Power *et al.*, 2006). Pero pese a ello es necesario continuar analizando la relación de factores abióticos y como afectan a la estructura de la comunidad intermareal de sustrato rocoso.

Los disturbios climáticos son la principal causa que crea espacios disponibles en el sustrato, esto brinda la posibilidad a los organismos a reclutarse y conformen un nuevo ensamblaje funcional en la comunidad, las especies nuevas en colonizan generan relaciones de competencia con las de menor frecuencia de la comunidad preexistente. La magnitud de la perturbación climática está relacionada con el espacio que queda disponible, lo cual es vital para el proceso de colonización. La variación temporal tiene efecto con la presencia de los propágulos, el incremento de estrés físico y depredación, por lo que son diferentes las especies que utilizan el espacio después de cada disturbio (Hutchinson y Williams, 2003).

El conocer la composición de la comunidad y al mismo tiempo registrar las especies que se reclutan en las dos localidades estudiadas, permite explicar los ciclos de las poblaciones y los factores que las afectan, y con ello es posible construir escenarios sobre las especies colonizadoras y el tiempo en que puede tardar en recuperarse el sistema después de un disturbio.

Otro punto de gran interés al llevar a cabo experimentos de reclutamiento, es el tener una idea sobre las especies que potencialmente podrían aparecer en la comunidad, pero que no lo hacen frecuentemente debido a la competencia que existe en la zona por espacio y alimento. De esta manera, pueden llegar reclutas de una variedad de especies pero éstas finalmente pueden no establecerse con éxito reproductivo en la comunidad. Pueden ocurrir también fenómenos de lo que se ha denominado como “resistencia biótica”, en donde se entrelazan factores bióticos y abióticos para formar un filtro que determina que especies pueden establecerse en la comunidad y cuales no (Lake y O’Dowd, 1991; Schoeman y Richardson, 2002; deRivera *et al.*, 2005). Este término se ha utilizado para describir los casos en que especies exóticas o introducidas entran en contacto con comunidades de las que no son originarias. Para el presente análisis se comparan las especies que aparecen en la comunidad con aquellas que se reclutan a los sustratos artificiales.

OBJETIVO PARTICULAR:

- 1.- Comparar la composición de especies obtenidas en el muestreo de la comunidad y en los sustratos artificiales para reclutamiento.

HIPÓTESIS

- 1.- La composición de especies del sustrato natural es similar a la de los sustratos artificiales utilizados para el reclutamiento.
- 2.- La aparición de especies es simultánea en la comunidad y en los sustratos artificiales.

RESULTADOS

FACTORES AMBIENTALES

La variación de factores ambientales que se presentaron en la comunidad fue importante conocerlos ya que la literatura menciona que éstos pueden determinar las especies que se presentan en los ecosistemas (tabla 3.1).

Tabla 3.1. Valores de los parámetros ambientales de La Mancha (Ma) y Montepío (Mo), temperatura ambiental y del agua (° C), salinidad (UPS); Turbidez (presencia 1 ó ausencia 0).

MES	TEM AMBIENTE		TEM AGUA		SALINIDAD		TURBIDEZ	
	Ma	Mo	Ma	Mo	Ma	Mo	Ma	Mo
Jul-03		32		29		28		0
Sep-03	29	29	28	28	30	25	0	0
Nov-03	23	24	22	23	34	26	1	1
Ene-04	20	24	23	23	30	27	1	1
Abr-04	26	25	26	27	27	25	0	0
May-04	26	27	29	27	27	27	0	0
Jul-04	26	27	29	28	27	27	1	1
Sep-04	26	27	29	28	27	28	0	0

La fluctuación de valores en la temperatura ambiental osciló de 20 a 29 °C en La Mancha con un valor promedio de 25 °C, y en Montepío fluctuó de 24 a 32 °C y un promedio de 27 °C (Fig. 3.1a). La temperatura del agua registró cambios de 22 a 29 °C en La Mancha y en Montepío osciló de 23 a 29°C con un valor promedio para ambas localidades de 26.6° C (Fig. 3.1b). La salinidad en la Mancha varió de 27 a 30 UPS con promedio de 28.9 UPS y en Montepío fue de 25 UPS y 28 UPS, con un promedio de 26.6UPS (Fig. 3.1c).

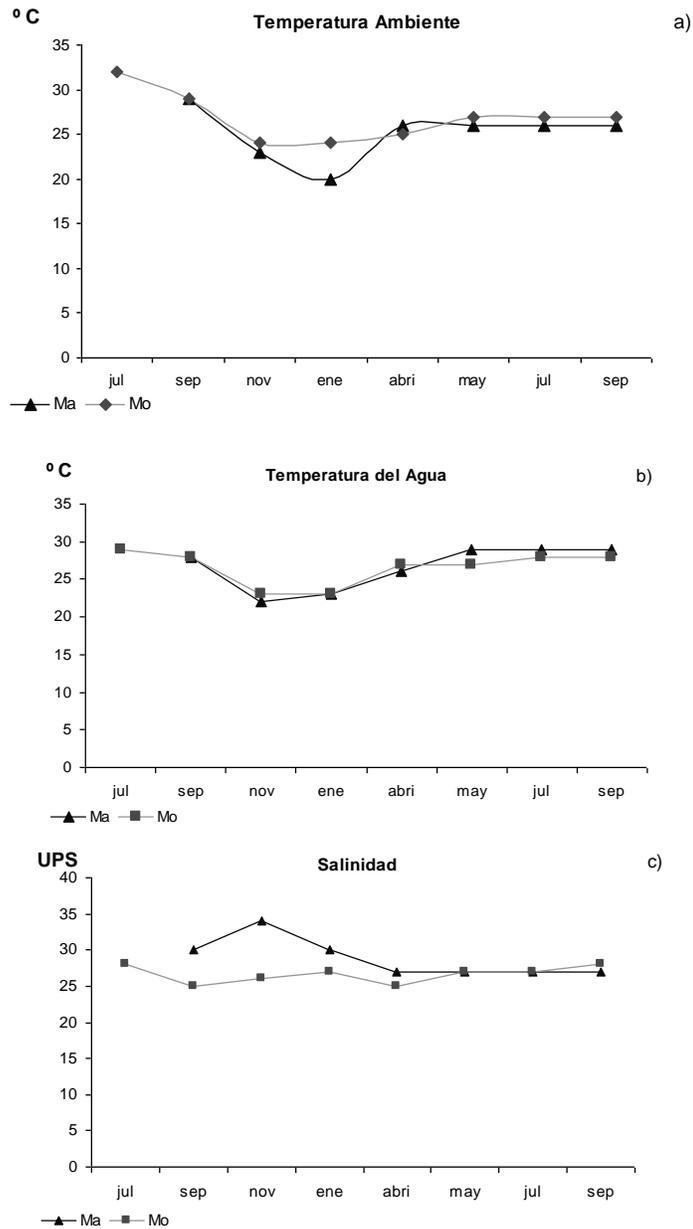


Figura 3.1. Fluctuación gráfica de: a) temperatura ambiente, b) temperatura del agua y c) salinidad.

FACTORES BIOLÓGICOS

En este apartado se retomaron las listas de especies generadas en los capítulos I y II. En la Tabla 3.2 se presenta la lista de crustáceos identificados en la comunidad de La Mancha y Montepío. Las Tablas 3.3 y 3.4 proporcionan la lista de especies de los organismos que se reclutaron en los bloques de sustrato artificial.

Tabla 3.2. Lista de especies presentes (1) en la comunidad de La Mancha y Montepío.

#	Orden	familia	Género	Especie	MA	MO
1	Sessilia	Catophragmidae	<i>Chthamalus</i>	<i>fragilis</i>	1	1
2		Tetraclitinae	<i>Tetraclita</i>	<i>stalactifera</i>	1	+
3			<i>Tetraclita</i>	<i>stalactifera floridana</i>	1	1
4		Balanidae	<i>Balanus</i>	sp. 1	1	+
5			<i>Megabalanus</i>	<i>tintinnabulum</i>	1	1
6	Stomatopoda	Gonodactylidae	<i>Neogonodactylus</i>	<i>curacaoensis</i>	1	
7			<i>Neogonodactylus</i>	<i>oerstedii</i>	1	
8	Amphipoda	Amphitoidae	<i>Ampithoe</i>	sp. 1	1	1
9		Coroophidae	<i>Corophium</i>	sp. 1	1	1
10			<i>Corophium</i>	<i>tuberculatum</i>	1	+
11			<i>Erichthonius</i>	sp.		1
12			<i>Lembos</i>	sp.	1	+
13		Gammaridae	<i>Elasmopus</i>	sp. 1	1	1
14			<i>Elasmopus</i>	sp. 2	1	1
15			<i>Elasmopus</i>	<i>pectenicrus</i>	1	+
16			<i>Elasmopus</i>	<i>spinidactylus</i>	1	1
17			<i>Maera</i>	<i>inaequipes</i>	1	+
18			Lyssianassidae		1	
19			<i>Maera</i>	sp. 1	1	+
20		Hyalidae	<i>Allorchestes</i>	sp. 1		1
21			<i>Hyale</i>	<i>plumosa</i>		1
22			<i>Hyale</i>	sp. 1	1	1
23			<i>Hyale</i>	sp. 2	1	1
24			<i>Hyale</i>	sp. 3	1	+
25		Ischyrocerus	<i>Ischyrocerus</i>	sp. 1		1
26		Podoceridae	<i>Podocerus</i>	sp. 1		1
27		Anthuridae			1	
28	Isopoda	Cirolanidae	<i>Cirolana</i>	<i>parva</i>	1	1
29			<i>Colopisthus</i>	<i>parvus</i>	1	1
30		Corallanidae	<i>Excorallana</i>	<i>sexticornis</i>	1	+
31			<i>Excorallana</i>	<i>tricornis</i>	1	+
32			<i>Excorallana</i>	sp. 1	1	1
33		Sphaeromatidae	<i>Paradella</i>	<i>quadripunctata</i>		1
34			<i>Ischromene</i>	<i>barnardi</i>		1
35	Tanaidacea	Leptocheiliidae			1	
36	Decapoda	Alpheidae	<i>Alpheus</i>	<i>bahamensis</i>	1	
37			<i>Alpheus</i>	<i>bouvieri</i>	1	1

#	Orden	familia	Género	Especie	Ma	Mo
38			<i>Alpheus</i>	<i>malleator</i>	1	+
39			<i>Alpheus</i>	<i>nuttingi</i>	1	+
40			<i>Alpheus</i>	sp. 1	1	
41			<i>Synalpheus</i>	<i>curacaoensis</i>	1	
42			<i>Synalpheus</i>	<i>frietzmuelleri</i>	1	+
43			<i>Synalpheus</i>	<i>townsendi</i>	1	
44		Diogenidae	<i>Calcinus</i>	<i>tibicen</i>	1	1
45			<i>Clibanarius</i>	<i>antillensis</i>	1	1
46			<i>Clibanarius</i>	<i>vittatus</i>	1	
47		Porcellanidae	<i>Clastocheus</i>	<i>nodosus</i>	1	1
48			<i>Megalobrachium</i>	<i>soriatum</i>	1	+
49			<i>Neopisosoma</i>	<i>angustifrons</i>	1	1
50			<i>Petrolisthes</i>	<i>armatus</i>	1	1
51			<i>Petrolisthes</i>	<i>jugosus</i>	1	1
52			<i>Petrolisthes</i>	<i>marginatus</i>	1	1
53		Leucosiidae	<i>Uhlias</i>	<i>limbatus</i>	1	
54		Majidae	<i>Acanthonyx</i>	<i>petiverii</i>	1	
55			<i>Epialthus</i>	<i>dilatatus</i>	1	
56			<i>Microphrys</i>	<i>interruptus</i>	1	1
57			<i>Mithrax</i>	<i>cinctimanus</i>	1	
58			<i>Mithrax</i>	<i>tortugae</i>	1	
59			<i>Mithrax</i>	sp.	1	
60		Carpiliidae	<i>Carpilius</i>	<i>corallinus</i>		
61		Menippidae	<i>Eriphia</i>	<i>gonagra</i>	1	1
62			<i>Menippe</i>	<i>mercenaria</i>	1	+
63			<i>Menippe</i>	<i>nodifrons</i>	1	1
64			<i>Ozius</i>	<i>reticulatus</i>	1	1
65		Panopedaea	<i>Micropanope</i>	<i>urinator</i>	1	
66		Pilumnidae	<i>Pilumnus</i>	<i>dasypodus</i>	1	1
67		Xanthidae	<i>Platypodiella</i>	<i>spectabilis</i>	1	
68			Xanthidae	sp.	1	
69		Grapsidae	<i>Pachygrapsus</i>	<i>transversus</i>	1	1

Tabla 3.3. Taxa de Crustacea reclutados en los bloques de sustrato artificial durante el ciclo anual en ambas localidades. Para cada localidad se presentan dos columnas, la columna de “Bloques” expresa que una especie se encontró en esa localidad, mientras que la columna “Comunidad” expresa que esa especie también se encontró en la comunidad.

Familia	Género y especie	La Mancha		Montepío	
		Bloques	Comunidad	Bloques	Comunidad
Balanidae	<i>Balanus</i> sp.	1	1	1	
Ampithoidae	<i>Ampithoe</i> sp.	1	1		
Corophiidae	<i>Grandidierella</i> sp.			1	
	<i>Lembos smithii</i>	1			
	<i>Lembos unifasciatus</i>	1			
	<i>Lembos</i> sp.	1	1		
Gammaridae	<i>Ceradocus</i> sp.			1	
	<i>Gammaropsis atlantica</i>	1			
	<i>Gammaropsis</i> sp.	1			
	<i>Melita</i> sp.			1	
Hyalidae	<i>Hyale</i> sp.	1	1	1	1
Podoceridae	<i>Podocerus brasiliensis</i>	1			
Phoxocephalidae	<i>Eobrolgus spinosus</i>			1	
Talitridae	<i>Orchestia</i> sp.	1			
	<i>Talorchestia</i> sp.	1		1	
Tanaidae	<i>Tanais</i> sp.	1			
Alpheidae	<i>Alpheus</i> sp.	1			
Paguridae	<i>Pagurus</i> sp.	1			
Diogenidae	<i>Clibanarius</i> sp.	1			
Pasiphaeidae	<i>Leptochela</i> sp.	1			
Mithracidae	<i>Microphrys bicornutus</i>	1		1	
Majidae	<i>Epialtus</i> sp.	1			
	<i>Mithrax</i> sp.	1	1		
Mennipidae	<i>Mennipe</i> sp.	1		1	
Panopeidae	<i>Panopeus</i> sp.	1			
Xanthidae	<i>Eriphia gonagra</i>	1	1		
Grapsidae	<i>Pachygrapsus transversus</i>	1	1		
	<i>Percnon gibbesi</i>	1			

Tabla 3.4. Taxa reclutados en los bloques de sustrato artificial duran te el ciclo anual en ambas localidades.

	Grupo	La Mancha	Montepío
Macroalgas			
Clorophyta	<i>Cladophora</i> sp.	1	1
	<i>Ulva lactuca</i>	1	1
	<i>Caulerpa cupressoide</i>	1	1
Phaeophyta	<i>Dictyota frabilis</i>	1	1
	<i>Padina</i> sp.	1	1
Rhodophyta	<i>Hypnea</i> sp.	1	1
	<i>Gracilaria tikvahiae</i>	1	1
Porifera			
Demospongia	<i>Geodia papyracea</i>	1	1
	<i>Epipolasis lithophaga</i>	1	1
	<i>Sigmatocia caerulea</i>	1	1
	<i>Callyspongia schrichti</i>	1	1
	<i>Tethya</i> sp.	1	1
Cnidaria			
Anthozooa	Anemonas	1	1
	Corales	1	1
Annelida			
Polychaeta	Cilidae	1	
	Eunicidae	1	1
	Nereididae	1	1
	Saballidae		1
Mollusca			
	Bivalvia	1	1
	Gastropoda	1	1
	Polyplacophora	1	1
Echinodermata			
Ophiuroidea	<i>Ophiactis savignyi</i>	1	1
Echinoidea	<i>Echinometra lucunter lucunter</i>	1	1
Crustacea			
Thoracica	Balanomorpha	1	1
Peracarida	Tanaidacea	1	
Stomatopoda	Gonodactylidae	1	
	Anfipoda	1	1
	Isopoda		1
Decapoda	Caridea	1	
	Anomura	1	1
	Brachyura	1	1
Varios	Sipunculidae	1	
	Pycnogonida	1	
	Asciacea	1	1

DISCUSIÓN

FACTORES AMBIENTALES

Los factores abióticos influyen en los invertebrados para que puedan utilizar el hábitat disponible. Los cambios ambientales que se presentan están influenciados por la época del año y los cambios climáticos que caracterizan cada temporada como la variación de temperatura, las condiciones de la zona intermareal y la frecuencia de disturbios físicos (Altman y Whitlatch, 2007; Blanchette y Gaines, 2007; Bertocci *et al.*, 2007; Cifuentes *et al.*, 2007; Creed y De Paula, 2007; Dolbeth, *et al.*, 2007; Schiel, 2006; Xavier *et al.*, 2007).

De las condiciones abióticas que se presentaron en ambas localidades, se puede decir que la temperatura del agua fue similar ya que la temperatura promedio fue de 26.6 °C en ambas localidades y no representó un factor que sirva para diferenciar a las localidades, en cuanto a la fauna que colonizó los sustratos artificiales. Con respecto a la salinidad, de septiembre a abril ésta es consistentemente más alta de 30 a 34 UPS en La Mancha que en Montepío, durante la época de secas y hasta el inicio de la temporada de lluvias el registro fue semejante 27 UPS, aunque la salinidad mínima registrada en Montepío fue de 25 UPS, pero se desconoce su persistencia bajas, o si son eventos breves que reflejan lluvias que acaban de ocurrir. De esta manera, se puede conocer la duración de los eventos con baja salinidad y saber como evaluar su influencia sobre el reclutamiento.

La riqueza de especies fue menor en Montepío que en La Mancha (Tabla 3.2), lo cual se atribuye a la baja salinidad durante una temporada, o también puede atribuirse a que la zona de estudio de La Mancha, se encuentra en el sotavento del arrecife, lo que disminuye el impacto de la energía generada por el oleaje, contrario a Montepío que aunque es una pequeña bahía, recibe de manera directa la fuerza del oleaje, siendo este un ambiente de alta energía. Los resultados del reclutamiento a los sustratos artificiales muestran que los bloques en La Mancha se identificaron 24 especies, lo que contrasta con sólo nueve especies que se identificaron de los bloques de Montepío (Tabla 3.3). La riqueza de

especies que se obtuvo en el sustrato natural como en los bloques de reclutamiento refleja el mismo patrón de una diversidad mayor en La Mancha que en Montepío.

El sedimento en suspensión que se depositó en los bloques, fue a consecuencia de las condiciones de turbidez, se observó una influencia negativa para la riqueza de especies, ya que sólo los poliquetos, se pudieron establecerse con éxito en los sustratos artificiales con la acumulación de sedimento (Airoldi y Cinelli, 1997; Perkol-Finkel y Benayahu, 2007). Thomsen y McGlathery (2006) mencionaron que la acumulación de sedimento ocasiona estrés a los organismos sésiles, lo que se refleja en la disminución de riqueza y abundancia. Ya que como en otro estudio mencionó, la composición del sustrato es un factor dramático en la selección del hábitat, y ocasiona diferencias en la densidad de algunos organismos como los isópodos (Davidson, *et al.*, 2008). En un estudio de estructura de la comunidad en la India, Ganesh y Raman (2007) describen que gasterópodos, bivalvos, poliquetos, y decápodos son grupos importantes en la comunidad y relacionados con el sedimento y tamaño de las partículas de la arena, determinan la infauna que se establece en el sustrato.

FACTORES BIOLÓGICOS

Con respecto a la comparación de riqueza específica que se obtuvo en la comunidad y en los sustratos artificiales, los resultados mostraron que las especies que se reclutaron en los bloques, son en su mayoría diferentes a las que se encuentran ya establecidas en las áreas estudiadas (Tabla 3.3). Para La Mancha destaca que de 24 especies de crustáceos identificadas en los sustratos artificiales solamente siete se comparten con el grupo de especies establecido en la comunidad. Cabe hacer notar, que no todas las especies que se reclutaron pudieron ser identificadas a nivel específico, ya que muchas de ellas llegaron a los bloques en el primer estadio juvenil, por lo que esta discusión tiene esa limitante. Sin embargo, es importante destacar que los anfípodos registraron nueve especies que no habían sido colectadas en el sustrato natural. De igual manera, se reconoció a los tanaidáceos en los sustratos artificiales de La Mancha, y no habían sido observados antes en ninguna de las dos localidades de estudio. Se consideró que los camarones alfeidos y

cangrejos paguroideos que se capturaron en los sustratos artificiales y no fueron identificados a nivel específico, probablemente representan a especies comunes en ambas localidades.

En la comunidad se encontraron otras especies que destacaron por ser comunes: *Alpheus bouvieri*, *Calcinus tibicen*, *Clibanarius antillensis* y *C. vittatus*, que también faltaron de registrarse en los sustratos artificiales, así como a los camarones alféidos del género *Synalpheus* que con tres especies (*S. curacaoensis*, *S. fritzmülleri*, *S. townsendi*), son camarones comunes en las dos localidades. Los cangrejos mitrácidos y menípidos, comunes en ambas localidades y se registraron en los sustratos artificiales con organismos de los géneros *Mithrax* y *Mennipe*. Es interesante señalar que se reclutaron cangrejos del género *Panopeus* en La Mancha, lo cual es raro, ya que estos cangrejos se encuentran preferentemente en lagunas costeras, estuarios y otro tipo de ambientes distintos a la zona rocosa intermareal del suroeste del Golfo de México. En estudios de colonización se han obtenido resultados interesantes, como que los isópodos son de los primeros organismos que se reclutan, aunque éstos son susceptibles a las variaciones del sustrato, lo que limita su reclutamiento y dispersión (Davidson *et al.*, 2008).

Respecto a la composición de especies en los sustratos artificiales se pueden desprender varias inferencias sobre el proceso de reclutamiento en estas dos localidades de Veracruz. En primer lugar, basado en el alto porcentaje de especies que aparecen en los sustratos artificiales que no estaban registradas en el sustrato natural. Se puede considerar que la comunidad está al límite de su capacidad de carga, ya que no tienen espacios disponibles, por lo que es difícil que se reclute una nueva especie. Esto sólo sucederá raramente después de fuertes perturbaciones que impacten la estructura de la comunidad existente y con ello se abra un número considerable de espacios vacíos o nichos que puedan volver a ser colonizados (Moran y Reaka, 1991). Sin embargo, resulta intrigante que después de años de estudio en ambas localidades (Hernández y Alvarez, 2007; Winfield *et al.*, 2007), las nuevas especies que aparecieron en los sustratos artificiales no hayan sido detectadas antes en la comunidad. Así mismo, el saber que en las dos localidades el sistema ya alcanzó su máxima capacidad de soporte. Esto también se relaciona al hecho de que en

ninguna de las localidades se han encontrado especies exóticas/introducidas, que ya han sido detectadas en otras áreas del Golfo de México, como el caso de la jaiba *Charybdis hellerii* típica del Indo Pacífico, que ha sido detectada en aguas cubanas (McMillen-Jackson, 2008). Es decir, las comunidades se encuentran en buen estado de conservación pues todos los nichos disponibles están ocupados lo que genera una resistencia biótica ante las especies invasoras por la complejidad de ésta (Smale, 2008; Tyrrell y Byers, 2007).

En segundo término, y haciendo solamente referencia a las especies de crustáceos, parece no haber una preferencia de especies de tamaño corporal reducido para colonizar rápidamente los sustratos artificiales, ya que especies de tamaño grande (e.g. *Eriphia gonagra*, *Microphrys bicornutus*, *Menippe mercenaria*) se reclutan como megalopas o juveniles que tienen una talla pequeña. Lo que destaca en cuanto a la talla adulta de las especies que se reclutaron en los sustratos artificiales, es que en La Mancha 14 (58%) de 24 especies fueron anfípodos que tienen desarrollo directo y que bien pueden convertirse en adultos en tan sólo unos meses. De esta manera se explica la composición de los sustratos artificiales a especies que aparecen como megalopas o primeros juveniles coexistiendo con otras que pudieran ya estar en un estado adulto. Es probable que estas especies de anfípodos sigan una estrategia “r”, apareciendo brevemente en sustratos que se abren, reproduciéndose rápidamente para colonizar otros sustratos nuevos. En este tipo de sustratos artificiales se están empezando a encontrar en Veracruz un número importante de especies nuevas de anfípodos (Winfield y Alvarez, 2009)

En tercer lugar, es importante señalar que cuando se trata de invertebrados marinos intermareales, para conocer la diversidad máxima de un lugar deben realizarse muestreos sistemáticos durante un largo tiempo para recabar aquellas especies raras que aparecen ocasionalmente con muy bajas densidades. También deben utilizarse varios métodos de captura, pues cada técnica tiene cierta selectividad por tallas y tipos de vida (Gobin y Warwick, 2006). Los resultados de este estudio ejemplifican esta situación, puesto que el muestreo tradicional de obtener fragmentos de roca no había sido registrado hasta ahora un número importante de especies que se capturaron en los sustratos artificiales.

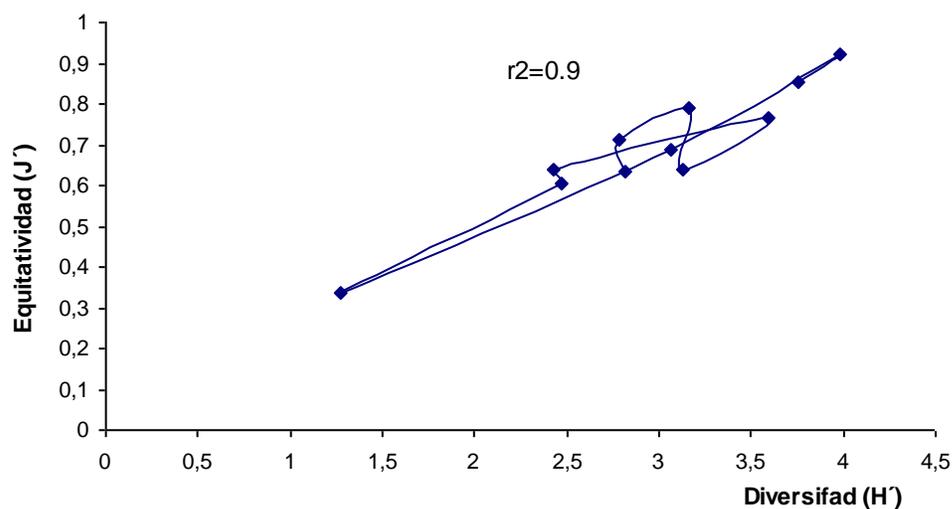


Figura 3.2. Variación temporal de la diversidad en relación con la equitatividad de las dos localidades.

La manera común de estimar la madurez de un sistema es por su riqueza de especies y su variación espacio-temporal. En este estudio, al cuantificar la diversidad y riqueza en un ciclo anual, se observó que hay fluctuaciones donde sus valores disminuyen pero en poco tiempo el sistema tiene la resiliencia para restablecerse (figura, 3.2). Esto llevó a determinar que la zona intermareal rocosa es un ambiente heterogéneo y maduro que permite a la comunidad recuperarse en su riqueza de especies, diversidad y abundancia, en periodos cortos después de un disturbio físico debido a la estabilidad del sistema. Estas características de la comunidad permiten que los nuevos procesos de colonización sean exitosos, aunque varíe la abundancia y riqueza de especies dependiendo de la época del año, debido a la relación que existe entre el sedimento con el reclutamiento (Airoldi y Cinelli, 1997; Lu y Wu, 2007). Para este tipo de variación en la estructura, y de los organismos que se agregan, se han realizado modelo de hidrodinámica y distribución de la macrofauna que coloniza (Ludndquist *et al.*, 2006; Negrello *et al.*, 2006; Hannah, 2007). Los trabajos realizados coinciden en que las primeras especies que aparecen después de un disturbio son las macroalgas esparcidas en parches y un estudio de variación espacial en reclutamiento del ensamblaje de sustrato artificial describe que amfípodos, bivalvos, poliquetos y decápodos, son importantes en los valores de la riqueza de especies y la abundancia para el análisis de la comunidad (Rule y Smith, 2005).

CONCLUSIONES

El patrón de mayor riqueza de especies que se observó en La Mancha, en comparación con Montepío, en la comunidad es análogo con los resultados de diversidad obtenidos en los sustratos artificiales. Además de las 69 especies de crustáceos colectadas en la comunidad sólo 14 (20%) se presentaron en el sustrato artificial, y de las 28 especies que se reclutaron en los colectores 14 (50%) se registran por primera vez en la comunidad. Esto lleva a proponer muestreos de diferentes tipos de ambientes para identificar el hábitat óptimo de estas especies y determinar si son especies oportunistas o dominantes en un ambiente diferente a la criptofauna de la zona intermareal.

Es importante diseñar modelos que expliquen el comportamiento de la comunidad bentónica para poder inferir y comparar con ambientes similares. El conocer la estructura de la comunidad permite diseñar estudios que expliquen la relación de las especies con los parámetros abióticos e identificar y determinar la importancia de especies clave en la comunidad. Esto permitió identificar que las macroalgas y poliquetos son especies pioneras en colonizar y su presencia depende de las características ambientales. La turbidez en la zona dificulta el establecimiento de las algas y los poliquetos son los que se establecen primero. También se observó que cada especie requiere de un tiempo de maduración del ambiente para que se puedan establecer, por lo que son necesarias ciertas condiciones ambientales para que se de una sincronización con los ciclos biológicos de los organismos. Al final del proceso, sin importar cuales sean las especies colonizadoras de los sustratos experimentales, el sistema está integrado por un conjunto típico de organismos de la zona intermareal con el porcentaje de especies dominantes, comunes, raras e indicadoras de la comunidad.

Es necesario diseñar un método de muestreo que permita cuantificar la turbidez y la tasa de sedimentación, para establecer la relación que existe con la riqueza de especies de la comunidad, además de colocar colectores que estén expuestos en menor grado a los procesos de sedimentación que se presentaron en este estudio.

DISCUSIÓN GENERAL

En la zona intermareal de Montepío y La Mancha, se presentó una variación anual en la estructura de la comunidad carcinológica, de acuerdo a los parámetros biológicos que se cuantificaron como la riqueza de especies, densidad y abundancia bimestralmente. Cabe recordar que el sustrato duro en el Golfo de México es escaso ya que dominan los limos y arcillas (Briggs, 1974). Ambas localidades se caracterizan por poseer alta heterogeneidad espacial, lo que favorece el establecimiento de macroalgas, e invertebrados que constituyen microhábitats que albergan crustáceos. En las costas de Veracruz se han registrado 261 especies de crustáceos de la clase Malacostraca de aguas someras (Corpi, 1986; Alvarez y Villalobos, 1997; Alvarez *et al.*, 1999; Winfield *et al.*, 2007). En particular para la zona marina de Los Tuxtlas se tiene el registro de 78 especies (Hernández, 2002; Hernández y Alvarez, 2007; Alvarez *et al.*, en prensa). Cabe considerar que el inventario de especies de esta localidad se ha logrado a través de más de 10 años de colecta y se siguen obteniendo nuevos registros de especies ocasionales para la zona. En La Mancha se registraron 64 especies de crustáceos, lo que sugiere que por encontrarse en una zona de sotavento la acción directa del oleaje aminora su acción, es un sistema estable que puede retener un mayor número de especies que Montepío, que pese hacer una bahía recibe la acción directa de las mareas y oleaje.

El análisis de la comunidad es importante, ya que a partir de los valores que se obtienen de ella se pueden realizar comparaciones a través del tiempo, en diferentes localidades o diferentes tipos de sustrato, natural o artificial. Estas comparaciones tienen como objetivo principal entender la estructura y función de la comunidad además de distinguir el equilibrio ecológico y poder llevarlo a un modelo. Para lograrlo es necesario cuantificar los parámetros biológicos; el número de especies es el primer atributo que se utiliza para el análisis de la biocenosis ya que con ello se obtiene una idea general de la diversidad (Margalef, 1974). La riqueza de especies es un buen indicador de la complejidad de la comunidad, pues entre más especies existan en una zona las relaciones interespecíficas se incrementan. Una manera de cuantificar la riqueza es mediante curvas de rarefacción (Sander, 1968); en la cual, cuando la pendiente tiende a cero, teóricamente se cuenta con el

número total de especies de la zona. Al parecer éste trabajo no tiene la pendiente de cero pero esta muy cercana, con lo que se puede decir que se tiene casi completo el listado faunístico de las zonas y las especies que aparezcan serán en su mayoría ocasionales. Se debe considerar que para obtener una curva como la del modelo teórico, es necesario el incrementar la probabilidad de muestreo ya que es proporcional al número de individuos a capturar (Ugland y Gray, 2004). Se observó que las familias con mayor riqueza específica fueron Gammaridae, Cirolanidae, Alpheidae, Porcellanidae, Majidae y Mennipidae, esto coincide con el patrón que se describe en ambientes de sustrato duro de otras regiones tropicales y subtropicales (Campos-Vázquez et al., 1999; Rule y Smith, 2005).

La abundancia, densidad y dominancia son parámetros biológicos que sirven para estimar el estado de la comunidad, los cuales están relacionados con el tamaño de la muestra; cuando la colecta es eficiente, los resultados que se obtienen son comparables con estudios similares en los que se analice la estructura de la comunidad.

En las comunidades estudiadas se encontró que las familias Gammaridae, Tetracitidae, Hyalidae y Porcellanidae dominan en ambientes de sustrato duro y esto se respalda con los valores de mayor densidad que se obtuvieron, dentro de ellas, las especies que destacan son: *Tetracita stalactifera floridana*, *Megabalanus tintinnabulum*, *Elasmopus* sp 1, *Elasmopus* sp 2, *Hyale* sp 1, *Neopisosoma angustifrons* y *Pachygrapsus transversus*, estas siete especies representan el 76% en la densidad, por lo que las 62 especies restantes conforman el 24% de la comunidad carcinológica intermareal examinada. Estos resultados son debido a que las condiciones ambientales de las localidades son fluctuantes y se encuentran relacionadas con los cambios de temporada, además las características que prevalecen en cada época favorecen a algunas especies y se refleja con abundancias altas. La presencia de especies ocasionales se explica al considerar que su desarrollo óptimo es en otro sistema y mediante eventos aislados como tormentas o corrientes marinas han sido transportadas a biotopos cercanos.

Para categorizar a las especies por su dominancia se aplicó la prueba no paramétrica de Olmstead-Tükey con los valores de densidad de cada localidad, el análisis indicó que el

35% está representado por especies dominantes, las especies ocasionales representaron el 49%; ésta categoría se ve afectado por la variación temporal de factores abióticos. Éstas especies representan casi el 50% de la comunidad y se distinguen por presentar mayor recambio mensual, éste patrón es similar al que se presenta en otros ambientes acuáticos, donde las especies ocasionales conforman alrededor del 50% como lo describen para el Golfo de México (Escobar, 1984; Raz-Guzman *et al.*, 1986; Román-Contreras, 1986, 1988; Barba, 1992; Raz-Guzman *et al.*, 1992; Raz-Guzman y Sánchez, 1996; Hernández, 2002). Este modelo se presenta en la comunidad intermareal de Montepío y La Mancha, al igual que en otros sistemas costeros, donde el complejo de especies existentes se pueden categorizar como un grupo dominante que es integrado por algunas especies sin rebasar el 35%, y las especies ocasionales que integran más del 50% de la comunidad.

La comunidad intermareal presenta cambios a lo largo de ciclos temporales, que son ocasionados por las variaciones de factores abióticos, que favorecen a algunas poblaciones, cuya tolerancia fisiológica les permite desarrollarse con éxito. Para estimar la variación en la comunidad, es necesario utilizar indicadores, como la densidad, riqueza específica y diversidad ya que son valores óptimos para mostrar los cambios. En la zona intermareal de La Mancha y Montepío se presentaron variaciones temporales, tanto en la composición de especies, como en la abundancia a lo largo del año. Al emplear organismos para diferenciar temporadas algunas especies son excelentes indicadoras, sólo se debe de considerar que sean de un grupo abundante en la comunidad a estudiar, por lo que los crustáceos son un grupo idóneo para entender el comportamiento de la comunidad intermareal (Bertini, *et al.*, 2004)

El proceso de reclutamiento de organismos a un ambiente nuevo se da en las diferentes etapas del ciclo de vida desde larvas a adultos, los medios de colonización son por corrientes marinas, migraciones y por medio de acarreo, además de considerar que algunas especies poseen un alto potencial de distribución, como las especies euritópicas que se distribuyen ampliamente debido a la tolerancia a cambios de temperatura y salinidad. Un ejemplo de este tipo de especies es *Pachygrapsus transversus*, que se distribuye ampliamente en el Pacífico y Atlántico americanos (Cuesta y Schubart, 1998). Los medios de dispersión son importantes para colonizar los biotopos después de los disturbios

climáticos, ya que se abren espacios para los nuevos reclutas. La mayoría de los estudios se han enfocado en invertebrados sésiles como balanos por ser fácil su monitoreo (Hadfield *et al.*, 2006; Herbert y Hawkins, 2006; Lee *et al.*, 2006; Power *et al.*, 2006; Millar y Etter, 2008). Cabe mencionar que la diferencia de las especies que se reclutan es a causa del “pool larval”, el potencial de colonización y la habilidad de permanecer en la comunidad (Smith y Rule, 2002). Otros factores esenciales en el proceso de reclutamiento son la época del año, la competencia y el estrés ambiental (Irving *et al.*, 2007; Rivol *et al.*, 2008).

En las zonas de estudio se presentó una constante variación bimestral tanto en el recambio de especies como en el número de individuos por especie que se recolectaron. Lo cual caracteriza a las comunidades bénticas, por estar bajo el influjo de factores abióticos que afectan o benefician a los organismos (Menge y Lubchenco, 1981; Franz y Harris, 1988; Elliott y Reilly, 1991; Closs y Lake, 1994; Burkouskiy y Stolyarou, 1996). Las especies que se reclutaron en el sustrato artificial se presentaron con cierto orden de aparición, cuando las condiciones de visibilidad son óptimas las primeras en colonizar son las algas clorofitas, las que facilitan que se establezcan crustáceos peracáridos y decápodos, seguidos de poliquetos de las familias Nereididae, Sabellidae, Eunicidae y Ciliidae. Esto debido a que el reclutamiento depende del proceso de facilitación ya que los organismos pioneros habilitan el sistema para dar inicio al proceso de sucesión. El estudio de Rule y Smith (2005) describe la variación espacial del reclutamiento, para ello emplearon la riqueza de especies y la abundancia en el análisis, y determinan que los principales grupos son bivalvos, poliquetos, anfípodos y decápodos.

Diferentes estudios constatan que los cambios en la intensidad de reclutamiento en una comunidad influyen en su estructura, puesto que los organismos de la zona rocosa intermareal determinan su presencia pero las especies pioneras marcan diferencias en la composición inicial, aun cuando estos cambios pueden ser de vida corta, como lo mencionan (Forde y Raimondi 2004; Balata *et al.* 2007; Yakovis *et al.* 2007). Ese proceso se observó en la serie de reclutamiento bimestral a lo largo de un año y dependiendo de las condiciones ambientales las especies pioneras variaron, y se distinguió que el factor principal que afecta el establecimiento de organismos es el sedimento en suspensión, que

impide la penetración de luz, lo que imposibilita el desarrollo de las macroalgas y favorece a los poliquetos a formar galerías. Las especies secundarias que se establecen dependen del reservorio larval, tal como lo mencionaron Jessopp *et al.* (2007).

Los factores abióticos varían en diferentes escalas temporales, estos cambios afectan a los organismos que habitan la zona intermareal y a los posibles reclutas, los cambios que se marcan son las distintas época del año y los cambios climáticos que caracterizan cada temporada (Altman y Whitlatch, 2007; Blanchette y Gaines, 2007; Bertocci *et al.*, 2007; Cifuentes *et al.*, 2007; Creed y De Paula, 2007; Dolbeth, *et al.*, 2007; Schiel, 2006; Xavier *et al.*, 2007). Algunos estudios de colonización han observado que los isópodos son de los primeros organismos que se reclutan aunque son susceptibles a las variaciones del sustrato, lo que limita su reclutamiento y dispersión (Davidson *et al.*, 2008).

El análisis de las especies que se reclutaron en los sustratos artificiales, generaron varias ideas sobre el proceso de reclutamiento:

- a) como las especies que se reclutaron no se habían registrado en el sustrato natural, se puede pensar que las comunidades no tienen espacios disponibles, por lo que es difícil que se reclute nueva especie en sustrato natural.
- b) En ninguna de las dos localidades se encontraron especies exóticas/introducidas, que ya han sido detectadas en otras áreas del Golfo de México, como el caso de la jaiba *Charybdis hellerii* típica del Indo Pacífico, que ha sido detectada en aguas cubanas (McMillen-Jackson, 2008). Por lo que las comunidades se encuentran en buen estado de conservación, ya que los hábitats disponibles están ocupados, lo que genera una resistencia biótica ante las especies invasoras por la complejidad de ésta (Smale, 2008; Tyrrell y Byers, 2007).
- c) Respecto a las especies de crustáceos, parece no haber preferencia en el tamaño corporal reducido, para colonizar rápidamente los sustratos artificiales, ya que especies de tamaño grande (e.g. *Eriphia gonagra*, *Microphrys bicornutus*, *Menippe mercenaria*) se reclutan como megalopas o juveniles que tienen una talla pequeña; lo que si contrasta en cuanto a la talla adulta de las especies que se reclutaron a los sustratos artificiales, es que en La Mancha 14 (58%) de 24 especies fueron anfípodos que tienen desarrollo directo y que bien pueden convertirse en adultos en tan sólo unos meses.

Para conocer la madurez de un sistema, es útil cuantificar la riqueza de especies y su variación en tiempo y espacio. En este estudio se observó que existen fluctuaciones y aunque los valores disminuyen por periodos cortos; ya que el sistema tiene la resiliencia para restablecerse en poco tiempo. Esto lleva a corroborar que la zona intermareal rocosa es un ambiente heterogéneo y maduro que permite recuperar su riqueza, diversidad y abundancia, después de un disturbio climático. A su vez estos parámetros de la comunidad permiten que los procesos de reclutamiento sean óptimos, aunque dependen de la época del año, debido a la relación entre el sedimento y proceso de colonización; ya que las primeras especies que se establecen son macroalgas, que dependen de la longitud de luz, los siguientes grupos en reclutarse son anfípodos, bivalvos, poliquetos y decápodos, son importantes en los valores de la riqueza de especies y la abundancia para el análisis de la comunidad (Lindsey, *et al.*, 2006).

CONCLUSIÓN GENERAL

Durante el estudio de la comunidad de sustrato duro intermareal de La Mancha y Montepío se colectaron 6,801 organismos, pertenecientes a 25 familias, 44 géneros 69 especies; de ellas 35 fueron exclusivas de La Mancha, siete de Montepío y 27 se comparten.

La familia Gammaridae fue la de mayor densidad con 1,200 org/l. Las especies que resaltan por su alta densidad son *Elasmopus* sp. 1, *Elasmopus* sp. 2, *Tetraclita stalactifera floridana*, *Megabalanus tintinnabulum*, *Hyale* sp. 1, *Neopisosoma angustifrons* y *Pachygrapsus transversus*.

La prueba no paramétrica de Olmstead-Tükey, con valores de densidad (org/l) y de frecuencia porcentual, determinó que el 35% de las especies son dominantes, 49% son ocasionales y las especies comunes e indicadoras representaron el 5% y 11% en La Mancha, estas dos últimas categorías presentaron valores inversos en Montepío.

Los parámetros de la comunidad variaron bimestralmente, (diversidad, equidad y dominancia), pero siempre se obtuvo valores altos de diversidad, por la heterogeneidad ambiental y resiliencia del sistema a la fluctuación de factores abióticos. El que la equidad es alta y la dominancia baja, nos lleva a caracterizar a la zona intermareal como un ambientes maduros, capaz de recuperarse de los disturbios climáticos.

La calidad de luz, partículas en suspensión, temperatura, salinidad, intensidad de oleaje y sustrato disponible, influyen en el proceso de reclutamiento, ya que los organismos en fase larval, juvenil o adulta, les facilita su establecimiento o inhibe a los organismos hasta excluirlos de la comunidad.

El estudio de reclutamiento en sustratos artificiales detectó que las especies pioneras en ambas localidades son macroalgas y poliquetos, cuya presencia y abundancia depende del

sedimento que se encuentra suspendido en la columna de agua, lo que afecta la calidad de luz y determina a los primeros reclutas.

En los bloques de sustrato artificial que se depositaron se establecieron nueve grupos taxonómicos principales (Macroalgas, Porifera, Cnidaria, Anellida, Sipunculida, Pycnogonida, Echinodermata, Mollusca, Crustacea); de éstas especies algunas son dominantes, ocasionales, e incluso otras no se habían registrado.

En los sustratos artificiales se colectaron 28 especies de crustáceos, 14 de ellas se tiene registro en el sustrato natural, y el otro 50% (14), se registran por primera vez en la zona intermareal. Por lo que es importante muestrear diferentes tipos de hábitats para identificar el óptimo para estas especies, y así determinar si son especies oportunistas o dominantes en un ambiente diferente a la zona intermareal.

Es importante diseñar modelos que expliquen el comportamiento de la comunidad bentónica para inferir y comparar, para ello es necesario conocer los parámetros ambientales que influyen en las especies claves, ya que de ellas depende la presencia de otros organismos. En éste estudio se identificó que las macroalgas y poliquetos son especies pioneras y su presencia depende de las características ambientales.

La turbidez en la zona determina que grupo se establecen primero las algas o los poliquetos, pero cualquier grupo de especie requiere de un tiempo de maduración del ambiente para que se puedan establecer. Después de un año, sin importar quienes fueron las especies colonizadoras del sustrato artificial, el sistema queda integrado por un conjunto típico de organismos de la zona intermareal con el mismo porcentaje de especies dominantes, comunes, raras e indicadoras de la comunidad.

APÉNDICE 1

Análisis de varianza (ANDEVA) con $p = 0.05$ de los parámetros biológicos de riqueza de especies, densidad y diversidad en el ciclo anual para La Mancha, Montepío.

Análisis de varianza de un factor (abundancia) para La Mancha

Resumen

<i>Grupos</i>	<i>Cuenta</i>	<i>Suma</i>	<i>Promedio</i>	<i>Varianza</i>
Fila 1	3	236	78.67	5896.33
Fila 2	3	1648	549.33	116281.33
Fila 3	3	619	206.33	706.33
Fila 4	3	371	123.67	21092.33
Fila 5	3	559	186.33	4304.33
Fila 6	3	139	46.33	996.33
Fila 7	3	240	80	4237

ANÁLISIS DE VARIANZA

<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	535299.24	6	89216.54	4.07	0.01	2.85
Dentro de los grupos	307028	14	21930.57			
Total	842327.24	20				

Análisis de varianza de un factor (densidad) para La Mancha

Resumen

<i>Grupos</i>	<i>Cuenta</i>	<i>Suma</i>	<i>Promedio</i>	<i>Varianza</i>
Fila 1	3	196.87	65.62	5118.84
Fila 2	3	1295.34	431.78	44183.59
Fila 3	3	255.93	85.31	485.64
Fila 4	3	144.23	48.08	2762.32
Fila 5	3	405.11	135.04	2527.66
Fila 6	3	69.5	23.17	249.08
Fila 7	3	143.67	47.89	1473.00

ANÁLISIS DE VARIANZA

<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	364023.64	6	60670.61	7.48	0.0009731	2.85
Dentro de los grupos	113600.27	14	8114.30			
Total	477623.90	20				

Análisis de varianza de un factor (riqueza de especies) para La Mancha

Resumen

<i>Grupos</i>	<i>Cuenta</i>	<i>Suma</i>	<i>Promedio</i>	<i>Varianza</i>
Fila 1	3	22	7.33	16.33
Fila 2	3	59	19.67	8.33
Fila 3	3	46	15.33	26.33
Fila 4	3	29	9.67	26.33
Fila 5	3	38	12.67	1.33
Fila 6	3	32	10.67	9.33
Fila 7	3	32	10.67	57.33

ANÁLISIS DE VARIANZA

<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	301.62	6	50.27	2.42	0.081	2.85
Dentro de los grupos	290.67	14	20.76			
Total	592.29	20				

Análisis de varianza de un factor (abundancia) para Montepío

Resumen

<i>Grupos</i>	<i>Cuenta</i>	<i>Suma</i>	<i>Promedio</i>	<i>Varianza</i>
Fila 1	2	770	385	60552
Fila 2	2	118	59	1058
Fila 3	1	435	435	
Fila 4	2	1326	663	160178

ANÁLISIS DE VARIANZA

<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	369317.71	3	123105.90	1.67	0.34	9.28
Dentro de los grupos	221788	3	73929.33			
Total	591105.71	6				

Análisis de varianza de un factor (densidad) para Montepío

Resumen

<i>Grupos</i>	<i>Cuenta</i>	<i>Suma</i>	<i>Promedio</i>	<i>Varianza</i>
Fila 1	2	627.83	313.92	46156.33
Fila 2	2	93.08	46.54	547.14
Fila 3	1	217.5	217.5	
Fila 4	2	662.5	331.25	39903.13

ANÁLISIS DE VARIANZA

<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	102046.17	3	34015.39	1.18	0.45	9.28
Dentro de los grupos	86606.60	3	28868.87			
Total	188652.77	6				

Análisis de varianza de un factor (riqueza de especies) para Montepío

Resumen

<i>Grupos</i>	<i>Cuenta</i>	<i>Suma</i>	<i>Promedio</i>	<i>Varianza</i>
Fila 1	2	36	18	0
Fila 2	2	20	10	18
Fila 3	1	15	15	
Fila 4	2	15	7.5	0.5

ANÁLISIS DE VARIANZA

<i>Origen de las variaciones</i>	<i>Suma de cuadrados</i>	<i>Grados de libertad</i>	<i>Promedio de los cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>	<i>Valor crítico para F</i>
Entre grupos	128.93	3	42.98	6.97	0.07	9.28
Dentro de los grupos	18.5	3	6.17			
Total	147.43	6				

PRUEBA DE T

Prueba de **t** de dos colas suponiendo varianzas iguales para los parámetros biológicos de riqueza de especies, densidad y diversidad en La Mancha y Montepío en los meses de septiembre 2003, marzo y julio 2004.

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la abundancia en septiembre.

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	78,67	385
Varianza	5896,33	60552
Observaciones	3,00	2
Varianza agrupada	24114,89	
Grados de libertad	3,00	
Estadístico t	-2,16	
P(T<=t) dos colas	0,12	
Valor crítico de t (dos colas)	3,18	

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la abundancia en marzo.

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	123,67	59
Varianza	21092,33	1058
Observaciones	3,00	2
Varianza agrupada	14414,22	
Grados de libertad	3,00	
Estadístico t	0,59	
P(T<=t) dos colas	0,60	
Valor crítico de t (dos colas)	3,18	

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la abundancia en julio

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	46,33	555,33
Varianza	996,33	114865,33
Observaciones	3,00	3
Varianza agrupada	57930,83	
Grados de libertad	4,00	
Estadístico t	-2,59	
P(T<=t) dos colas	0,06	
Valor crítico de t (dos colas)	2,78	

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la densidad en septiembre

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	65,62	313,92
Varianza	5118,84	46156,33
Observaciones	3,00	2
Varianza agrupada	18798,00	
Grados de libertad	3,00	
Estadístico t	-1,98	
P(T<=t) dos colas	0,14	
Valor crítico de t (dos colas)	3,18	

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la densidad en marzo

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	48,08	46,54
Varianza	2762,32	547,14
Observaciones	3,00	2
Varianza agrupada	2023,93	
Grados de libertad	3,00	
Estadístico t	0,04	
P(T<=t) dos colas	0,97	
Valor crítico de t (dos colas)	3,18	

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la densidad en julio

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	23,17	283,79
Varianza	249,08	26707,97
Observaciones	3,00	3
Varianza agrupada	13478,53	
Grados de libertad	4,00	
Estadístico t	-2,75	

P(T<=t) dos colas	0,05
Valor crítico de t (dos colas)	2,78

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la riqueza de especies en septiembre

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	7,33	18
Varianza	16,33	0
Observaciones	3,00	2
Varianza agrupada	10,89	
Grados de libertad	3,00	
Estadístico t	-3,54	
P(T<=t) dos colas	0,04	
Valor crítico de t (dos colas)	3,18	

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la riqueza de especies en marzo

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	9,67	10
Varianza	26,33	18
Observaciones	3,00	2
Varianza agrupada	23,56	
Grados de libertad	3,00	
Estadístico t	-0,08	
P(T<=t) dos colas	0,94	
Valor crítico de t (dos colas)	3,18	

Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas iguales para la riqueza de especies en julio

	<i>Variable 1</i>	<i>Variable 2</i>
Media	10,67	7,67
Varianza	9,33	0,33
Observaciones	3,00	3,00
Varianza agrupada	4,83	
Grados de libertad	4,00	
Estadístico t	1,67	
P(T<=t) dos colas	0,17	
Valor crítico de t (dos colas)	2,78	

Changes in the crustacean community of a tropical rocky intertidal shore: is there a pattern?

Cambios en la comunidad tropical de crustáceos en la zona rocosa intermareal: ¿hay un patrón?

Carmen Hernández Alvarez
and Fernando Alvarez

Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 70-153, México 04510, D.F., México. E-mail: cha30mx@yahoo.com.mx

Hernández-Alvarez, C., & F. Alvarez. 2007. Changes in the crustacean community of a tropical rocky intertidal shore: is there a pattern?. *Hidrobiológica* 17(1): 25-34.

ABSTRACT

A tropical rocky intertidal community in Montepío, southern Veracruz, Mexico, was sampled throughout a year to determine the extent of the changes in species composition and abundance. The study focused on the crustacean community, of which 49 species were identified. The community was characterized by a high species replacement rate, with 38.7% of the species appearing only once, 10% appeared twice, 16.3% were present in three different samples, and the remaining 34.7% were collected in 4 or more monthly samplings. Species diversity (H') varied constantly, while evenness remained relatively high and constant. An ordination analysis indicates that the crustacean community was dominated by the occurrence of rare species (47%). A cluster analysis, based on the Bray-Curtis similarity coefficient, shows that only a maximum of two consecutive samplings can have more than 50% similarity, reflecting the constant changes that occur in this community. When compared to the other numerically important phyla in the community, crustacean densities ranked third after annelids and mollusks. With such highly variable species composition and the absence of defined seasonal patterns, we propose that non-local processes, such as the strong winter winds ("northers") and a long season of tropical storms, are acting upon the community preventing the establishment of species for long periods of time and maintaining the biodiversity.

Key words: Rocky intertidal shore, community, Crustacea, species replacement, Gulf of Mexico.

RESUMEN

La comunidad de la zona intermareal rocosa tropical de Montepío, al sur de Veracruz, México, se muestreó por un año para determinar los cambios en la composición de especies y su abundancia. El estudio se enfocó a la comunidad de crustáceos, de la cual se identificaron 49 especies, ésta se caracterizó por un alto reemplazo de especies, con 38.7% de las especies que sólo se presentaron una vez, 10% presentes dos veces, 16.3% se capturaron en tres muestreos y el restante 34.7% fue recolectado en cuatro o más meses. La diversidad de especies (H') varió constantemente, mientras que la equitatividad se mantuvo con valores relativamente altos y constantes. Un análisis de ordenación indicó que la comunidad de crustáceos fue dominada por la presencia de especies raras (47%). El análisis de agrupamiento, basado en el coeficiente de similitud de Bray-Curtis, mostró que sólo un máximo de dos muestreos consecutivos pueden tener más del 50% de similitud, reflejando los constantes cambios que existen en esta comunidad. Cuando se comparó con otros phyla numéricamente importantes en la comunidad, la densidad de crustáceos se ubicó en tercer sitio, después de los anélidos y moluscos. Con una composición de especies tan variable y la ausencia de patrones estacionales definidos, se propone que procesos no locales, como los nortes y

una larga temporada de tormentas tropicales, actúan sobre la comunidad evitando el establecimiento de especies por períodos largos de tiempo y manteniendo la diversidad.

Palabras clave: Zona intermareal rocosa, comunidad, Crustacea, reemplazo de especies, Golfo de México.

INTRODUCTION

Rocky intertidal communities have been intensely studied for a long time due to their accessibility and richness of natural resources. However, in spite of the long history of ecological studies conducted in this ecosystem, many questions related to the spatio-temporal structuring of the communities remain unexplored. Recent studies have identified important gaps in our knowledge about this ecosystem, including the use and relative importance of specific microhabitats (McKindsey & Bourget, 2001; Thompson *et al.*, 2002), methodological approaches to categorize species richness at a regional scale (Benkendorff & Davies, 2002), and the importance of short term temporal variation (Olabarria & Chapman, 2002).

The number of species and variability in occurrence of this fauna is determined by their ability to colonize and withstand the changing conditions of this habitat at a local scale and their capacity to maintain interspecific interactions (Lewis, 1964; Connell, 1972; Stephenson & Stephenson, 1972; Little & Kitching, 1996; Raffaelli & Hawkins, 1996). In many cases, rocky intertidal habitats are affected by the prevailing hydrographic conditions, specially in areas influenced by upwellings (Menge *et al.*, 1997; Menge, 2000).

Rocky shores are nursery and feeding areas for a number of species of crustaceans, fishes, and other vertebrates, which are interconnected with adjacent terrestrial and marine ecosystems (Rangeley & Kramer, 1995; Bradshaw *et al.*, 1999; Burrows *et al.*, 1999; Thompson *et al.*, 2000). The populations inhabiting the rocky intertidal have been considered as open due to larval transport and recruitment from separate populations (Gaines & Roughgarden, 1985; Underwood & Fairweather, 1989; Menge, 1991; Small & Gosling, 2001). This "openness" produces a variable recruitment which combined with diverse abiotic factors create a spatio-temporal mosaic from the local to the regional scale (Lewis, 1976; Bowman & Lewis, 1977; Underwood *et al.*, 1983; Hartnoll & Hawkins, 1985; Johnson *et al.*, 1998; Underwood, 1999; Jenkins *et al.*, 2001). The variability found in populations inhabiting the rocky intertidal may be due to different abiotic factors such as tidal regime, temperature, red tides, changes in sea level, storms, wave action, and fisheries (Crisp, 1964; Southgate *et al.*, 1984; Underwood & Fairweather, 1989; Bustamante & Branch, 1996; Denny & Paine, 1998).

In the Mexican portion of the Gulf of Mexico, rocky intertidal communities are spatially limited, occurring mainly as: a)

limestone formations, in the northwestern section of the Yucatan Peninsula; b) coral reefs, in Isla Lobos, the Port of Veracruz, Antón Lizardo, and Cayo Arcas; c) lava flows, present in Los Tuxtlas region; and d) man-made structures, ever more prominent such as docks, jetties and oil rigs (Britton & Morton, 1988; Hernández, 2002). The rest of the coastline (>80%), mainly formed by sand bars, is under the influence of enormous sediment loads, discharged by a number of important rivers. Under these circumstances, the remaining rocky intertidal habitat is both spatially restricted and always influenced to some extent by freshwater, nutrients and sediments from the coastal runoff.

The present study examines the variation in the intertidal community composition in Montepio, southern Veracruz, Mexico, established along an ancient lava flow that extends 60 m from the shore to a depth of 1.5 m. This study represents the first report on the composition and dynamics of the crustacean assemblage inhabiting a rocky intertidal shore in the southwestern Gulf of Mexico. A monthly sampling program was designed to survey the community at a short temporal scale. We hypothesized that strong changes in the community composition would be detected since the region is constantly under the influence of extreme weather conditions, namely: the intense winter winds ("northers") from November to February, high temperatures and risk of desiccation at low tide during the dry season from March to May, and the tropical storms typical of the rainy season from June to October. We analyzed the community focusing on the crustacean species, but considered other abundant groups (mollusks, annelids, sipunculids, and echinoderms) for a general comparison.

MATERIALS AND METHODS

Eleven monthly samplings were conducted on the lava flow at Montepio, from February 1996 to February 1997. No samples were obtained in October and December due to bad weather caused by the "northers". Water temperature and salinity were recorded in every sampling. The sampling procedure consisted in obtaining pieces of rubble formed by encrusting, tubicolous, and coral forming organisms. Three replicates were obtained at depths ranging between 0.5 and 1 m, and placed in bags individually underwater to minimize the loss of organisms. The rocks were weighed and their volume estimated in a graduated bucket. Each rock was fragmented until all the organisms present were obtained. Crustaceans, mollusks, echinoderms, and sponges were preserved in 70% Ethanol (EtOH), while polychaetes were preserved

in 4% formalin. In a previous sampling, 10 rock samples weighing between 1.6 and 6.7 kg were analyzed to determine the optimum sample size. The maximum number of crustacean species (18) was obtained in rocks weighing between 3.5 and 4.1 kg, a weight that was adopted for the whole sampling program (Hernández, 2002). It was further estimated that 4 kg rocks had a volume of 1.2 to 2.2 liters.

All crustaceans were identified to species using appropriate keys for each group as follows: for amphipods, Barnard (1969), Bousfield (1973), Barnard & Barnard (1983); for isopods, Menzies & Kruczynski (1983) and Kensley & Schotte (1989); and for decapods, Rathbun (1930), Provenzano (1959), Gosner (1971), Chace (1972), Gore & Abele (1976), Dardeau (1984), Williams (1984), and Abele & Kim (1986). Abundance, density (number of organisms/liter of sample, org/L), and biomass (grams of wet weight/liter of sample, g/L), were obtained for all species. All organisms were deposited in the National Crustacean Collection, Instituto de Biología, UNAM. Non-crustaceans were classified to phylum, and their densities and biomasses obtained.

The community analysis consisted in estimating species richness by taxonomic group and season and Shannon-Wiener's diversity index (H') and Pielou's evenness (J), to analyze temporal variation in species composition. A one way analysis of variance and Tukey's HSD tests were used to test, among the monthly samples, for significant differences in species richness, density, and biomass of crustaceans. The Olsmtead-Tukey ordination technique was used to obtain the relative importance with respect to abundance of each species in the community. This analysis was performed with the total sample density values (Steele & Torrie, 1992). A cluster analysis based on the Bray-Curtis similarity coefficient was performed; square root-transformed abundance data were used.

RESULTS

Throughout the sampling period water temperature varied between 22 and 36°C (\bar{x} = 27.1°C) in February and July, respectively, and salinity between 30 and 38 (\bar{x} = 34.4) in July and April, respectively.

The whole invertebrate community at Montepio changed considerably at the phylum level. The five more abundant phyla were Annelida, Mollusca, Crustacea, Sipunculida, and Echinodermata. Three distinct density peaks were recorded: the first one occurred in April, with a major contribution of annelids with 149 org/L; the second peak appeared in July, with the mollusks contributing with 147 org/L; and the third peak, recorded in September, had two main contributions by the mollusks and annelids with 156 and 206 org/L, respectively (Fig. 1). A significant feature of this pattern is that the maximum crustacean density,

obtained in June with 109 org/L, does not represent a density maximum for the whole community. The density for the whole community, considering these five phyla, ranged from a minimum of 111 org/L in February to a maximum of 482 org/L in September.

Species richness

The total sample was composed of 3657 crustaceans with a biomass of 677.7 g, representing 4 orders, 16 families, 31 genera, and 49 species (Table 1). The shape of the cumulative species richness curve suggests that still more species can be found in this microhabitat (Fig. 2). The families with more species in the total sample were: Porcellanidae (7), Alpheidae (7), Gammaridae (6), Hyalidae (5), Menippidae (4), and Corophiidae (4). The 10 remaining families contributed with three or less species each (Table 1). Species richness varied significantly throughout the study, from an average of 3 species in March to 15 in September (Anova, $F = 3.34$, $P = 0.0087$) (Fig. 3). A multiple comparison indicates that September is significantly different from the two months poorest in species March and May (Tukey HSD, $P = 0.008$ and $P = 0.043$, respectively; Fig. 3).

Diversity

Species diversity (H') varied constantly, with a tendency to increase, from 0.4 in February 1996 to 1.1 in January 1997 (Fig. 4). Evenness remained relatively high and constant, except for two periods, February and June 1996. In February 1996 only 9 species were collected, with the hermit crab *Clibanarius antillensis* Stimpson, 1862, numerically dominating the community ($n = 244$). Interestingly, this is the highest number of specimens collected for any individual species in one monthly sample. However, *C. antillensis* was only present in this period, disappearing for the rest of the year. In June 1996, an undescribed species of amphipod, *Elasmopus* sp 1, and the anomuran crab *Neopisosoma angustifrons* (Benedict, 1901), were the most abundant with 113 and 109 individuals, respectively; while the remaining 17 species present in this sample had an average of 12 individuals.

The species turnover pattern shows that a maximum of 58% of the total species present in two consecutive samplings are shared (January-February), while the two most dissimilar consecutive samplings (February-March) only shared 27% of the species. From another angle, 19 (38.7%) of the 49 species recorded were collected only once, five (10.2%) species appeared twice, eight (16.3%) species were present in three different samples, and the remaining 17 (34.7%) species were collected in 4 or more monthly samplings. Only two species, the menippid crab *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) and the grapsid *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) were present in all the samples.

Density

Regarding monthly crustacean density, although it varied considerably among samples, from a minimum average of 25 org/L

Table 1. Crustacean species collected in Montepio, Veracruz, Mexico, throughout the study, with their classification according to the Olsmted-Tukey ordination technique (D = dominant, R = rare, I = indicator, C = common).

#	Order	Family	Species	Classification	#	Order	Family	Species	Classification
1	Sessilia	Tetraclitidae	<i>Tetraclita floridana</i>	D	25		Sphaeromatidae	<i>Ischromene barnardi</i>	R
2	Amphipoda	Ampithoidae	<i>Ampithoe tuberculatum</i>	R	26			<i>Paradella quadripunctata</i>	D
3		Corophiidae	<i>Corophium tuberculatum</i>	R	27	Decapoda	Alpheidae	<i>Alpheus bouvieri</i>	D
4			<i>Corophium</i> sp 1	D	28			<i>Alpheus malleator</i>	R
5			<i>Erichthonius</i> sp 1	R	29			<i>Alpheus nuttingi</i>	R
6			<i>Lembos</i> sp 1	R	30			<i>Synalpheus brevicarpus</i>	R
7		Gammaridae	<i>Elasmopus</i> sp 1	D	31			<i>Synalpheus curacaoensis</i>	R
8			<i>Elasmopus</i> sp 2	I	32			<i>Synalpheus fritzmuelleri</i>	R
9			<i>Elasmopus pecteniscrus</i>	R	33			<i>Synalpheus scaphoceris</i>	R
10			<i>Elasmopus spinidactilus</i>	I	34		Diogenidae	<i>Calcinus tibicen</i>	I
11			<i>Maera inaequipes</i>	D	35			<i>Clibanarius antillensis</i>	I
12			<i>Maera</i> sp 1	C	36		Porcellanidae	<i>Clastoetochus nodosus</i>	D
13		Hyalidae	<i>Allorchestes</i> sp 1	I	37			<i>Megalobrachium soriatum</i>	R
14			<i>Hyale plumulosa</i>	I	38			<i>Neopisosoma angustifrons</i>	D
15			<i>Hyale</i> sp 1	D	39			<i>Pachycheles rugimanus</i>	R
16			<i>Hyale</i> sp 2	D	40			<i>Petrolisthes armatus</i>	C
17			<i>Hyale</i> sp 3	R	41			<i>Petrolisthes jugosus</i>	R
18		Ischyroceridae	<i>Ischyrocerus</i> sp 1	I	42			<i>Petrolisthes marginatus</i>	R
19		Podoceridae	<i>Podocerus</i> sp 1	R	43		Portunidae	<i>Callinectes sapidus</i>	R
20	Isopoda	Cirolanidae	<i>Cirolana parva</i>	D	44		Menippidae	<i>Eriphia gonagra</i>	D
21			<i>Colopisthus parvus</i>	D	45			<i>Menippe mercenaria</i>	D
22		Corallanidae	<i>Excorallana sexticornis</i>	R	46			<i>Menippe nodifrons</i>	R
23			<i>Excorallana</i> sp 1	I	47			<i>Ozium reticulatus</i>	D
24			<i>Excorallana tricornis</i>	R	48		Grapsidae	<i>Pachygrapsus transversus</i>	D
					49			<i>Plagusia depressa</i>	R

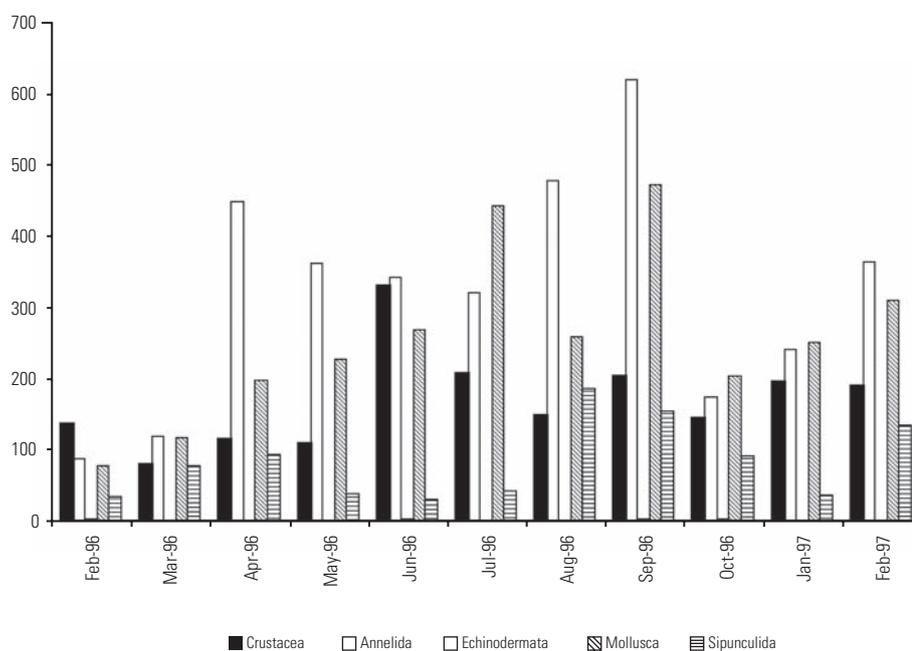


Figure 1. Variation in density (org/L) of the five more abundant phyla collected in Montepio, Veracruz, Mexico: Crustacea, Annelida, Echinodermata, Sipunculida, and Mollusca.

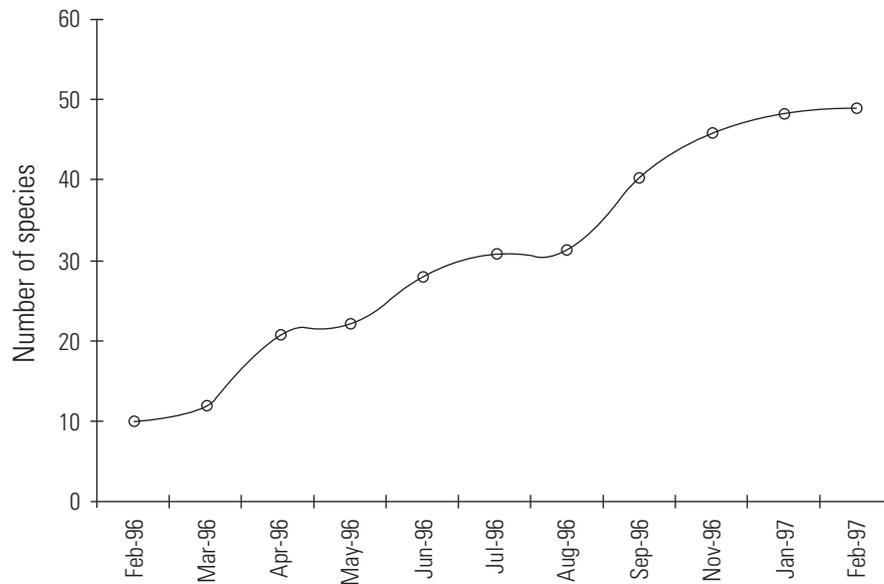


Figure 2. Cumulative species richness curve for crustaceans in Montepio, Veracruz, Mexico.

in March to 109 org/L in June, no significant differences were detected (Fig. 5). Mean density values are low from February to May, peaking in June, and remaining above 50 org/L the rest of the period. Although the biomass increases considerably from February (5 g/L) to July (80 g/L), decreasing seven months later to comparable initial levels (February, 9 g/L), no significant differences were obtained either (Fig. 6). The biomass peak obtained in July is due to the presence of the barnacle *Tetraclita floridana* Pilsbry, 1916, and the crabs *N. angustifrons* and *P. transversus*, which appeared in large numbers, besides being relatively large organisms.

Community analysis

The Olmstead-Tukey association technique shows that, for the complete study period, 47% of the species were rare, 33% dominant, 16% indicator, and 4% common in terms of density (Table 1). Considerable variation, not presented here, was observed as to what species were in each of the four categories every month. This result is consistent with the high species turnover rate that characterizes this community.

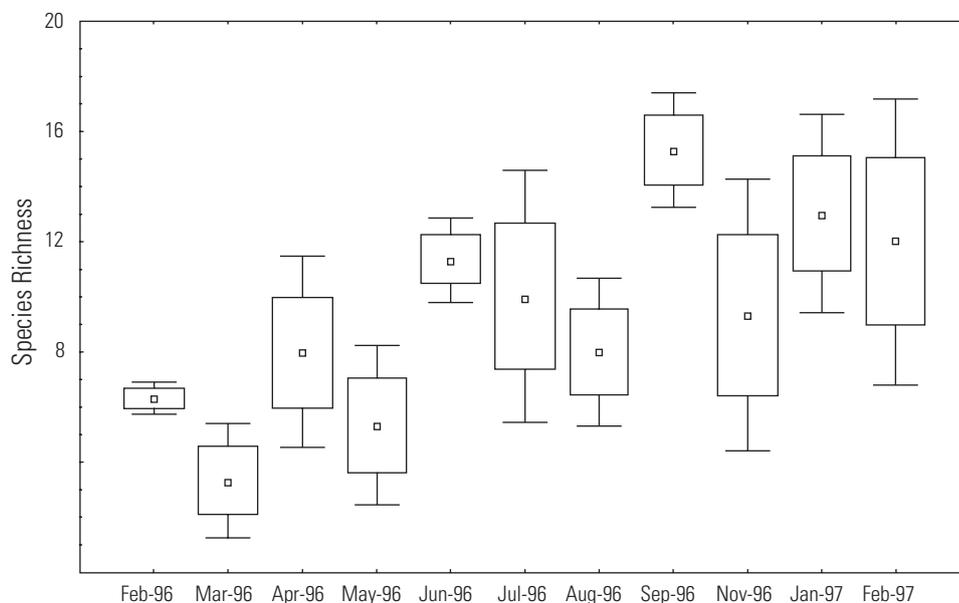


Figure 3. Species richness variation for crustaceans over the study period in Montepio, Veracruz, Mexico (circle = mean, box = ± 1 standard error, horizontal marker = ± 1 standard deviation).

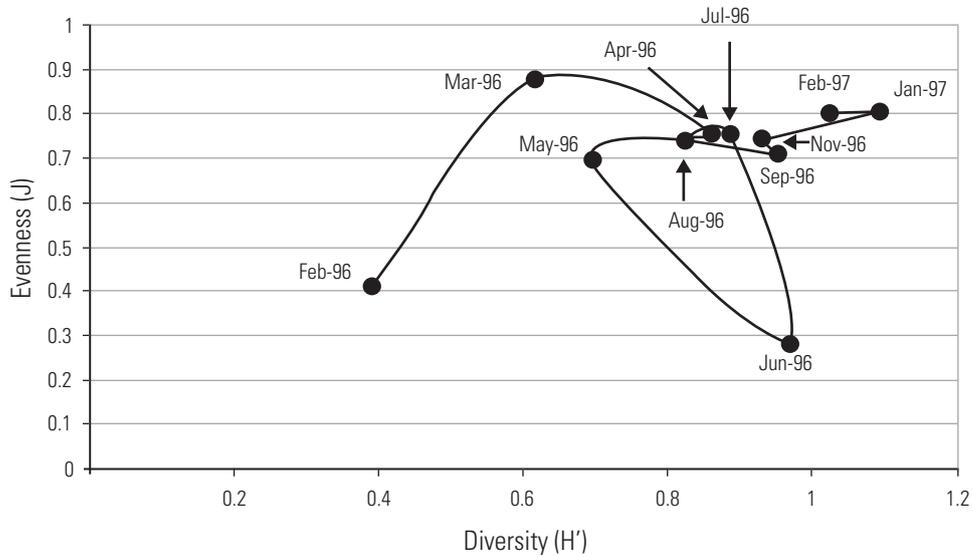


Figure 4. Relationship between evenness (J) and diversity (H') for crustacean species throughout the course of the study in Montepio, Veracruz, Mexico.

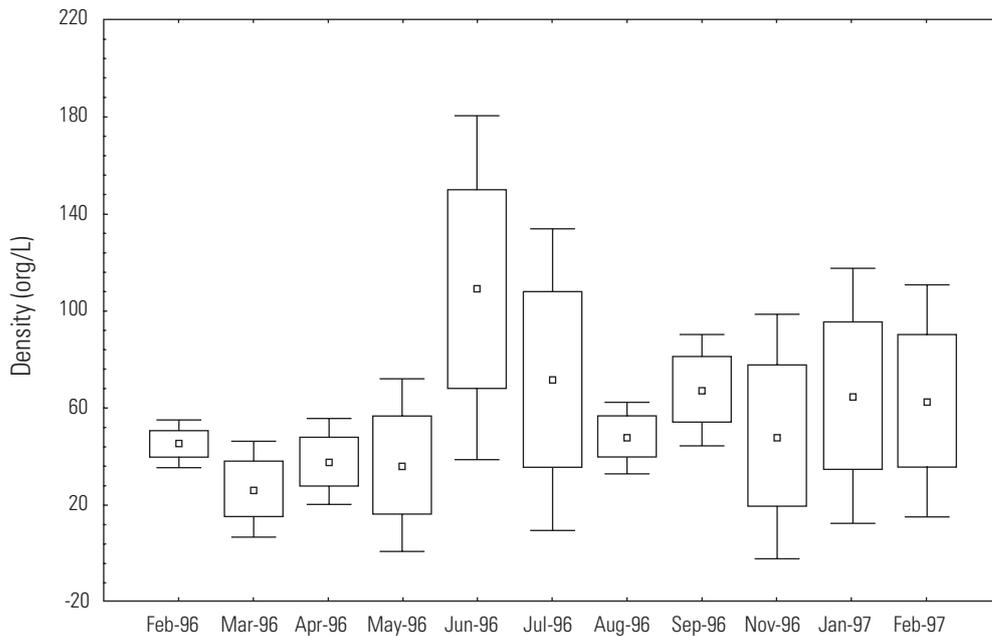


Figure 5. Variation in density (org/L) for crustaceans over the study period in Montepio, Veracruz, Mexico (circle = mean, box = ± 1 standard error, horizontal marker = ± 1 standard deviation).

The cluster analysis shows that the monthly samples cannot be associated in any defined general pattern (Fig. 7). Since the Bray-Curtis similarity coefficient considers the abundance of each species in relation to the total sample, it reflects up to some extent changes in community composition. In that sense, the abrupt changes in species composition from one sample to the next one produces in Montepio a different number of groups depending on the level of similarity. Between 60 and 80% similarity only four groups consisting of two months each can be recognized: April and May, characterized by low densities; January

and February 1997, with high species richness and intermediate densities; July and August share intermediate values for both species richness and density; and June and September combine intermediate to high species richness and density.

DISCUSSION

A clear controversy emerges between those studies that find that non-local processes, such as changing environmental

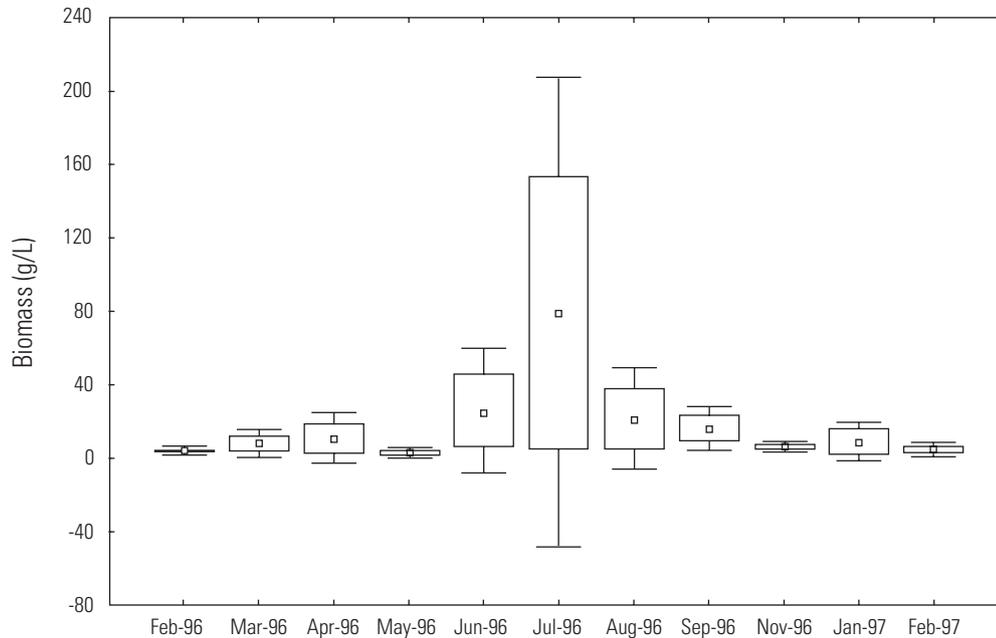


Figure 6. Variation in biomass (g/L) for crustaceans over the study period in Montepio, Veracruz, Mexico (circle = mean, box = ± 1 standard error, horizontal marker = ± 1 standard deviation).

conditions and recruitment intensity (Roughgarden *et al.*, 1988; Hutchinson & Williams, 2001), rather than local processes or within the community interactions, such as competition for microhabitats (Minton & Gochfeld, 2001; Neil, 2001), are the main factors structuring intertidal communities and maintaining biodiversity. In this study, the very high species replacement rate (Gore *et al.*, 1978; Domínguez, 2006), which may be preventing the establishment of long-term interspecific interactions, suggests that non-local processes such as storm mediated stress and stochastic recruitment of species, are key factors shaping the community. Similarly, Bertness & Leonard (1997) have already summarized these ideas for intertidal communities recognizing that at low levels of physical stress predation pressure may be high, becoming rare at high levels of physical stress.

The discontinuous nature of the rocky intertidal habitat along the coast of the southwestern Gulf of Mexico may also be contributing to the high species replacement pattern observed. The recruitment of different species throughout the study may be reflecting the absence of large source populations for most species that could predictably produce propagules to recolonize disturbed areas. A likely explanation is that most of the recorded species follow a "fugitive species" strategy, settling in newly opened spaces, and growing and reproducing rapidly before the next disturbance modifies the abiotic conditions and they disappear from that rocky shore.

The analysis of the obtained results is based on species diversity, abundance and density of each species, and their pat-

terns of occurrence. The percentage of rare species (47%), which were present in three or less samplings with very low densities, suggests that recruitment intensity is low for a high proportion of species in this group. In contrast however, six of the 19 species that occurred only once throughout the study, were present in large numbers most probably as a result of high recruitment rates (Robles, 1997). This ample variation in recruitment patterns may also be preventing the establishment of interspecific interactions such as competition and predation, precluding also the presence of a keystone predator (Robles *et al.*, 1995; Robles, 1997).

Two crustacean species that were present in all samples and that could have been part of a significant community structuring interaction as predators, were the crabs *Eriphia gonagra* and *Pachygrapsus transversus*. Both have extensive geographical ranges and reproduce virtually all year-round, being the commonest species at every site where they are recorded (Williams, 1984; Cuesta & Schubart, 1998). Both species could be considered omnivorous, feeding on algae, or preying upon a wide variety of organisms (Gore *et al.*, 1978). *Eriphia gonagra* had medium to low densities, being abundant only in March (26 org/L), the most species-poor month; whereas *P. transversus* was relatively abundant (25 – 37 org/L) from July to January, a period characterized by high species richness and variable densities. Thus, *P. transversus* could be a key species, with a significant role in the shaping of the community as the most important invertebrate predator.

The constant variation detected in species composition in this study contrasts with other results from rocky intertidal habi-

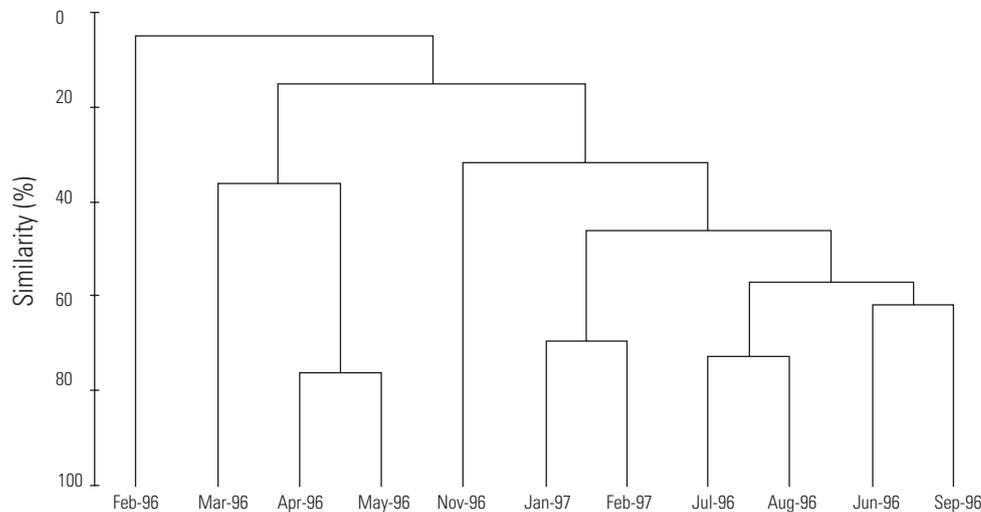


Figure 7. Dendrogram based on the Bray-Curtis similarity index for monthly crustacean samples taken in Montepio, Veracruz, Mexico.

tats in subtropical and temperate areas where community composition is stable and predictable. Gore *et al.* (1978) described as stable and predictable the decapod species composition associated with a sabellariid worm reef in Florida. Based on stomach contents, they argued that the constant supply of food provided by the sabellariid worms was the main factor that maintained the community without noticeable changes. Other studies have identified predictable temperature regimes (Thomson & Lehner, 1976), predictable recruitment rates and population growth of keystone species (Flores & Negreiros-Fransozo, 1999), and the strength of certain predator-prey interactions (Farrell, 1988), as the factors that prevent communities from undergoing constant changes.

Regarding the species richness estimates for this ecosystem, it is clear that with such high species replacement rate and a large percentage of rare species, only continuous samplings for more than a year would start to produce reliable results. The cumulative species curve presented here indicates that more species are still to be added. Supporting this interpretation, diversity (H') levels do not clearly increase with time in this community, suggesting that a typical succession process is not taking place here. Rather, diversity seems to completely depend on the random recruitment of species, which is taking place continuously throughout the year. The constant presence of disturbances in tropical intertidal ecosystems, rather than predictable seasonal changes, has been found to be responsible for the maintenance of high diversity in other tropical systems (Ben-Eliahu *et al.*, 1988).

Crustaceans are usually conceived as a numerically dominant group in coastal habitats; however, our results show that annelids and mollusks have higher densities than crustaceans. A salient point is that the maximum density obtained for crustaceans does not coincide with the maximum for the whole community.

When analyzing community structure in tropical rocky intertidal sites, the difficulties imposed by the taxonomy of each group and the countless possible interactions among all the species often promote that the analysis be restricted to a small set of taxa. However, as shown with the results presented herein, interpretations about community composition can be seriously biased, overestimating the importance of the studied groups.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank J.C. Molinero, R. Robles, J. Calderón, J. L. Bortolini and J.L. Villalobos for their help in the field and laboratory work; and the Estación Los Tuxtlas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, for their logistic support. Drs. E. Escobar-Briones and L. A. Soto contributed with many stimulating discussions. The first author was supported by a Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología scholarship through the doctoral program at UNAM, (scholarship #95881)

REFERENCES

- ABELE, L. G. & W. KIM, 1986. *An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida*. Department of Environmental Regulation, Florida State University 8(1): 1-760.
- BARNARD, J. L., 1969. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda. *United States National Museum*. Washington 271: 1-535.
- BARNARD, J. L. & C. M. BARNARD, 1983. *Freshwater amphipoda of the world*. Hayfield Associates, Virginia, 830 p.
- BEN-ELIAHU, M. N., U. N. SAFRIEL & S. BEN-TUVIA, 1988. Environmental stability is low where polychaete species diversity is high: quantifying tropical vs temperate within-habitat features. *Oikos* 52: 255-273.

- BENEDICT, J. E., 1901. The anomuran collections made by Fisho Hawk Expedition to Puerto Rico. *Bulletin of the U.S. Fish Commission* 20(2): 129-148
- BENKENDORFF, K. & A. R. DAVIES, 2002. Identifying hotspots of molluscan species richness on rocky intertidal reef. *Biodiversity and Conservation* 11: 1959-1973.
- BERTNESS, M. D. & G. H. LEONARD, 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology* 78: 1976-1989.
- BOUSFIELD, E. L., 1973. *Shallow-Water Gammaridean Amphipoda of New England*. Comstock Publishing Associates, London, 312 p.
- BOWMAN, R. S. & J. R. LEWIS, 1977. Annual fluctuations in the recruitment of *Patella vulgata* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 57: 793-815.
- BRADSHAW, C. J. A., C. M. THOMPSON, L. S. DAVIS & C. LALAS, 1999. Pup density related to terrestrial habitat use by New Zealand fur seals. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1579-1586.
- BRITTON, J. C. & B. MORTON, 1988. *Shore Ecology of the Gulf of Mexico*. University of Texas Press, Austin, 387 p.
- BURROWS, M. T., K. KAWAI & R. N. HUGHES, 1999. Foraging by mobile predators on a rocky shore: underwater TV observations of movements of blennies *Liphophrys pholis* and crabs *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series* 187: 237-250.
- BUSTAMANTE, R. H. & G. M. BRANCH, 1996. Large scale patterns and trophic structure of southern African rocky shores: The roles of geographic variation and wave exposure. *Journal of Biogeography* 23: 339-351.
- CHACE, F. A., JR., 1972. The shrimp of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expedition with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology* 98: 1-179.
- CONNELL, J. H., 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 169-192.
- CRISP, D. J., 1964. The effects of the severe winter of 1962-1963 on marine life in Britain. *Journal of Animal Ecology* 33: 165-210.
- CUESTA, J. A. & C. D. SCHUBART, 1998. Morphological and molecular differentiation between three allopatric populations of the littoral crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura: Grapsidae). *Journal of Natural History* 32: 1499-1508.
- DARDEAU, M. R., 1984. *Synalpheus* shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). I The Gambarellidae group with a description of a new species. *Memoirs of the Hourglass Cruises* 7(2): 1-125.
- DENNY, M. W. & R. T. PAINE, 1998. Celestial mechanics, sea-level changes, and intertidal ecology. *Biological Bulletin* 194: 108-115.
- DOMÍNGUEZ, D., 2006. Biodiversidad de la criptofauna coralina (Crustacea) de isla Peña, playa Careyeros e islas Marietas, Nayarit, México, México. M.Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, 80 p.
- FLORES, A. A. V. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO, 1999. On the population biology of the mottled shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropical area. *Bulletin of Marine Science* 65: 59-73.
- GAINES, S. D. & J. ROUGHGARDEN, 1985. Larval settlement rate, a leading determinant of structure in sessile marine species. *Nature* 360: 579-580.
- GIBBES, L. R. 1850. On the carcinological collections of the United States. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science* 2: 167-201.
- GORE, R. H. & L. G. ABELE, 1976. Shallow water porcelain crabs from the Pacific coast of Panama and adjacent Caribbean waters (Crustacea: Anomura: Porcellanidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 237: 1-759.
- GORE, R. H., L. E. SCOTTO & L. J. BECKER, 1978. Community composition, stability, and trophic partitioning in decapod crustaceans inhabiting some subtropical sabellarid worm reefs. *Bulletin of Marine Science* 28: 221-248.
- GOSNER, K., 1971. *Guide to Identification of Marine and Estuarine Invertebrates*. Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Inc., New York, 693 p.
- HARTNOLL, R. G. & S. J. HAWKINS, 1985. Patchiness and fluctuations on moderately exposed rocky shores. *Ophelia* 24: 53-63.
- HERNÁNDEZ, M. C., 2002. Variabilidad estacional de la comunidad de crustáceos de la facie rocosa intermareal en Montepío, Veracruz, México. M.Sc. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 70 p.
- HUTCHINSON, N. & G. A. WILLIAMS, 2001. Spatio-temporal variation in recruitment on a seasonal, tropical rocky shore: The importance of local versus non-local processes. *Marine Ecology Progress Series* 215: 57-68.
- JENKINS, S. R., F. ARENAS, J. ARRONTES, J. BUSSELL, J. CASTRO, R. A. COLEMAN, S. J. HAWKINS, S. KAY, B. MARTINEZ, J. OLIVEROS, M. F. ROBERTS, S. SOUSA, R. C. THOMPSON & R. G. HARTNOLL, 2001. European-scale analysis of seasonal variability in limpet grazing activity and microalgal abundance. *Marine Ecology Progress Series* 211: 193-203.
- JOHNSON, M. P., M. T. BURROWS & S. J. HAWKINS, 1998. Individual based simulations of the direct and indirect effects of limpets on a rocky shore *Fucus* mosaic. *Marine Ecology Progress Series* 169: 179-188.
- KENSLEY, B. & M. SCHOTTE, 1989. *Guide to the Marine Isopod Crustaceans of the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington, 293 p.
- LEWIS, J. R., 1964. *The Ecology of Rocky Shores*. London, UK: English Universities Press.

- LEWIS, J. R., 1976. Long-term ecological surveillance: practical realities in the rocky littoral. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 14: 371-390.
- LITTLE, C. & J. A. KITCHING, 1996. *The Biology of Rocky Shores*. Oxford, UK, Oxford University Press.
- McKINDSEY, C. W. & E. BOURGET, 2001. Diversity of a northern rocky intertidal community: The influence of body size and succession. *Ecology* 82: 3462-3478.
- MENGE, B. A., 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 145: 69-100.
- MENGE, B. A., 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 257-289.
- MENGE, B. A., B. A. DALEY, P. A. WHEELER, E. DAHLHOFF, E. SANFORD & O. T. STRUB, 1997. Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 14530-14535.
- MENZIES, R. J. & W. L. KRUCZYNSKI, 1983. Isopod Crustacea (exclusive of Epicaridea). *Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory*. VI(1): 1-126.
- MINTON, D. & D. J. GOCHFELD, 2001. Is life on a tropical shore really so hard?: The role of abiotic factors in structuring a supralittoral molluscan assemblage. *Journal of Shellfish Research* 20: 77-483.
- NEIL, K. M., 2001. Microhabitat segregation of co-existing gastropod species. *Veliger* 44: 294-300.
- OLABARRIA, C. & M. G. CHAPMAN, 2002. Inconsistency in short-term temporal variability of microgastropods within and between two different intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 269: 85-100. Provenzano, A. J., 1959. The shallow-water hermit crabs of Florida. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 9(4): 349-420.
- RAFFAELLI, D. & S. HAWKINS, 1996. *Intertidal Ecology*. London, UK: Chapman and Hall, 372 p.
- RANGELEY, R. W. & D. L. KRAMER, 1995. Tidal effects on habitat selection and aggregation by juvenile Pollock *Pollachius virens* in the rocky intertidal zone. *Marine Ecology Progress Series* 126: 19-29.
- RATHBUN, M. J., 1930. The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bulletin of the Smithsonian Institution, United States National Museum*. Washington 152: 1-609.
- ROBLES, C. D., 1997. Changing recruitment in constant species assemblages: Implications for predation theory in intertidal communities. *Ecology* 78: 1400-1414.
- ROBLES, C. D., R. SHERWOOD-STEPHENS & M. ALVARADO, 1995. Responses of a key intertidal predator to varying recruitment of its prey. *Ecology* 76: 565-579.
- ROUGHGARDEN, J., S. GAINES & H. POSSINGHAM, 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241: 1460-1466.
- SMALL, M. P. & E. M. GOSLING, 2001. Population genetics of a snail species complex in the British Isles: *Littorina saxatilis* (Olivi), *L. neglecta* Bean and *L. tenebrosa* (Montagu), using SSCP analysis of Cytochrome-B gene fragments. *Journal of Molluscan Studies* 67: 69-80.
- SOUTHGATE, T., K. WILSON, T. F. CROSS, & A. A. MYERS, 1984. Recolonization of a rocky shore in S.W. Ireland following a toxic bloom of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 64: 485-492.
- STEELE, R. G. D. & J. H. TORRIE, 1992. *Bioestadística: principios y procedimientos*. McGraw-Hill, México, 622 p.
- STEPHENSON, T. A. & A. STEPHENSON, 1972. *Life Between the Tidemarks on Rocky Shores*. San Francisco, USA: W.H. Freeman, 425 p.
- THOMPSON, R. C., S. R. JENKINS, & J. A. BUSSELL, 2000. A method for recording predator-prey encounters between crabs and limpets using wax replicas. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 633-638.
- THOMPSON, R. C., T. P. CROWE & S. J. HAWKINS, 2002. Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation* 29: 168-191.
- THOMSON, D. A. & C. E. LEHNER, 1976. Resilience of a rocky intertidal fish community in a physically unstable environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 22: 1-29.
- UNDERWOOD, A. J. 1999. History and recruitment in structure of intertidal assemblages on rocky shores: an introduction to problems for interpretation of natural change. In: M. Whitfield, J. Matthews & C. Reynolds (Eds.). *Aquatic Life Cycle Strategies, Survival in a Variable Environment*, pp. 79-96. Plymouth, UK. Marine Biological Association of the United Kingdom.
- UNDERWOOD, A. J. & P. G. FAIRWEATHER, 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 16-20.
- UNDERWOOD, A. J., E. J. DENELY, & M. J. MORAN, 1983. Experimental analyses of the structure and dynamics of mid-shore rocky intertidal communities in New South Wales. *Oecologia* 56: 202-219.
- WILLIAMS, A. B., 1984. *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press: 550 p.

Recibido: 20 de junio de 2006.

Aceptado: 12 de enero de 2007.

LITERATURA CITADA

- ABELE, L.G. 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology* **55**: 156-161.
- ABELE, L.G. y W. KIM. 1986. An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. Department of Environmental Regulation, Florida State University **8(1)**: 1-760.
- AIROLDI, L. y F. CINELLI. 1997. Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a Mediterranean rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **215**: 269-288.
- ALTMAN, S. y R.B. WHITLATCH. 2007. Effects of small-scale disturbance on invasion success in marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **342**:15-29.
- ALVAREZ, F. y J.L. VILLALOBOS. 1997. Decapoda. Pp. 433-438, In: González, S. E., R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. México, Universidad Nacional Autónoma de México, 647 p.
- ALVAREZ, F., J.L. VILLALOBOS, Y. ROJAS y R. ROBLES. 1999. Lista completa de los crustáceos decápodos de Veracruz. *Anales Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México* **70** (1): 1-27.
- ALVAREZ, F., J.L. VILLALOBOS y C. HERNÁNDEZ. *En prensa*. Perspectivas de estudios sobre los crustáceos de la región de Los Tuxtlas. In: Reynoso, R.V.H. y R. Coates (Eds.). *Avances y perspectivas en la investigación de bosques tropicales y sus alrededores: Los Tuxtlas, México*
- ANDRLE, R.F. 1964. A biogeographical investigation of the Sierra of Los Tuxtlas in Veracruz, México. *Tesis Doctoral*. Louisiana State University, Baton Rouge.
- ARMENDÁRIZ, G.Y. 2008. Fecundidad de *Neopisosoma angustifrons* (Benadict, 1901) (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae) Veracruz, México. *Tesis profesional*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 65 p.
- BALATA, D., L. PIÁZZI Y F. CINELLI. 2007. Increase of sedimentation in subtidal system: Effects on the structure and diversity of macroalgal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **351**:73-82.
- BARBA, M.E. 1992. Comunidad de crustáceos y peces de la Laguna Madre, Tamaulipas. I. Crustáceos epibénticos y peces juveniles de la región sur-central. *Tesis Profesional*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 55 p.
- BARNARD, J.L. 1969. *The families and genera of marine gammaridean Amphipoda*. United States National Museum, Washington, **271**: 535.
- BARNARD, J.L. y C.M. BARNARD. 1983. *Freshwater amphipoda of the world*. Hayfield Associates, Virginia, 830 p.

- BEGON, M., L.J. HARPER y R.C. TOWNSEND. 1988. *Ecología de Comunidades*. Omega, Barcelona, 886 p.
- BENEDETTI-CECCHI, L. 2006. Understanding the consequences of changing biodiversity on rocky shores: How much have we learned from past experiment?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **338**: 193-204.
- BERLOW, L. y S.A. NARVARRETE. 1997. Spatial and temporal variation in rocky intertidal community organization: Lessons from repeating field experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **214**: 195-229.
- BERTINI, G., A. FRANSOZO y G.A.S.D. MELO. 2004. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublitoral bottom on the northern coast of Sao Paulo State, Brazil. *Biodiversity and Conservation* **13**: 2185-2207.
- BERTOCCI, I.B., S. VASELLI, E. MAGGI y L. BENEDETTI-CECCHI. 2007. Changes in temporal variance of rocky shore organism abundances in response to manipulation of mean intensity and temporal variability of aerial exposure. *Marine Ecology Progress Series* **338**: 11-20.
- BLANCHETTE, C.A. y S.D. GAINES. 2007. Distribution, abundance, size and recruitment of the mussel, *Mytilus californianus*, across a major oceanographic and biogeographic boundary at Point Conception, California, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**: 268-279.
- BOUSFIELD, E.L. 1973. *Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England*. Comstock Publishing Associates, London, 312 p.
- BRAVO-NUÑEZ, E. 1990. Sobre la cuantificación de la diversidad ecológica. *Hidrobiológica* **1(1)**: 87-93.
- BRIGGS, J.C. 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill, New York, 475 p.
- BRITTON, J.C. y B. MORTON. 1988. *Shore ecology of the Gulf of Mexico*. University of Texas Press, Austin, 41-104 p.
- BRUSCA, R.C. 1980. *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, 513 p.
- BRUSCA, R.C y BRUSCA, G.J. 2003. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 936 p.
- BURKOVSKIY, I.V. y A.P. STOLYAROV. 1996. 2a edición Features of the structural organization of the macrobenthos in a biotope with a pronounced salinity gradient. *Hydrobiological Journal* **32(3)**: 87-103.
- BUSCHMANN, A.H. 1990. Intertidal macroalgae as refuge and food for Amphipoda in central Chile. *Acuatic Botany* **36**: 237-245.

- BUSCHMANN, A.H. 1992. Algal communities of a wave-protected intertidal rocky shore in southern Chile. *In: U. Seeliger (Ed.), Coastal plant communities of Latin America.* Academic Press **6**:91-107.
- BUTLER, M.J. 1989. Community responses to variable predation: field studies with sunfish and freshwater macroinvertebrates. *Ecological Monographs* **59**(3): 311-328.
- CARFFEY, H.M. 1985. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles. *Ecological Monographs* **55**: 313-332.
- CAMPOS-VAZQUEZ, L.F., L. CARRERA-PARRA, N.E. GONZALEZ y S.I. SALAZAR-VALLEJO. 1999. Criptofauna en rocas de punta Nizuc, Caribe mexicano y su utilidad como biomonitor potencial. *Revista de Biología Tropical* **47**(4): 799-808.
- CASTAÑEDA, S.O. 1996. Contribución al conocimiento del macrobentos de la infauna del margen continental del Golfo de México. *Tesis Profesional*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 85 p.
- CASTILLO-RIVERA, M., R. ZÁRATE y S. ORTIZ. 2005. Variación nictímeral y estacional de la abundancia, riqueza y especies dominantes de peces, en un ambiente salobre de sustrato blando. *Hidrobiológica* **15**(2): 227-238.
- CHACE, F.A., Jr. 1972. The shrimp of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expedition with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology* (**98**): 1-179.
- CHAN, B.K.K., A.MURATA y P.F. LEE. 2008. Latitudinal gradient in the distribution of intertidal barnacles of the *Tetraclita* species complex in Asian waters. *Marine Ecology Progress Series* **362**: 201-210.
- CHAPMAN, A.R.O. 1992. Vegetation ecology of rocky shore. pp. 13-30, *In: U. Seeliger (Ed.), Coastal plant communities of Latin America.* Academic Press.
- CIFUENTES, M., C. KAMLAH, M. THIEL, M. LENZ y M. WAHL. 2007. Effects of temporal variability of disturbance on the sucesión in marine fouling communities in northern-central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **352**: 280-294.
- CLOSS, G.P. y P.S. LAKE. 1994. Spatial and temporal variation in the structure of an intermittent-stream food web. *Ecological Monographs* **64**(1): 1-21.
- COLEMAN, M.A. 2002. Small-scale spatial variability in intertidal and subtidal turfing algal assemblages and the temporal generality of these patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **267**: 53-74.
- COLEMAN, M.A. 2003a. The role of recruitment in structuring patterns of small-scale spatial variability in intrtidal and subtidal algal turfs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **291**: 131-145.

- COLEMAN, M.A. 2003b. Effects of ephemeral algae on coralline recruits in intertidal and subtidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **282**: 67-84.
- COLEMAN, M.A. y S.H. BRAWLEY. 2005. Spatial and temporal variability in dispersal and population genetic structure of a rock alga. *Marine Ecology Progress Series* **300**: 63-77.
- CONNELL, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments: 460-490. *In*: Ecology and evolution of communities (Eds.). Cody, M. L. y J.M. Diamond. Belknap Press. Cambridge.
- CONNELL, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitor, or the ghost of competition past. *Oikos* **35**: 131-138.
- CONNOLLY, S.R. y J. ROUGHGARDEN. 1998. A latitudinal gradient in northeast Pacific intertidal community structure: evidence for an oceanographical based synthesis of marine community theory. *The American Naturalist* **151**: 311-326.
- CONNOLLY S.R., J. ROUGHGARDEN. 1999. Theory of marine communities: competition, predation and recruitment-dependent interaction strength. *Ecological Monographs* **82**: 1799-1813.
- CONNOLLY S.R., B. MENGE y J. ROUGHGARDEN. 2001. A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast Pacific Ocean. *Ecology* **82**: 1799-1813.
- CORPI, L.R. 1986. Crustáceos decápodos y estomatópodos litorales y costeros de la región de Coatzacoalcos, Veracruz, México. *Tesis Profesional*. Xalapa, Veracruz, México, 68 p.
- CREED, J.C. y A.F. De PAULA. 2007. Substratum preferent during recruitment of two invasive alien coral onto shallow-subtidal tropical rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **330**: 101-111.
- CUBERO-GÓMEZ, E.A. 1982 Distribución y zonación de los crustáceos decápodos de la zona litoral rocosa de la bahía de Mazatlán, Sin. *Tesis Profesional*, Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México. 129 pp.
- CUESTA, J.A. y C.D. SHUBART. 1998. Morphological and molecules differentiation between three allopatric populations of the littoral crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae). *Journal of Natural History* **32(10-11)**: 1499-1508.
- DARDEAU, M.R. 1984. *Synalpheus* shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). I The Gambarelloidae group with a description of a new species. *Memoirs of the Hourglass Cruises* **7(2)**: 1-125.
- DAVIDSON, T.M., S.S. RUMRILL y A.L. SHANKS, 2008. Colonization and substratum preference of an introduced burrowing crustacean in a temperate estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **354**: 144-149.
- DAYTON, P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of a space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* **41**: 351-389.

- DEAN, R.L y J.H. CONNELL. 1987. Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **109**: 249-273.
- deRIVERA, C.E., G.M. RUIZ, A.H. HINES y P. JIVOFF. 2005. Biotic resistance to invasion: native predator limits abundance and distribution of an introduced crab. *Ecology* **86**: 3364-3376.
- DOLBETH, M., Ó. FERREIRA, H. TEIXAIRA, J.C. MARQUES, J.A. DIAS y M.A. PARDAL. 2007. Beach morphodynamic impact on a macrobenthic community along a subtidal depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*. 352: 113-124.
- DOMÍNGUEZ, D. 2006. Biodiversidad de la criptofauna coralina (Crustacea) de Isla Peña, Playa Careyeros e Islas Marietas, Nayarit. *Tesis de Maestría*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 82 p.
- DUFFY, J.E., J.J. STACHOWICZ. 2006. Why biodiversity is important to oceanography: potencial roles of genetic, species, and trophic diversity in pelagic ecosystem processes. *Marine Ecology Progress Series* **311**: 179-189.
- ELLIOTT, M. y J.P. DUCROTOY. 1991. The future direction of studies on spatial and temporal comparisons of coasts and estuaries. Pp. 385-390, *In*: Elliott, M. y J.P. Ducrotoy (Eds.). *Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons*. Francia. 390 p.
- ELLIOTT, M. y M.G.O. REILLY. 1991. The variability and prediction of marine benthic community parameters:231-238. *In*: Elliott, M. y J.P. Ducrotoy (Eds.). *Estuaries and Coasts Spatial and Temporal Intercomparisons*, Francia, 390 p.
- ESCOBAR, B.E.G. 1984. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos en laguna de Términos, Campeche: composición y estructura. *Tesis de Maestría*, UACPyP- CCH. Universidad Nacional Autónoma de México, 191 p
- FELDER, D.L., F. ÁLVAREZ, J.W. GOY, y R. LEMAITRE. 2009. *Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with comments on the Amphionidacea*. *In*: FELDER, D.L. y CAMP, D.K.(eds.), *Gulf of Mexico: Its origins, waters, and biota, III: biota*. Tollege satation-: Texas A&M University. (impress).
- FINKE, G.R., S.A. NAVARRETE y F. BOZINOVIC. 2007. Nidal regimes of temperate coasts and their influences on aerial exposure for intertidal organisms. *Marine Ecology Progress Series* **343**: 57-62.
- FRANZ, D.R. y W.H. HARRIS. 1988. Seasonal and spatial variability in macrobenthos communities in Jamaica Bay, New York an urban estuary. *Estuaries* **11**(1): 15-28.
- FORDE, S.E. y P.T. RAIMONDI. 2004. An experimental test of the effects of variation in recruitment intensity on intertidal community composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **301**: 1-14.

- GAGE Y TYLER, J.D. y P.A. TYLER, 1992. Deep–Sea biology a natural history of organisms at the deep – sea floor. Cambridge University Press, 504 p.
- GANESH, T. y A.V. RAMAN. 2007. Macrobenthic community structure of the northeast Indian shelf, Bay of Bengal. *Marine Ecology Progress Series* **341**: 59-73.
- GOBIN, J.F. y R.M. WARWICK. 2006. Geographical variation in species diversity: A comparison of marine polychaetes and nematodes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **330**:234-244.
- GORE, R.H., L.E. SCOTTO y L.J. BECKER. 1978. Community composition, stability, and trophic partitioning in decapod crustaceans inhabiting some subtropical sabellariid worm reefs. *Bulletin of Marine Science* **28(2)**: 221-248.
- GORE, R.H. y L.G. ABELE. 1976. Shallow water porcelain crabs from the Pacific coast of Panama and adjacent Caribbean waters (Crustacea: Anomura: Porcellanidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **237**: 1-759.
- GOSNER, K. 1971. *Guide to identification of marine and estuarine invertebrates*. Wiley-Interscience, a Division of John Wiley & Sons, Inc., New York, 693 p.
- GRANADOS-BARBA, A., 1994. Estudio sistemático de los poliquetos (annelida: polychaeta) de la región de plataformas petroleras del sur del Golfo de México. *Tesis de Maestría*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 284 p.
- GRANADOS-BARBA, A., 2001. Ecología de los poliquetos bénticos de la región petrolera del suroeste del Golfo de México: Estructura comunitaria e impacto ambiental. *Tesis Doctoral*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 150 p.
- GRAY, J. 1974. Animal – sediment relation in shallow water benthic communities. *Marine Geology* (**11**): 93-104.
- GRAY, J. 1981. *The Ecology of Marine Sediments. (An introduction to the structure and function of benthic communities)*. Cambridge University Press, New York, 185 p.
- GRAY, J. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**: 23-49.
- GRIFFITHS, S.P., A.R. DAVIS y R.J. WEST. 2006. Role of habitat complexity in structuring temperate rockpool ichthyofaunas. *Marine Ecology Progress Series* **313**: 227-239.
- HADFIELD, M.G., A. FAUCCI y M.A.R. KOEHL. 2006. Measuring recruitment of minute larvae in a complex field environment: The corallivorous nudibranch *Phestilla sibogae* (Bergh). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **338**: 57-72.
- HANNAH, C.G. 2007. Future direction in modeling physical-biological interactions. *Marine Ecology Progress Series* **347**: 301-306.
- HENDRICKX, M.E. 1996. Habitats and biodiversity of decapod crustaceans in the SE Gulf of California, México. *Revista Biología Tropical* **44(2)**: 603-617.

- HERBERT, R.J.H y S.J. HAWKINS. 2006. Effect of rock type on the recruitment and early mortality of the barnacle *Chathamalus montagui*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **334**: 96-108.
- HERNÁNDEZ-AGUILERA, J.L., R.E. TORAL-ALMAZAN y J.A. RUÍZ NUÑO. 1996. Especies catalogadas de crustáceos estomatópodos y decápodos para el Golfo de México, Río Bravo, Tamps. a Progreso, Yuc. CONABIO y Dirección General de Oceanografía Naval, Secretaría de Marina, México, 132 p.
- HERNÁNDEZ, A.C. 2002. Variabilidad estacional de la comunidad de crustáceos de la facie rocosa intermareal, en Montepío, Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 70 p.
- HERNÁNDEZ, A.C. y F. ALVAREZ. 2007. Changes in the crustacean community of a tropical rocky intertidal shore: Is there a pattern? *Hidrobiológica* **17**(1): 25-34.
- HOWARD, R.K. 1985. Measurements of short-term turnover of epifauna within seagrass beds using an in situ staining method. *Marine Ecology Progress Series* **22**: 163-168.
- HUTCHINGS, P.A. y M. PEYROT-CLAUSADE. 2002. The distribution and abundance of species of polychaetes and sipunculans in coral substrates in French Polynesia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **269**: 101-121.
- HUTCHINSON, N. y G.A. WILLIAMS. 2003. Disturbance and subsequent recovery of mid-shore assemblages on seasonal, tropical, rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **249**: 25-38.
- IENO, E.N., M.SOLAN, P.BATTY y G.J. PIERCE. 2006. How biodiversity affects ecosystem functioning: role of infaunal species richness, identity and density in the marine benthos. *Marine Ecology Progress Series* **311**: 263-271.
- IRVING, A.D., J.E. TANNER y B.K. MCDONALD. 2007. Priority effects on faunal assemblages within artificial seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**: 40-49.
- JESSOPP, M., O.R. MULHOLLAND, R. McALLEN, M.P. JOHNSON, T.P. CROWE y A.L. ALLCOCK. Coastline configuration as a determinant of structure in larval assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **352**: 67-75.
- JOMPA, J Y L.J. MCCOOK. 2002. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **271**: 25-39.
- JUMARS, P.A. 1993. *Concepts in Biological Oceanography An Interdisciplinary Primer*. Oxford University Press. New York, 348 p.
- KAANDROP, J.A. 1986. Rocky substrate communities of the infralitoral fringe of the Boulonnais coast, NW France: a quantitative survey. *Marine Biology* **92**: 255-265.

- KENSLEY, B. y M. SCHOTTE. 1989. *Guide to the Marine Isopod Crustaceans of the Caribbean*. Smithsonian Institution Press. Washington, 293 p.
- LAGOS, N.A., F.J. TAPIA, S.A. NARVARRETE y J.C. CASTILLA. 2007. Spatial synchrony in the recruitment of intertidal invertebrates along the coast of central Chile. *Marine Ecology Progress Series* **350**: 29-39.
- LAKE, P.S. y D.J. O'DOWD. 1991. Red crabs in rain forest, Christmas Island: biotic resistance to invasion by an exotic snail. *Oikos* **62**: 25-29.
- LEE, W.J., R.M. O'RIORDAN y L.L. KOH. 2006. Spatial and temporal patterns in the recruitment of the intertidal barnacle *Chathamalus malayensis* Pilsbry (Crustacea: Cirripedia) on the equatorial shore of Peninsular Malaysia and Singapore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **333**: 296-305.
- LEVIN, L.A., W. ZIEBIS, G.F. MENDOZA, V. GROWNEY-CANNON y S. WALTHER. 2006. Recruitment response of methane-seep macrofauna to sulfide-rich sediments: An in situ experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **330**: 132-150.
- LINDSAY, H., C. TODD, T. FERNANDES y M. HUXHAM. 2006. Recruitment in epifaunal communities: an experimental test of the effects of species composition and age. *Marine Ecology Progress Series* **307**: 49-57.
- LINDSEY, E.L., A.H. ALTIERI y J.D. WITMAN. 2006. Influence of biogenic habitat on the recruitment and distribution of a subtidal xanthid crab. *Marine Ecology Progress Series* **306**: 223-231.
- LU, L. y R.S.S. WU. 2007. Seasonal effects on recolonization of macrobenthos in defaunated sediment: A series of field experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **351**: 199-210.
- LUNDQUIST, C.J., S.F. THRUSH, J.E. HEWITT, J. HALLIDAY, I. MACDONALD y V.J. CUMMINGS. 2006. Spatial variability in recolonisation potential: influence of organism behaviour and hydrodynamics on the distribution of macrofaunal colonists. *Marine Ecology Progress Series* **324**: 67-81.
- MARGALEF, R. 1967. *El Ecosistema*: 377-453. In: *Ecología Marina*, Monografía 14. Fundación La Salle de ciencias naturales. Caracas, 711 p.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona, 951 p.
- MARKHAM, J.C., F.E. DONATH-HERNÁNDEZ, J.L. VILLALOBOS-HIRIART y A. CANTÚ. 1990. Notes on the shallow-water marine crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie de Zoología* **61(3)**: 405-446.
- MARTÍN-DEL POZZO, A.L. 1997. *Geología*: 25-31. In: González, S. E., R. Dirzo. y R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. México, Universidad Nacional Autónoma de México, 647 p.

- MARTIN, J.W y G.E. DAVIES, 2001. *An updated classification of the recent Crustacea*. Science Series Natural History Museum of Los Angeles County **39**: 1-123.
- McMILLEN-JACKSON, A.L. 2008. First record of the Indo-Pacific Swimming Crac, *Charybdis hellerii* (A. Milne. Edwards, 1867) in the Gulf of Mexico. *Crustaceana* (**8**): 889-896.
- MENGE, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* **46**: 355-393.
- MENGE, B.A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocks intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **146**: 69-100.
- MENGE, B.A. 2000. Recruitment vs. postrecruitment processes as determinants of barnacle population abundance. *Ecological Monographs* **70**: 265-288
- MENGE, B.A. y J. LUBCHENCO. 1981. Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecological Monographs* **51**(4): 429-450.
- MENGE, B.A., J. LUBCHENCO, y R.L. ASHKENAS. 1986. Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the bay of Panama: direct and indirect consequence of food web complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **100**: 225-269
- MENGE, B.A., A.D. BRYON, E SANFORD, E.P. DAHLHOFF y J. LUBCHENCO. 2007. Mussel zonation in New Zealand: an integrative eco-physiological approach. *Marine Ecology Progress Series* **345**: 129-140.
- MENZIES, R.J. y W.L. KRUCZYNSKI. 1983. Isopod Crustacea (exclusive of Epicaridea). *Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory* **VI**(1): 1-126.
- MILLER, R.J. y R.J. ETTER, 2008. Shading facilitates sessile invertebrate dominance in the rocky subtidal gulf of maine. *Ecology* **89**(2): 452-462.
- MORAN, D.P. y M.L. REAKA. 1988. Bioerosion and availability of shelter for benthic reef organisms. *Marine Ecology Progress Series* **44**: 249-263.
- MORAN, D.P. y M.L. REAKA.-KUDLA 1991. Effects of disturbance: disruption and enhancement of coral reef cryptofaunal populations by hurricanes. *Coral Reefs* **9**: 215-224.
- NEGRELLO, F.O.A., A.J. UNDERWOOD y M.G. CHAPMAN. 2006. Recolonization of infauna on a tidal flat: An experimental analysis of modes of dispersal. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **328**:240-250.
- NYBAKKEN, J.W. 2001. *Marine Biology an ecological approach*. Benjamin Cummings, San Fransisco 516 p.

- OLABARRIA, C. 2002. Role of colonization in spatio-temporal patchiness of microgastropods in coralline turf habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **274**: 121-140.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* **100(910)**: 65-75.
- PERES, J.M. 1961. *Océanographie biologique et biologie marine*. Vol. I. Presses Universitaires de France.
- PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI y B. HARGRAVE, 1984. Biological oceanographic Processes. Pergamon Press, Oxford (3rd edition) 332 p.
- PERKOL-FINKEL, S y Y. BENAYAHU. 2007. Differential recruitment of benthic communities on neighboring artificial and natural reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340:25-39.
- PETRAITIS, P.S. y S.R. DUDGEON. 2005. Divergent succession and implication for alternative states on rocky intertidal shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **226**: 14-26.
- PIELOU, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* **13**: 131-144.
- PROVENZANO, A.J. 1959. The shallow-water hermit crabs of Florida. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* **9(4)**: 349-420.
- POWER, A.M., J. DELANY, D. MCGRATH, A.A. MYERS y R.M. O'RIORDAN. 2006. Patterns of adult abundance in *Chthamalus stellatus* (Poli) and *C. montagui* Southward (Crustacea: Cirripedia) emerge during late recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **332**: 151-165.
- RAFFAELLI, D. 2006. Biodiversity and ecosystem functioning: issues of scale and trophic complexity. *Marine Ecology Progress Series* **311**: 285-294.
- RAIMONDI, P.T. 1990. Patterns, mechanisms, and consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacles, *Ecological Monographs* **60**: 283-309.
- RAZ-GUZMAN, A., A. SÁNCHEZ y L.A. SOTO. 1992. *Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros (Crustacea) de Laguna de Alvarado, Veracruz, México*. Cuaderno 14. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 51 p.
- RAZ-GUZMAN, A. y A. SÁNCHEZ. 1996. *Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros (Crustacea) de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México*. Cuaderno 31. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 52 p.
- RATHBUN, M.J. 1930. The cancriid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bulletin of the Smithsonian Institution, United States National Museum*. Washington **152**: 1-609.
- REED, D.C. 1990. The effects of variable settlement and competition on patterns of kelp recruitment. *Ecology* **71**: 776-786.

- RESECK, J. 1988. *Marine Biology*. Second edition., Prentice-Hall, New Jersey. 285 p.
- RIOS-MACBETH, F. 1952. Estudios geológicos de la región de los Tuxtlas, Veracruz. *Bol. Soc. Mex. Geol. Petro.* **4**: 325-376.
- RILOV, G., S.E. DUDAS, B.A. MENGE, B.A. GRANTHAM, J.LUBCHENCO y D.R. SCHIEL. 2008. The surf zone: a semi-permeable barrier to onshore recruitment of invertebrate larvae?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **361**: 59-74.
- ROBLES, C.D. 1997. Changing recruitment in constant species assemblages: implications for predation theory in intertidal communities. *Ecology* **78**: 1400-1414.
- ROBLES, C.D. y R. DESHARNAIS. 2002. History and current development of a paradigm of predation in rocky intertidal communities. *Ecology* **83**: 1521-1536.
- RODRIGUEZ, G. 1972. Las comunidades bentónicas: 563-600. *In*: Fola-Salle. *Ecología Marina*, Dossat México.
- ROMÁN CONTRERAS, R. 1986. Comportamiento nictimeral de Crustáceos Decápodos en la boca de Estero Pargo, Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales Instituto Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México* **13(2)**: 149-158.
- ROMÁN CONTRERAS, R. 1988. Características ecológicas de los crustáceos decápodos de la Laguna de Términos, Cap. 17: 305-322. *In*: Yáñez-Arancibia, A. y J.W. Day, Jr. (Eds.) *Ecología de los Ecosistemas Costeros en el Sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM, COSAT. Ecol. Indt. LSU. Editorial Universitaria, México DF.
- RULE, M.J. y S.D.A. SMITH. 2005. Spatial variation in the recruitment of benthic assemblages to artificial substrata. *Marine Ecology Progress Series* **290**: 67-78.
- ROUGHGARDEN, J., S. GAINES y H. POSSINGHAM. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* **241**: 1460-1466.
- RUESINK, J.L. 2007. Biotic resistance and facilitation of a non-native oyster on rocky shores. . *Marine Ecology Progress Series* **331**: 1-9.
- SÁNCHEZ-VARGAS, D.P. 1984. Ecología y estructura de las comunidades de moluscos y crustáceos decápodos en la ensenada de Puerto Viejo, Mazatlán; Sinaloa. *Tesis Profesional*, Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México, 186 p.
- SÁNCHEZ, A.J., A. RAZ-GUZMAN y E. BARBA.1996. Habitat value of seagrasses for decapods in tropical coastal lagoons of the southwestern gulf of Mexico: an overview. *Seagrass Biology*: 233-240. *In*. J. Kuo, R.C. Phillips, D.I. Walker y H. Kirkman (Eds.). *Proceedings of an International Workshop, Australia*.
- SANDERS,H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*. **102**:243-282.

- SCHNEIDER, K.R. y B. HELMUTH, 2007. Spatial variability in habitat temperature may drive patterns of selection between an invasive and native mussel species. *Marine Ecology Progress Series* **339**: 157-167.
- SCHOEMAN, D.S. y A.J. RICHARDSON. 2002. Investigating biotic and abiotic factors affecting the recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **276**: 67-81.
- SCHREIDER, M.J., T.M. GLASBY y A.J. UNDERWOOD. 2003. Effects of height on the shore and complexity of habitat on abundances of amphipods on rocky shore in New South Wales, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **293**: 57-71.
- SCHIEL, D.R. 2006. Rivets or bolts? When single species count in the function of temperate rocky reef communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **338**:233-252.
- SEPÚLVEDA, R.D., R.A. MORENO y F.D. CARRASCO. 2003. Diversidad de macroinvertebrados asociados a arrecifes de *Phragmatopoma moerchi* Kinberg, 1867 (Polychaeta: Sabellariidae) en el intermareal rocoso de Cocholgue, Chile. *Gayana* **67(1)**: 45-54.
- SEVILLA, M.L. 1977. Introducción a la Ecología Marina. Instituto Politécnico Nacional, México. 220 p.
- SMALE, D. 2008. Spatial variability in the distribution of dominant shallow-water benthos at Adelaide Island, Antarctica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **357**: 140-148.
- SMITH, S.D.A. y M.J. RULE. 2002. Artificial substrata in a shallow sublittoral habitat: do they adequately represent natural habitats or the local species pool? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **277**: 25-41.
- SOKAL, R.R. y J.F. ROHLF. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 976 p.
- SOTO, E.M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtlas, Veracruz: 70-110. In: A. Gómez-Pompa, S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México CECSA, México.
- SPENCER, M y J.E. TANNER. 2008. Lotka-Volterra competition models for sessile organisms. *Ecology* **89(4)**: 1134-1143.
- STACHOWICZ, J.J. y J.E. BYRNES. 2006. Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series* **311**: 251-262.
- STEEL, R.G.D. y J.H. TORRIE. 1992. Bioestadística: principios y procedimientos. McGraw Hill, México, 622 p.
- STEPHENSON, T. y A. STEPHENSON. 1949. The universal features of zonation between tide marks on rocky coasts. *Journal Ecology* **37**: 289-305.

- TILMAN, D. 1994. Competition and biodiversity in spatial structured habitats. *Ecology* **75**: 2-16.
- THOMSEN, M.S. y K. McGLATHERY. 2006. Effects of accumulations of sediments and drift algae on recruitment of sessile organisms associated with oyster reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **328**:22-34.
- TYRRELL, M.C. y J.E. BYERS. 2007. Do artificial substrates favour nonindigenous fouling species over native species?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **342**:54-60.
- UGLAND, K.I. y J.S. GRAY. 2004. Estimation of species richness: analysis of the methods developed by Chao and Karakassis. *Marine Ecology Progress Series* **284**: 1-8.
- UNDERWOOD, A.J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**: 51-76.
- UNDERWOOD, A.J. 2001. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge, University press, 504 p.
- UNDERWOOD, A.J. y M.G. CHAPMAN. 2003. Power, precaution, Type II error and sampling design in assessment of environmental impacts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **296**: 49-70.
- UNDERWOOD, A.J. y E.J. DENLEY. 1981. Paradigms, explanations, and generalizations in models for the Structure of Intertidal Communities on Rocky Shore: 151-180. *In: Ecological communities: Conceptual Issues and the Evidence*. D. Strong et al. (Eds.) Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- UNDERWOOD, A.J. y E.J. DENLEY. 1984. Paradigms, explanations and generalizations in model for the structure of intertidal communities on rock shore. Pp. 151-197, *In: D.R. Strong, D.R. Simberloff, D. Simberloff, L.G. Abele y A.B. Thistle*, (Eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton.
- UNDERWOOD, A.J. y P.G. FAIRWEATHER. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology and Evolution* **4**: 16-19.
- VEGAS, V. M. 1971. Introducción a la Ecología del Bentos Marino. Secretaría General de la Organización de los estados Americanos, Washington, D.C. 91 p.
- VICTOR, B.C. 1983. Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. *Science* **219**: 419-420.
- VICTOR, B.C. 1986. Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment-limited coral reef population. *Ecological Monographs* **56**: 145-160.
- VILLALOBOS, J.L. 2000. Estudio monográfico de los crustáceos decápodos no braquiuros de la zona intermareal de las islas del golfo de California, México. *Tesis de Maestría*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 312 p.

- WARD, J.R. 2007. Within-colony variation in inducibility of coral disease resistance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **352**: 371-377.
- WILLIAMS, A.B. 1984. *Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Marine to Florida*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., 550 p.
- WINFIELD, I., L.G. ABARCA-ARENAS y S. CHÁZARO-OLVERA. 2007. Crustacean macrofoulers in the Veracruz coral reef system, SW Gulf of Mexico: checklist, spatial distribution and diversity. *Cab. Biol. Mar.* **48**: 287-295.
- WINFIELD, I. y F. ALVAREZ. 2009. Two new species of amphipods (Amphipoda, Leucothoidae) from the Veracruz Coral Reef System, SW Gulf of Mexico. *Crustaceana* **82**: 11-25.
- WITMAN, J.D. 1985. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England. *Ecological Monographs* **55**(4): 421-445.
- XAVIER, B.M., G.M. BRANCH y E. WIETERS. 2007. Abundante growth and recruitment of *Mytilus galloprovincialis* on the west coast of South Africa in relation to upwelling. *Marine Ecology Progress Series* **346**: 189-201.
- YAÑEZ-ARANCIBIA, A. y P. SÁNCHEZ-GIL. 1986. Los peces demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México. *Publicación Especial, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* **9**: 1-230.
- YAKOVIS, E.L., A.V. ARTEMIEVA, M.V. FOKIN, M.A. VARFOLOMEEVA y N.N. SHUNATOVA. 2007. Effect of habitat architecture on mobile benthic macrofauna associated with patches of barnacles and ascidians. *Marine Ecology Progress Series* **348**: 117-124.
- ZHUANG, S. 2006. Species richness, biomass and diversity of macroalgal assemblages in tide pools of different sizes. *Marine Ecology Progress Series* **309**: 67-73.