



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Análisis de diversidad de moluscos y crustáceos en la playa
rocosa de Balzapote, Veracruz, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

JORGE LUIS SUÁREZ CABALLERO

**DIRECTOR DE TESIS:
DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA**

CIUDAD DE MÉXICO, 2018





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Suárez
Caballero
Jorge Luis
311000937

2. Datos del Tutor

Dr.
Fernando
Álvarez
Noguera

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María Martha
Reguero
Reza

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Ana Margarita
Hermoso
Salazar

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Brian
Urbano
Alonso

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Gema Yolanda
Armendáriz
Ortega

7. Datos del trabajo escrito

Análisis de diversidad de moluscos y crustáceos en la playa rocosa de Balzapote,
Veracruz, México.

98 p.

2018





UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

LIC. IVONNE RAMÍREZ WENCE
Directora General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

**Análisis de diversidad de moluscos y crustáceos en la playa rocosa de Balzapote,
Veracruz, México**

realizado por **Jorge Luis Suárez Caballero** con número de cuenta **311000937** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietaria Dra. María Martha Reguero Reza

Propietaria Dra. Ana Margarita Hermoso Salazar

Propietario Dr. Fernando Álvarez Noguera
Tutor

Suplente M. en C. Brian Urbano Alonso

Suplente M. en C. Gema Yolanda Armendáriz Ortega

Atentamente

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., A 8 DE JUNIO DE 2018

JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

ÍNDICE

RESUMEN	8
INTRODUCCIÓN	9
Diversidad biológica	9
Estructura de las comunidades	10
Zona rocosa intermareal	10
Organismos de la zona rocosa intermareal	12
Generalidades del phylum Mollusca	14
Generalidades del subphylum Crustacea	16
JUSTIFICACIÓN	18
ANTECEDENTES	19
OBJETIVOS	22
Objetivo general	22
Objetivos particulares	12
ÁREA DE ESTUDIO	23
MATERIAL Y MÉTODO	25
Trabajo de campo	25
Trabajo de laboratorio	25
Análisis estadísticos	28
RESULTADOS	30
Abundancia	38
Riqueza	44
Diversidad	46
Estacionalidad y recambio de especies	48
Análisis de Olmstead-Tukey	50
DISCUSIÓN	52
Abundancia	52
Riqueza	55
Diversidad	58
Estacionalidad y recambio de especies	60
Análisis de Olmstead-Tukey / Aspectos ecológicos	62
Importancia de la playa Balzapote: metapoblaciones	66
CONCLUSIONES	68
LITERATURA CITADA	69
ANEXOS	
Abundancia de organismos por muestreo	75
Presencia y ausencia de especies	77
Abundancia por especie	79
Número de especies por familia	80
Glosario	81
Resultados del análisis de varianza	88
Catálogo fotográfico	90



*Para mis papás,
Lety y Pepe*

Sin ustedes, nada de esto sería posible



AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y la Facultad de Ciencias, por formarme como estudiante, biólogo y futuro investigador.

Al Instituto de Biología y la Colección Nacional de Crustáceos que me abrieron sus puertas y me dieron las herramientas para aprender a hacer lo que más me gusta.

A la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas que me permitió usar sus instalaciones para lograr los objetivos de este trabajo.

Al Dr. Fernando Álvarez Noguera por ser un gran ejemplo a seguir, por su total apoyo durante estos años tan importantes de mi desarrollo académico y por sus buenos consejos y grandes historias que siempre me sacan una sonrisa.

A la Dra. María Martha Reguero Reza por apoyarme siempre en mi desarrollo académico y darme la oportunidad de experimentar el admirable trabajo malacológico.

A la Dra. Ana Margarita Hermoso Salazar por introducirme al increíble mundo de los invertebrados marinos desde el inicio de la carrera. Por sus comentarios y gran disposición para apoyarme en esta etapa de titulación, ¡muchas gracias!

Al M. en C. Brian Urbano Alonso por todo el apoyo, amabilidad y confianza que me ha ofrecido desde el primer día y por sus comentarios para mejorar este trabajo.

A la M. en C. Gema Yolanda Armendáriz Ortega por todo su apoyo y tiempo dedicado a la revisión y seguimiento de esta tesis y por siempre impulsarme a ser mejor.

Al Dr. José Luis Villalobos Hiriart por introducirme al mundo de los crustáceos, por todos sus consejos y comentarios, por literalmente ayudarme a picar piedra y emocionarse con los Caprélidos y Tanaidáceos registrados en esta tesis ¡muchas gracias!

Al Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II) y a la Biól. Susana Guzmán Gómez por ayudarme y capacitarme para usar el microscopio de capas y hacer posible la elaboración del catálogo fotográfico de esta tesis.



A mis papás, por apoyarme incondicionalmente en cada momento de mi vida, por ayudarme a cumplir mis sueños, por aguantarme hasta en el peor de mis días y por siempre hacerme sentir la persona más afortunada del mundo.

A mis abuelitos, tíos y primos que han estado siempre conmigo, apoyándome en cada etapa de mi vida.

A todos mis amigos de la Facultad de Ciencias y especialmente a mis amigos del taller de invertebrados de la zona costera y arrecifal del golfo de México. David, Ittaí, Lore, Diana, Deni, gracias por tantas aventuras dentro y fuera de la CNCR. Darío, gracias por estar siempre dispuesto a ayudarme, aunque eso signifique hacer pequeños sacrificios en el mar.

A Raquel, la, Chavita, Alejandro y Aaron por compartirme un poco de su experiencia y conocimiento, haciendo el proceso de identificación mucho más sencillo.

A Humberto, Saúl, Daniel y Paulo, por ser esos amigos con los que siempre puedo contar.

A Jasiel, mi gran amigo de la carrera. Gracias por toda tu ayuda durante la realización de esta tesis. Por sacrificar horas libres picando roca en la madrugada, soportando el insaciable apetito de los mosquitos, hormigas, chinches y mil artrópodos más, pero, sobre todo, gracias por compartir conmigo estos años de logros, aventuras y prácticas de campo. Recuerda que somos biólogos, vivimos del peligro y esto solo es el principio.

A Fa, por siempre alentarme a ser mejor persona, a pensar en grande, a seguir mis sueños y por mostrarme todas las posibilidades que ofrece la vida.



RESUMEN

Se analizó la diversidad de moluscos y crustáceos asociados a la zona intermareal de la playa rocosa de Balzapote, Veracruz, México. Se realizaron cuatro muestreos en total, durante junio y agosto de 2017 y febrero y abril de 2018, donde se recolectaron los invertebrados asociados a la capa calcárea formada por organismos incrustantes sobre la roca basáltica. Los organismos se conservaron en etanol al 70 %, y los moluscos y crustáceos se identificaron a nivel específico con literatura especializada. Posteriormente se depositaron en la Colección Malacológica Dr. Antonio García-Cubas del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, ambas instituciones de la UNAM. Finalmente se estimaron los parámetros ecológicos de abundancia, riqueza, diversidad de Shannon (H'), diversidad máxima (H'_{max}), equidad de Pielou (J') dominancia de Simpson (D) y el índice de Margalef (d). También se realizó el análisis de asociación de Olmstead-Tukey para clasificar a las especies según su frecuencia y abundancia y se aplicó el método de Ward con distancias euclidianas para detectar similitudes y diferencias entre meses de muestreo. En total se registraron 6,403 organismos, de los cuales, 2,736 pertenecen al phylum Mollusca y 3,667 al subphylum Crustacea. Los moluscos se distribuyeron en tres clases, 16 órdenes, 26 familias, 34 géneros y 36 especies, para los cuales se encontró una diversidad de $H'= 1.93$ y $H'_{max}= 3.58$, con una equidad de $J'= 0.54$ y dominancia de $D= 0.30$. El índice de Margalef fue $d= 4.42$. Los crustáceos se distribuyeron en dos clases, cinco órdenes, 28 familias, 38 géneros y 46 especies. Para ellos se determinó una diversidad de $H'= 2.76$ y $H'_{max}= 3.83$, con una equidad de $J'= 0.72$, dominancia de $D= 0.11$ y el índice de Margalef fue $d= 5.48$. Se detectó una amplia variación a lo largo del tiempo, con un fuerte recambio de especies, sobre todo en crustáceos. El porcentaje de las especies de moluscos clasificadas como dominantes fue de 44.5 %, 44.5 % raras, 5.5 % comunes y 5.5 % indicadoras, mientras que entre las especies de crustáceos 48 % fueron clasificadas como dominantes, 37 % raras, 13 % comunes y 2 % indicadoras. Además, se incluyó un catálogo fotográfico con las 82 especies encontradas. Este estudio constituyó un primer acercamiento para conocer la diversidad de moluscos y crustáceos de la playa rocosa Balzapote, Veracruz, México.



INTRODUCCIÓN

Diversidad biológica

En biología, el término diversidad se refiere a la variedad de vida, en todos los niveles de organización, clasificados por criterios evolutivos y ecológicos. Es un concepto utilizado mayormente a nivel de especie para indicar la riqueza y abundancia de un taxón particular presente en una comunidad, hábitat o ecosistema. Sin embargo, en un sentido amplio, la diversidad también incluye la variación genética y la variedad de ecosistemas en el planeta (Wilson, 1988; Colwell, 2009).

México posee topografía y geología complejas que, a su vez, permiten la formación de numerosos hábitats y condiciones favorables capaces de albergar una extraordinaria diversidad biológica. Es considerado uno de los 17 países megadiversos, que juntos reúnen hasta 70 % de las especies de todo el mundo, y se estima que solo este alberga entre el 10 y 12 % de la riqueza global (Sarukhán *et al.*, 2009; Martínez-Meyer *et al.*, 2014).

La biodiversidad en los ecosistemas no solo implica variedad biológica, sino que estos ofrecen servicios que son de vital importancia para la sobrevivencia del hombre. Dichos ecosistemas ofrecen alimentos, captan agua, mantienen suelos fértiles, capturan dióxido de carbono y desde un punto de vista antropocéntrico, pueden ofrecer servicios recreativos y culturales. Por esta razón, la humanidad depende totalmente de estos sistemas y todos los procesos ecológicos que conllevan (Sarukhán *et al.*, 2009).

Uno de los principales problemas ambientales que ponen en riesgo la biodiversidad mundial es la pérdida de áreas naturales por destrucción y fragmentación de hábitat, contaminación, sobreexplotación y cambio climático. Es por eso que, en las últimas décadas, los esfuerzos por conocer e inventariar las especies existentes en nuestro país se ha incrementado para todos los grupos de seres vivos. De esta manera, es posible reconocer lugares de gran importancia ecológica que deben ser conservados y utilizar este conocimiento para una mejor toma de decisiones sobre el uso de los recursos naturales (Sarukhán *et al.*, 2009; Martínez-Meyer *et al.*, 2014).



Estructura de las comunidades

A un grupo de organismos de una sola especie que coexiste en un mismo tiempo y espacio, se le conoce como población. A una escala mayor, se encuentran las comunidades, es decir, ensambles de poblaciones de diferentes especies que interactúan entre sí. Un ecosistema es un término más amplio, donde las comunidades son influenciadas por factores bióticos y abióticos. Para entender y describir sus procesos, patrones y estructura, las comunidades se describen tomando en cuenta las propiedades emergentes, tales como diversidad, riqueza, abundancia, interacciones interespecíficas, edad sucesional y formas de crecimiento. Aunque la estructura biológica de una comunidad puede definirse como la composición y abundancia de especies, existen autores que consideran a la estructura como la red de interacciones entre todos los componentes de la comunidad (Begon *et al.*, 2006; Jaksic y Marone, 2007).

Comúnmente se emplean distintos índices, o expresiones matemáticas, para estimar y contrastar la diversidad de especies entre espacios o tiempos diferentes. Entre los más utilizados están el índice de diversidad de Shannon, el índice de dominancia de Simpson, y el índice de Margalef, en los cuales se obtiene un valor que se relaciona directamente con el número de especies presentes en el estudio y con su proporción o abundancia relativa de individuos (Campo y Duval, 2014). Con un enfoque diferente, clasificando por abundancia y frecuencia, se puede realizar una prueba de asociación no paramétrica de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf, 1981). Esta técnica estima la importancia relativa de cada especie, categorizando de esta manera, la presencia de especies dominantes, comunes, raras e indicadoras (Begon *et al.*, 2006; Colwell, 2009; Hernández *et al.*, 2010).

Zona rocosa intermareal

Setenta por ciento de la superficie del planeta está ocupada por mares y océanos, los cuales forman sistemas altamente diversos, heterogéneos, dinámicos e interconectados. Estos sistemas pueden ser clasificados de acuerdo con las zonas de vida de los organismos (pelágicos o bentónicos), con los biotopos (arenosos o rocosos) o con el tipo de comunidades que albergan (arrecifes de coral, etc.). A su vez, pueden ser clasificados por su ubicación con respecto a la plataforma continental (Lara-Lara, 2008).



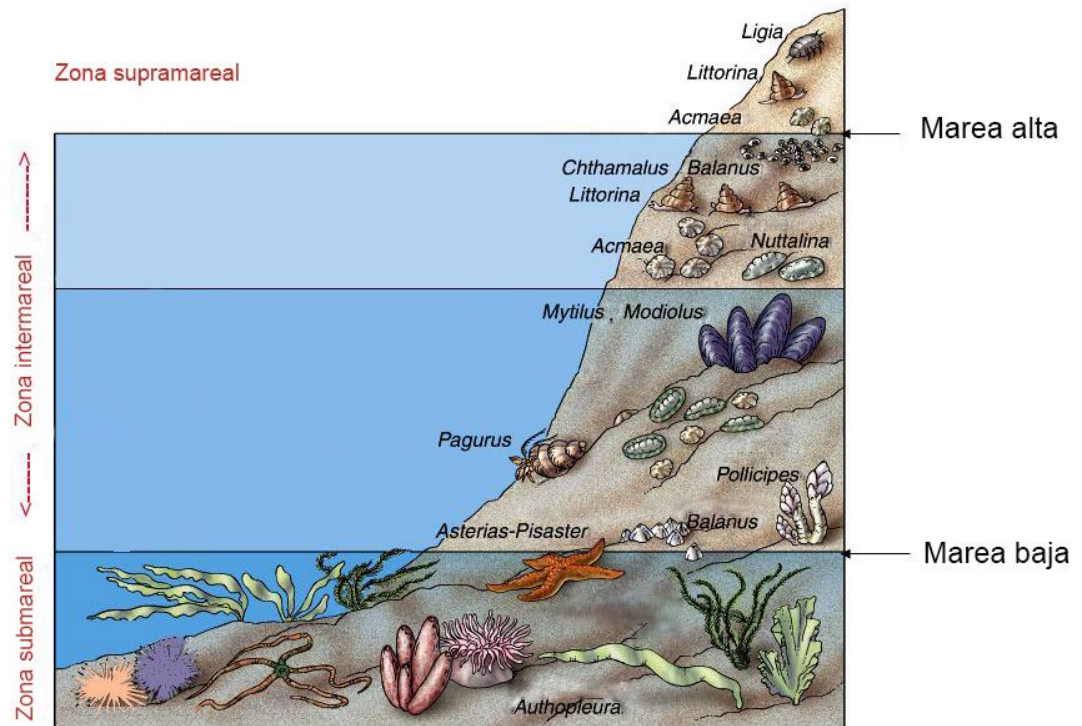


Figura 1. Zonación del intermareal rocoso (Tomado y modificado de Trujillo y Thurman, 2014).

Una de las zonas costeras más estudiadas por su fácil acceso y gran diversidad es la playa rocosa. Considerando los rangos de exposición a la marea, la zona litoral se divide en tres regiones: supramareal, intermareal y submareal. A su vez, en la franja intermareal pueden ser reconocidas tres regiones más: 1) Zona baja, descubierta solo en las mareas más bajas, 2) Zona media, regularmente inundada por el mar y 3) Zona alta, cubierta solo durante las mareas más altas (Londoño-Cruz *et al.*, 2013) (Fig. 1).

La zona rocosa intermareal (ZRI) es un hábitat ubicado en la franja litoral, altamente diverso en diferentes aspectos. La característica principal de este ambiente es el sustrato duro, que favorece el establecimiento de algas, invertebrados y algunos vertebrados marinos. Dicho sustrato puede tener distintos orígenes: formaciones de roca caliza, arrecifes de coral, derrames de lava (roca basáltica) y estructuras de origen antrópico como muelles o puertos. Este ambiente está siempre sometido a diversos factores abióticos como la acción mecánica del oleaje, cambios de temperatura, salinidad, niveles de mareas, y exposición a la radiación solar (Britton y Morton, 1988; Hernández, 2002). Además, existen interacciones bióticas inter e intraespecíficas, tales como depredación, parasitismo y competencia por recursos (Hernández *et al.*, 2010; Vasallo *et*



al., 2014). Todos estos factores interactúan de forma combinada, ofreciendo condiciones particulares y espacios disponibles para el establecimiento y protección de diversas especies de invertebrados. En las playas rocosas, la acción del oleaje y las mareas constituyen dos de los elementos más importantes que determinan el gradiente de humedad, la exposición al agua y la radiación solar, lo que influye en gran medida en las respuestas biológicas de los organismos y, por lo tanto, en la distribución espacial y estacional de los mismos. De esta manera se forman patrones de zonación similares, mas no idénticos en las costas rocosas, independientemente de la región biogeográfica que se trate (Kaiser *et al.*, 2011).

En los ambientes bentónicos marinos, específicamente en zonas intermareales rocosas, un factor muy importante que influye sobre la estructura y composición de la comunidad es la variabilidad estacional. Además, se ha visto en estudios recientes en el golfo de México que la incidencia de frentes fríos o “nortes” tiene un efecto en la disponibilidad de sustrato en estos ambientes, pues provocan un oleaje de mayor intensidad, resuspensión de sedimento y estrés en los organismos que ahí habitan, seleccionando organismos capaces de tolerar estas condiciones y evitando el establecimiento de especies por largos periodos de tiempo, manteniendo un constante recambio de especies y con ello, una alta diversidad (Hernández y Álvarez, 2007; Hernández *et al.*, 2010). En diferentes ocasiones, se ha propuesto a la ZRI, como un sitio de experimentación para llevar a cabo estudios relacionados con las consecuencias del cambio climático, pues se caracteriza por ser un sistema de respuesta rápida ante condiciones ambientales externas (Denny y Paine, 1998).

Organismos de la zona rocosa intermareal

Los principales seres vivos que habitan la zona intermareal rocosa son animales bentónicos, con adaptaciones que les permiten tolerar la acción del oleaje, la desecación, y las variaciones de temperatura y salinidad. Los organismos que viven en este tipo de ambientes pueden ser clasificados por su locomoción: los organismos errantes son móviles y generalmente activos, mientras que los sésiles se encuentran firmemente adheridos al sustrato. Por otro lado, a los organismos que no están sujetos o solo lo están débilmente y no se desplazan considerablemente, se les conoce como sedentarios. Al mismo tiempo, pueden ser catalogados como epifauna o criptofauna, es decir, si viven



sobre el sustrato u ocultos dentro de él. Dentro de la criptofauna se encuentran los organismos capaces de perforar el sustrato (horadores) y aquellos que solo llegan a ocupar espacios disponibles (anidadores) (Brusca y Brusca, 2005; Vassallo *et al.*, 2014). Algunos de los phyla de invertebrados marinos distribuidos en este tipo de ambiente son Cnidaria, Nemertea, Arthropoda, Annelida, Mollusca, Sipuncula, Echinodermata y Urochordata (Fernández *et al.*, 2014). Sin embargo, en las playas rocosas del golfo de México se ha observado que los invertebrados marinos dominantes pertenecen a tres grupos principales: Mollusca, Annelida y Crustacea (Hernández *et al.*, 2010).

En términos generales, la zona alta de la región intermareal está dominada por pequeños gasterópodos y líquenes negros, asociados con algas verde-azules, extendiéndose muchas veces sobre los niveles de la marea. Más abajo, la zona media está caracterizada por cirripedios, moluscos y algas. Finalmente, la zona baja presenta algas rojas, laminares y tunicados (Little y Kitching, 1996). Sin embargo, en la mayoría de los estudios ecológicos de estas zonas, se han registrado organismos errantes, depredadores y herbívoros que pueden moverse a lo largo de las tres franjas, la mayoría de las veces moluscos gasterópodos y crustáceos que se distribuyen en función de la disponibilidad de alimento, para lo cual se han realizado análisis y se han observado correlaciones entre la composición heterogénea de algas y la riqueza de invertebrados asociados al sustrato (Dean y Connell, 1987; Gee y Warwick, 1994; Londoño-Cruz *et al.*, 2013).

Dentro de los niveles de comunidad y ecosistema, la presencia de diferentes especies implica una diversidad funcional, por lo que puede existir una clasificación de grupos funcionales de acuerdo con el rol ecológico que los organismos poseen, distinguiendo si son autótrofos o heterótrofos, es decir, productores primarios (fotosintéticos), consumidores primarios (herbívoros), consumidores secundarios (carnívoros) o degradadores. Puesto que las comunidades y los procesos que estas llevan a cabo no son estáticos, sino espacial y temporalmente variables, la estimación de valores como riqueza y abundancia de organismos en un tiempo específico puede utilizarse como un indicador del estado de conservación de un hábitat (Hutchinson y Williams, 2001; Colwell, 2009; Hernández *et al.*, 2010).



Generalidades del phylum Mollusca

El phylum Mollusca es el segundo grupo más diverso, solo después de los artrópodos, con un estimado de 93,000 especies vivas descritas y con aproximadamente 70,000 especies fósiles. Comprende a las clases Caudofoveata, Solenogastres, Monoplacophora, Polyplacophora, Gastropoda, Bivalvia, Scaphopoda y Cephalopoda. El grupo está formado por animales con simetría bilateral, no segmentados protostomados y celomados, con cuerpo cubierto por un manto que en la mayoría de ellos secreta una concha. Poseen un pie, aparato bucal compuesto por una rádula (excepto en organismos filtradores), una larva trocófora en común y una véliger en algunos grupos (Brusca y Brusca, 2005).

La mitad de las especies habitan en océanos, desde grandes profundidades en el fondo marino hasta las zonas costeras e intermareales. En esta última, los representantes más abundantes pertenecen a las clases Polyplacophora, Gastropoda y Bivalvia (Fig. 2). Los polioplacóforos o quitones son animales aplanados dorsoventralmente y poseen un pie que se adhiere fuertemente al sustrato. Su cuerpo además está protegido por una serie de ocho placas con fotorreceptores asociados a ojos. Los gasterópodos constituyen el grupo más diverso del phylum Mollusca, por lo que existe una amplia variación morfológica, de hábitos y formas de vida, que les permite establecerse en la mayor parte de los ecosistemas. Se caracterizan por tener una concha en forma espiral, un pie fuerte y una cabeza bien definida con tentáculos y ojos. Finalmente, los bivalvos, que son el segundo grupo del phylum más diverso, se caracterizan por presentar una concha dividida en dos valvas que contienen al cuerpo blando. Poseen un pie que puede salir de la concha y algunas pueden fijarse al sustrato con un biso (Castillo-Rodríguez, 2014).

Los moluscos, gracias a su gran diversidad de formas, son capaces de colonizar todo tipo de ambientes, además de que algunos representantes son muy tolerantes frente a cambios ambientales abruptos (Brusca y Brusca, 2005). En la ZRI, los moluscos tienen un gran valor ecológico, pues son organismos que pueden moverse sobre el sedimento para conseguir alimento y competir contra otros individuos. Aunque el rango de alimentación va desde especies carnívoras, filtradoras, detritívoras, carroñeras y parásitas, los gasterópodos corresponden al grupo de animales herbívoros más representativo de las playas rocosas (Little y Kitching, 1996).



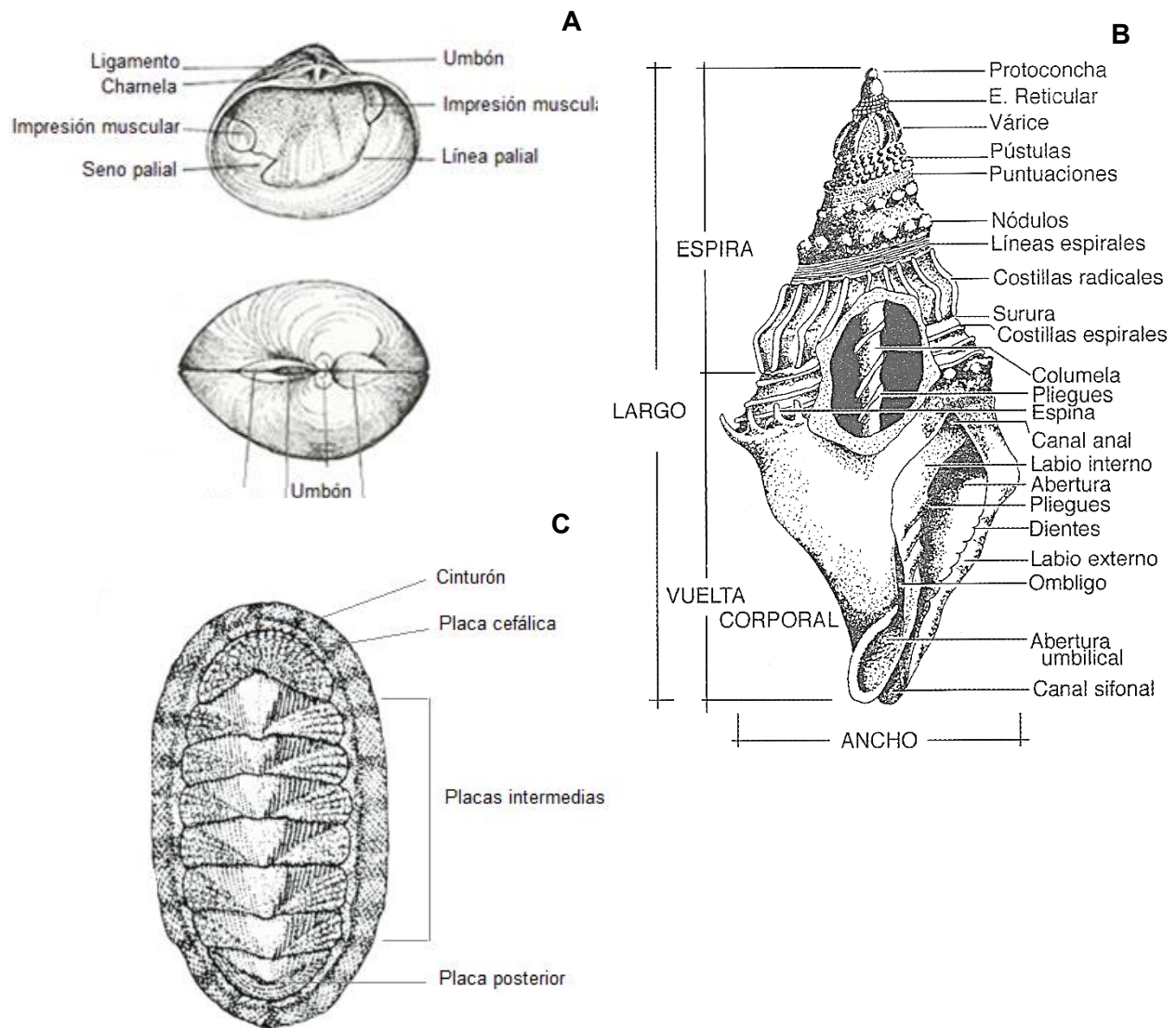


Figura 2. Anatomía general de: A) Bivalvia; B) Gastropoda; C) Polyplacophora (Tomados y modificado de Kaas y Van Belle, 1985 y García-Cubas y Reguero, 2007a, b).

Dentro de la comunidad, la herbivoría es un factor determinante en la distribución de otras especies, pues regulan directamente la disponibilidad de algas, las cuales son base fundamental de las redes tróficas y pueden ser usadas como sustrato para otras especies (Felder y Camp, 2009; Londoño-Cruz *et al.*, 2014). Por otro lado, algunos moluscos horadadores juegan un papel importante por su capacidad de modificar el ambiente, haciéndolo más heterogéneo y creando espacios o sustratos nuevos y habitables, permitiendo el establecimiento de otros organismos (Brusca y Brusca, 2005; Londoño-Cruz *et al.*, 2014; Vasallo *et al.*, 2014).



Generalidades del subphylum Crustacea

El grupo de los crustáceos incluye organismos mandibulados, con apéndices multiarticulados bi o unirrámeos, dos pares de antenas, un caparazón (reducido en anostracos, anfípodos e isópodos), presencia de larva nauplio, ojos compuestos y procesos de ecdisis o muda. La mayoría son acuáticos y filtradores. La tagmosis y regionalización del cuerpo puede ser muy variable, pero se distingue la cabeza compuesta por seis segmentos (cefalón) y un tronco postcefálico dividido en dos tagmas: tórax y abdomen (Brusca y Brusca, 2005)

Actualmente la propuesta de clasificación taxonómica de Ahyong *et al.* (2011) reconoce seis clases de crustáceos: Branchiopoda, Remipedia, Cephalocarida, Maxillopoda, Ostracoda, Malacostraca. Sin embargo, la clasificación taxonómica sigue modificándose constantemente, pues las nuevas técnicas de biología molecular y secuenciación de ADN muestran relaciones entre taxones que años atrás no se consideraban (Oakley *et al.*, 2012).

En la zona costera, predominan los organismos del orden Decapoda, pertenecientes a la clase Malacostraca, subclase Eumalacostraca y superorden Eucarida. La morfología de los decápodos es muy variada y se pueden distinguir diferentes modelos corporales, modificados en gran parte por su hábitat y modo de vida. De esta forma se pueden agrupar en dos formas básicas: forma de camarón y de cangrejo (Fig. 3). Estos organismos se mueven rápidamente por el sedimento a lo largo de las diferentes secciones de la zona intermareal, donde tienen gran importancia ecológica, pues forman parte de los organismos filtradores, detritívoros y carroñeros, con un rol ecológico vital en el ciclo de materia y energía. En diversos estudios en el golfo de México se ha observado que el establecimiento de estos organismos se ve favorecido durante la época de nortes (Brusca y Brusca, 2005; Hernández *et al.*, 2010; Vasallo *et al.*, 2014).



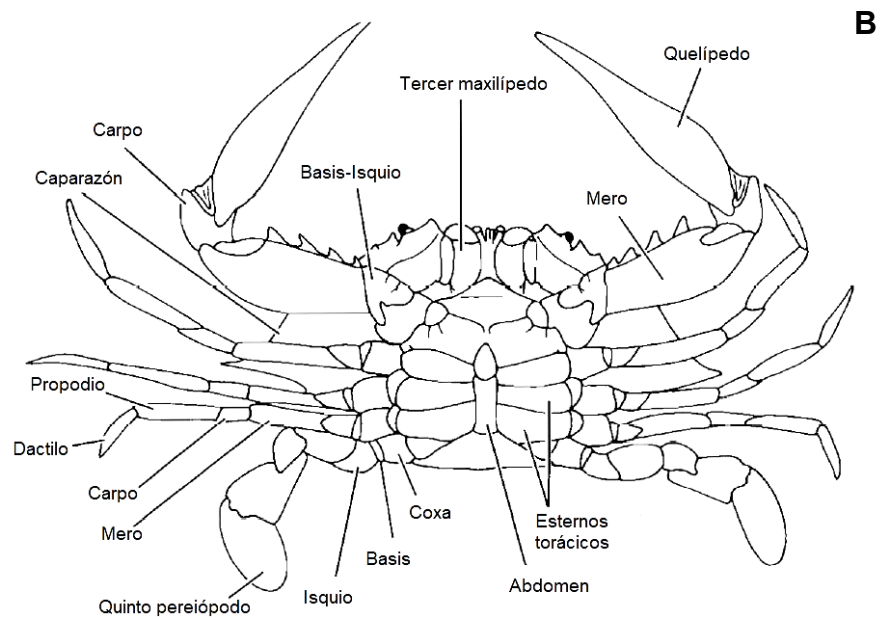
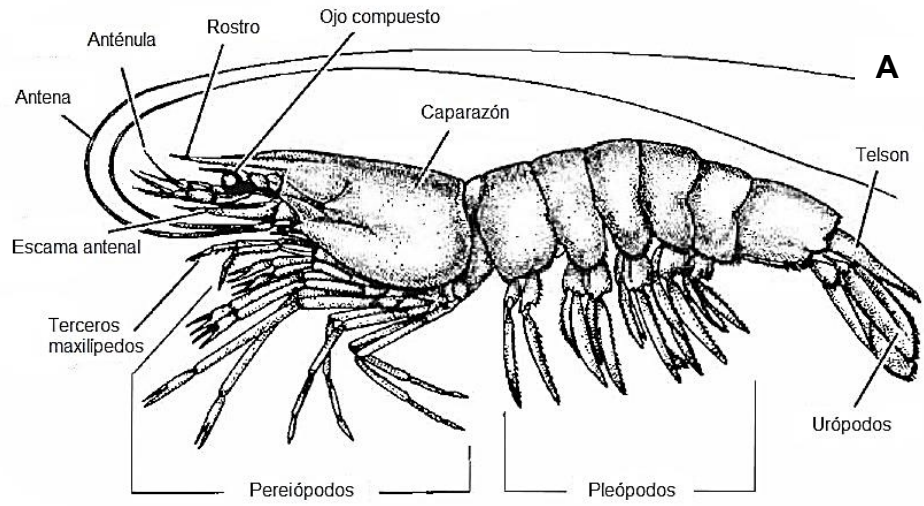


Figura 3. Morfología general de: A) Camarón y B) Cangrejo (Tomado y modificado de Brusca y Brusca, 2005).



JUSTIFICACIÓN

En la actualidad, las comunidades marinas están experimentando cambios abruptos en la diversidad de especies por causas antropogénicas, por lo cual es necesario conocerlas para poder determinar su importancia y con ello, plantear estrategias de conservación y manejo. Pese a que la playa de Balzapote en Veracruz, forma parte de una costa rocosa que alberga gran cantidad de invertebrados marinos, que cumplen funciones específicas en el ecosistema y que llevan a cabo interacciones ecológicas complejas, no existen trabajos previos que analicen la diversidad ni la estructura de la comunidad. Este estudio ofrece un análisis de la diversidad de moluscos y crustáceos de manera simultánea, como un primer acercamiento para conocer la riqueza y abundancia que presentan estos grupos dominantes en la ZRI.



ANTECEDENTES

Aunque no existen análisis ecológicos sobre la diversidad de invertebrados marinos en la playa rocosa de Balzapote, en los últimos años se han realizado diversos estudios en zonas muy cercanas, pertenecientes a la misma región de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, como la playa rocosa de Montepío y el arrecife La Perla del Golfo, y que presentan condiciones ambientales muy similares.

Hernández (2002) analizó la variabilidad estacional de la comunidad de crustáceos asociados a la costa rocosa intermareal en la playa de Montepío, Veracruz. Analizó un total de 3,657 organismos distribuidos en 49 especies y tomó en cuenta sus valores de densidad, biomasa y riqueza, mostrando variaciones a lo largo de todo el año, pero con dos épocas del año bien marcadas (secas y lluvias). En cuanto a otros phyla, registró cambios en riqueza y densidad a lo largo del año, siendo los crustáceos el grupo con biomasa y densidad mayores únicamente en junio. La densidad mayor del subphylum Crustacea se observó en las familias Gammaridae, Hyalidae, Porcellanidae y Grapsidae.

Hernández (2009) comparó la estructura de la comunidad intermareal de dos playas de Veracruz: La Mancha y Montepío, haciendo énfasis en los crustáceos y los procesos de reclutamiento. De igual manera, analizó el sustrato natural e introdujo bloques artificiales para identificar a las especies que se llegaban a reclutar a los nuevos espacios disponibles, observando dos modalidades para el inicio de colonización: el primero por reclutamiento de algas filamentosas y calcáreas y el segundo por la presencia de poliquetos. En total se recolectaron 6,801 organismos pertenecientes a 69 especies, de las cuales siete fueron exclusivas de Montepío, 35 de La Mancha y 27 compartidas. En cuanto a la densidad y abundancia de organismos, se encontró que los anélidos y moluscos superaban al grupo de los crustáceos.

Luviano (2013) realizó un estudio ecológico sobre la comunidad de moluscos de la criptofauna en Montepío para conocer la diversidad de especies, abundancia, densidad y cambios con respecto a la estacionalidad, obteniendo un total de 1,454 organismos pertenecientes a 15 especies, asociados a la zona intermareal rocosa. Distinguió dos épocas del año que influyen en la variabilidad de abundancia de moluscos en el tiempo. La densidad mayor de moluscos fue registrada en noviembre (nortes), mientras que la



diversidad mayor se encontró en mayo. Además, determinó que el porcentaje mayor de riqueza perteneció a especies raras, superando en número a las comunes y dominantes.

Vital (2013) analizó la diversidad de opistobranquios béticos de la zona rocosa de la playa de Montepío, encontrando un total de 165 individuos divididos en 11 especies y obteniendo tres nuevos registros para Veracruz y dos para la costa mexicana del Atlántico. También examinó el patrón de distribución de las especies, encontrando una afinidad caribeña. Las especies con mayor abundancia y dominancia fueron *Aplysia fasciata*, *Aplysia dactylomela* y *Bulla occidentalis*. La mayor abundancia fue registrada en la temporada de lluvias, mientras que en la temporada de secas la abundancia y riqueza fue menor.

Vassallo *et al.* (2014) elaboraron un inventario de invertebrados marinos que habitan la zona rocosa intermareal de la playa de Montepío. Este trabajo fue posible gracias a la recopilación de otros trabajos realizados por alumnos y miembros de la Colección Nacional de Crustáceos en la misma localidad, en el cual se presentó una lista que incluyó nueve phyla de invertebrados marinos, entre los que destacaron Crustacea y Mollusca por su alta diversidad. Además, las 195 especies encontradas en el estudio se clasificaron tomando en cuenta su distribución (región zoogeográfica) y formas de vida (criptofauna y epifauna).

Hernández (2015) realizó un estudio faunístico del phylum Mollusca en el arrecife La Perla del Golfo, ubicado en la misma región. Se identificaron 2,614 moluscos pertenecientes a 86 especies, extraídas de coral muerto del arrecife, encontrando una mayor proporción de especies raras que de especies comunes y dominantes. Determinó que todas las especies encontradas fueron nuevos registros para el arrecife y posiblemente tres especies nuevas por describir. La clase con mayor abundancia fue Bivalvia, mientras que Gastropoda fue la clase con mayor riqueza específica.

Ángel (2016) elaboró una revisión taxonómica y de distribución geográfica de crustáceos anfípodos asociados a la bioconcrecencia de la playa Montepío y a macroalgas. Incluyó aproximadamente 3,000 ejemplares pertenecientes a 13 especies, 11 géneros y nueve familias, determinando a la playa rocosa Montepío como una localidad con una importante riqueza de especies.



García (2018) estimó y comparó la diversidad y complejidad estructural de dos arrecifes de coral: La Perla del Golfo y Puerto Morelos. En el estudio se incluyeron análisis de diversidad, equidad y dominancia para moluscos decápodos y equinodermos, mientras que la complejidad estructural fue estimada por medio del índice de rugosidad (IR). Aunque encontró poca correspondencia entre los dos arrecifes, determinó que en La Perla del Golfo los moluscos son el grupo con mayor riqueza y abundancia, mientras que en Puerto Morelos sobresalen los decápodos.



OBJETIVOS

Objetivo General

Describir la diversidad de moluscos y crustáceos asociados a la zona intermareal de la playa rocosa de Balzapote, Veracruz.

Objetivos Particulares

- Determinar las especies de moluscos y crustáceos asociados a la zona rocosa intermareal.
- Realizar una curva acumulativa de las especies observadas.
- Estimar la abundancia, riqueza, diversidad, diversidad máxima, equidad y dominancia de las especies de los dos grupos analizados.
- Categorizar la presencia de especies como dominantes, comunes, raras e indicadoras, por medio de la prueba de asociación de Olmstead-Tukey.
- Aplicar un análisis jerárquico Cluster, por el método de Ward, para encontrar diferencias y similitudes entre diferentes temporadas del año.



ÁREA DE ESTUDIO

El golfo de México es considerado un gran ecosistema, ubicado en la transición de ambientes templados y tropicales, haciéndolo un sistema muy diverso. Presenta grandes escurrimientos de agua continental que origina lagunas costeras, manglares, praderas de pastos marinos, arrecifes de coral, playas arenosas y playas rocosas (Ortiz-Lozano *et al.*, 2010).

Balzapote es una playa rocosa ubicada al sureste del golfo de México, en el estado de Veracruz, México (Fig. 4). Está situada en el municipio de San Andrés Tuxtla, en las coordenadas 18° 37' 39.7" N y 95° 04' 41.6" W, a 2.7 km al sureste de la playa Montepío (Fig. 5). En la región, la temperatura superficial del mar es de 24 a 25 °C en invierno y de 28 a 28.5 °C en verano. El clima es cálido húmedo, con lluvias durante todo el año y una precipitación de 3,500 mm anuales. Sin embargo, puede distinguirse una época de secas de marzo a mayo, una de lluvias de junio a septiembre y otra de nortes o frentes fríos de octubre a febrero (Hernández *et al.*, 2010; Vital, 2013). En esta zona, el aporte de materia orgánica es sedimentado sobre roca basáltica, proveniente del derrame de lava del volcán San Martín que penetró al mar durante el Pleistoceno, en la cual se desarrolla la comunidad de invertebrados (Vasallo *et al.*, 2014).



Figura 4. Playa rocosa de Balzapote, Veracruz. (Fotografía tomada por Suárez, J. 2018).

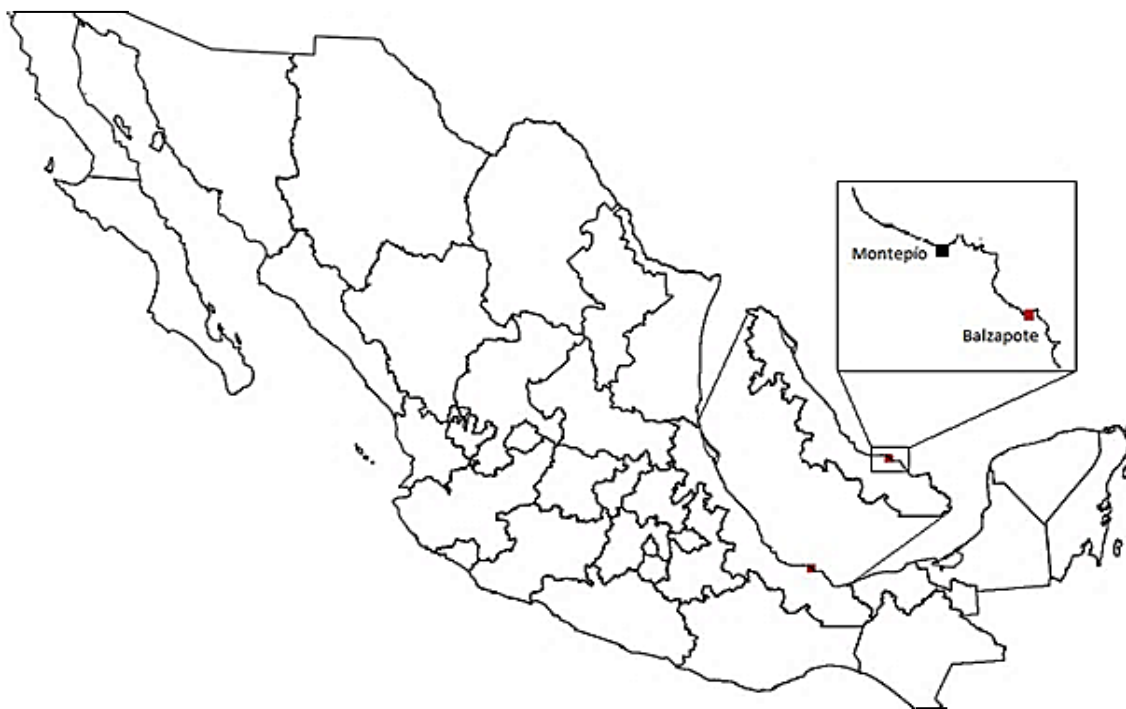


Figura 5. Ubicación de la playa rocosa de Balzapote, en el estado de Veracruz.



MATERIAL Y MÉTODO

Trabajo de campo

Se realizaron cuatro muestreos, durante junio y agosto de 2017 y febrero y abril de 2018, para la recolección de invertebrados en diferentes zonas de la facies rocosa intermareal de la playa Balzapote. Los muestreos fueron diurnos, manuales y, en cada uno, se delimitaron cuatro cuadros de 40 x 40 centímetros, los cuales se consideraron como réplicas de cada muestreo. La bioconcrecencia rocosa dentro del cuadro fue desprendida con ayuda de cincel y martillo y finalmente, las muestras fueron depositadas en cubetas con agua de mar para su traslado al laboratorio de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

Trabajo de laboratorio

Se midió el volumen de agua desplazado por cada muestra, con ayuda de un recipiente graduado. Para lograr extraer el mayor número de invertebrados, se provocó un choque osmótico en los organismos, reemplazando el agua de mar con agua dulce (Dávila, 2013). Las muestras de la bioconcrecencia se fragmentaron en piezas pequeñas con ayuda de cinceles pequeños y martillos. Adicionalmente se tamizaron varias veces las rocas ya fragmentadas y se revisaron bajo el microscopio estereoscópico, las algas encontradas sobre la bioconcrecencia, ambas actividades con el fin de encontrar organismos muy pequeños asociados a las mismas. Con pinzas de relojero se facilitó la extracción de todos los invertebrados encontrados. Sin embargo, en este estudio solo se tomó en cuenta los pertenecientes al phylum Mollusca y subphylum Crustacea. Posteriormente, los organismos fueron separados por morfotipos, para finalmente preservarlos en frascos con alcohol etílico al 70 % (Fig. 6).

Los moluscos y crustáceos recolectados en campo se trasladaron a la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología de la UNAM, donde se identificaron a nivel específico, con ayuda de literatura especializada, para moluscos: (Abbott, 1974; García-Cubas y Reguero, 2007a, 2007b; Mikkelsen y Bieler, 2008; Redfern, 2013) y crustáceos: (Rathbun, 1930; Provenzano, 1959; Barnard, 1969; Gosner, 1971; Chace, 1972; Gore y Abele, 1976; Menzies y Kruczynski, 1983; Abele y Kim, 1986; LeCroy, 2000; Heard *et al.*, 2003). Para la clasificación taxonómica de crustáceos se siguió la propuesta



de Ahyong *et al.* (2011), aunque también se consideró la el arreglo actual de WoRMS Editorial Board (2018) para algunas especies del superorden Peracarida y de la superfamilia Majoidea. Para los moluscos se siguió el arreglo de WoRMS Editorial Board (2018).

Los moluscos fueron depositados en la Colección Malacológica Dr. Antonio García-Cubas (COMA) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y los crustáceos en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, ambas instituciones de la UNAM. Además, se tomaron fotografías a cada una de las especies encontradas, con ayuda del microscopio de capas del laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad II, en el Instituto de Biología de la UNAM. Dicho catálogo fotográfico se incluye como un anexo del presente trabajo.



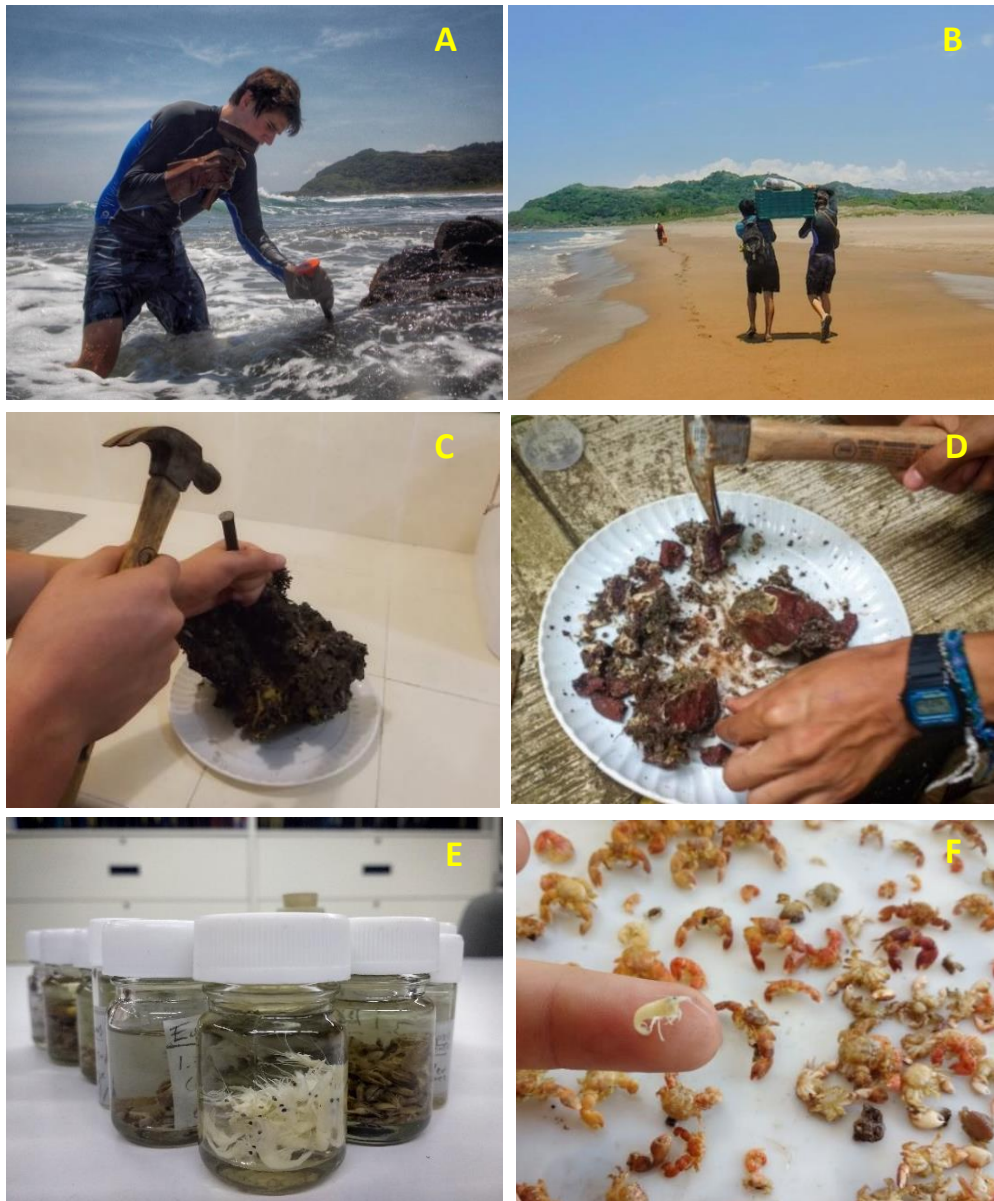


Figura 6. A) Desprendimiento de la bioconcrecencia con cincel y martillo, B) Muestras depositadas en cubetas con agua de mar para su traslado, C) Fragmentación de la roca, D) Extracción de invertebrados, E) Preservación en frascos con etanol al 70 %, F) Separación por morfotipos e identificación a nivel de especie.



Análisis estadísticos

Para analizar la abundancia y riqueza de moluscos y crustáceos se realizaron gráficas de dispersión con los datos obtenidos durante los muestreos. Se realizó la curva acumulativa de especies para observar el avance a lo largo del muestreo. En la curva se agregó una estimación que muestra el punto en el que se alcanza la fase asintótica de la curva, es decir, el momento en que se dejan de encontrar especies nuevas. Dicha estimación se calculó en el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013), donde se utilizan los métodos no paramétricos descritos en Colwell *et al.* (2012).

Para estimar los valores de diversidad se calcularon diferentes índices:

Índice de diversidad de Shannon (1949) (H')

$$H' = \sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N}\right) \log_2 \left(\frac{n_i}{N}\right)$$

Donde:

S = número de especies.
 n_i = abundancia de cada especie.
N = abundancia total.

Diversidad máxima (H' max)

$$H' \text{ max} = \log_2 S$$

Donde:

S = número total de especies.

Índice de Margalef (1958) (d)

$$d = \frac{(S - 1)}{\ln N}$$

Donde:

S = número total de especies.
N = abundancia total.

Índice de dominancia de Simpson (1949) (D)

$$D = \sum \left(\frac{n_i}{N}\right)^2$$

Donde:

n_i = abundancia de cada especie.
N = abundancia total.

Índice de equidad de Pielou (1975) (J')

$$J' = \frac{H'}{H' \text{ max}}$$

Donde:

H' = índice de diversidad de Shannon.
S = número total de especies.



Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) en el programa Statistica (StatSoft, Inc., 2007) con pruebas post-hoc (prueba de Tukey HSD) en los casos necesarios para reconocer cambios significativos a lo largo de los muestreos y se calcularon los índices de similitud de Bray-Curtis (1957) y Sørensen (1948) para comparar la composición de especies entre los diferentes meses.

Posteriormente, utilizando el análisis de asociación de Olmstead-Tukey (1947), se determinó la presencia de especies dominantes, comunes, raras e indicatoras, mediante la representación gráfica de los datos de abundancia y frecuencia de aparición ($\log + 1$) para cada especie. Finalmente, se compararon los valores de abundancia y riqueza de cada especie por medio de un análisis jerárquico cluster, utilizando el método de Ward (1963) con distancias euclidianas en el programa Past 3.08 (Hammer *et al.*, 2001), para encontrar posibles asociaciones entre especies y entre meses de muestreo.



RESULTADOS

En este estudio se obtuvo un total de 6,403 organismos, de los cuales 2,736 (42.7 %) pertenecieron al phylum Mollusca y 3,667 (57.3 %) al subphylum Crustacea. En total se encontraron 36 especies de moluscos distribuidas en 34 géneros, 26 familias, 16 órdenes y tres clases y 46 especies de crustáceos distribuidas en 38 géneros, 28 familias, cinco órdenes y dos clases (Tabla 1).

Tabla 1. Lista taxonómica de las especies de moluscos y crustáceos de la playa rocosa de Balzapote, Veracruz, México.

Phylum Mollusca

Clase Gastropoda Cuvier, 1795

Subclase Patellogastropoda Lindberg, 1986

Superfamilia Eoacmaeidea Nakano y Ozawa, 2007

Familia Eoacmaeidae Nakano y Ozawa, 2007

Género *Eoacmaea* Nakano y Ozawa, 2007

***Eoacmaea pustulata* (Helbling, 1779)**

Superfamilia Patelloidea Rafinesque, 1815

Familia Patellidae Rafinesque, 1815

Género *Patella* Linnaeus, 1758

***Patella* sp.**

Subclase Vetigastropoda Salvini-Plawen, 1980

Orden Lepetellida Moskalev, 1971

Superfamilia Fissurelloidea J. Fleming, 1822

Familia Fissurellidae J. Fleming, 1822

Subfamilia Diodorinae Odhner, 1932

Género *Diodora* Gray, 1821

***Diodora cayenensis* (Lamarck, 1822)**

Subfamilia Fissurellinae J. Fleming, 1822

Género *Fissurella* Bruguière, 1789

***Fissurella rosea* (Gmelin, 1791)**

Subclase Caenogastropoda Cox, 1960

Orden Littorinimorpha Golikov y Starobogatov, 1975

Superfamilia Littorinoidea Children, 1834

Familia Littorinidae Children, 1834

Subfamilia Littorininae Children, 1834

Género *Echinolittorina* Habe, 1956

***Echinolittorina meleagris* (Potiez y Michaud, 1838)**

Superfamilia Truncatelloidea Gray, 1840

Familia Caecidae Gray, 1850

Género *Caecum* J. Fleming, 1813

***Caecum circumvolutum* de Folin, 1867**



Superfamilia Vanikoroidea Gray, 1840
Familia Eulimidae Philippi, 1853
Género *Vitreolina* Monterosato, 1884
***Vitreolina* sp.**

Orden Caenogastropoda Cox, 1960
Superfamilia Cerithioidea J. Fleming, 1822
Familia Planaxidae Gray, 1850
Subfamilia Fossarinae A. Adams, 1860
Género *Fossarus* Philippi, 1841
***Fossarus orbigny* P. Fischer, 1864**

Superfamilia Triphoroidea Gray, 1847
Familia Cerithiopsidae H. Adams y A. Adams, 1853
Género *Cerithiopsis* Forbes y Hanley, 1850
***Cerithiopsis* sp.**

Superfamilia Epitonioidea Berry, 1910
Familia Epitoniidae Berry, 1910
Género *Epitonium* Röding, 1798
***Epitonium albidum* (d'Orbigny, 1842)**

Orden Neogastropoda Wenz, 1938
Superfamilia Buccinoidea Rafinesque, 1815
Familia Columbelloidea Swainson, 1840
Género *Costoanachis* Sacco, 1890
***Costoanachis avara* (Say, 1822)**
Género *Mitrella* Risso, 1826
***Mitrella ocellata* (Gmelin, 1791)**

Superfamilia Muricoidea Rafinesque, 1815
Familia Muricidae Rafinesque, 1815
Subfamilia Ergalataxinae Kuroda, Habe & Oyama, 1971
Género *Morula* Schumacher, 1817
***Morula nodulosa* (C. B. Adams, 1845)**
Subfamilia Rapaninae Gray, 1853
Género *Stramonita* Schumacher, 1817
***Stramonita rustica* (Lamarck, 1822)**

Superfamilia Mitroidea Swainson, 1831
Familia Mitridae Swainson, 1831
Subfamilia Mitrinae Swainson, 1831
Género *Neotiara* Fedosov, Herrmann, Kantor & Bouchet, 2018
***Neotiara nodulosa* (Gmelin, 1791)**

Superfamilia Conoidea J. Fleming, 1822
Familia Terebridae Mörch, 1852
Género *Impages* E. A. Smith, 1873
***Impages salleana* (Deshayes, 1859)**

Subclase Heterobranchia Burmeister, 1837
Infraclasse Euthyneura Johann Wilhelm Spengel, 1881
Superorden Nudipleura Wägele y Willan, 2000
Orden Nudibranchia Cuvier, 1817



-
- Suborden Cladobranchia Willan y Morton, 1984
Superfamilia Aeolidioidea Gray, 1827
Familia Facelinidae Bergh, 1889
Género *Learchis* Bergh, 1896
***Learchis poica* (Ev. Marcus y Er. Marcus, 1960)**
Género *Phidiana* Gray, 1850
***Phidiana lynceus* Bergh, 1867**
Superfamilia Dendronotoidea Allman, 1845
Familia Dotidae Gray, 1853
Género *Doto* Oken, 1815
***Doto chica* Ev. Marcus y Er. Marcus, 1960**
Superorden Pylopulmonata Teasdale, 2017
Superfamilia Pyramidelloidea Gray, 1840
Familia Pyramidellidae Gray, 1840
Subfamilia Turbonillinae Bronn, 1849
Género *Turbonilla* Risso, 1826
***Turbonilla* sp.**
- Clase Bivalvia
Subclase Pteriomorpha Beurlen, 1944
Orden Arcida Gray, 1854
Superfamilia Arcoidea Lamarck, 1809
Familia Arcidae Lamarck, 1809
Género *Arca* Linnaeus, 1758
***Arca imbricata* Bruguière, 1789**
Género *Barbatia* Gray, 1842
***Barbatia candida* (Helbling, 1779)**
***Barbatia domingensis* (Lamarck, 1819)**
Género *Fugleria* Reinhart, 1937
***Fugleria tenera* (C. B. Adams, 1845)**
- Orden Mytilida Férussac, 1822
Superfamilia Mytiloidea Rafinesque, 1815
Familia Mytilidae Rafinesque, 1815
Subfamilia Brachidontinae F. Nordsieck, 1969
Género *Brachidontes*
***Brachidontes exustus* (Linnaeus, 1758)**
Subfamilia Lithophaginae H. Adams y A. Adams, 1857
Género *Leiosolenus* Carpenter, 1857
***Leiosolenus aristatus* (Dillwyn, 1817)**
***Leiosolenus bisulcatus* (d'Orbigny, 1853)**
Subfamilia Musculinae Iredale, 1939
Género *Musculus* Röding, 1798
***Musculus lateralis* (Say, 1822)**
- Orden Ostreida Férussac, 1822
Superfamilia Pterioidea Gray, 1847
Familia Pteriidae Gray, 1847
Género *Isognomon* Lightfoot, 1786
-



***Isognomon bicolor* (C. B. Adams, 1845)**

Subclase Heterodonta Neumayr, 1884
 Infraclase Euheterodonta Giribert y Distel, 2003
 Superorden Imparidentia Bieler, P. M. Mikkelsen y Giribert, 2014
 Orden Venerida Gray, 1854
 Superfamilia Ungulinoidea Gray, 1854
 Familia Ungulinidae Gray, 1854
 Género *Diplodonta* Bronn, 1831
***Diplodonta punctata* (Say, 1822)**
 Superfamilia Veneroidea Rafinesque, 1815
 Familia Veneridae Rafinesque, 1815
 Subfamilia Petricolinae d'Orbigny, 1840
 Género *Petricola* Lamarck, 1801
***Petricola* sp.**
 Orden Cardiida Ferussac, 1822
 Superfamilia Cardioidea Lamarck, 1809
 Familia Cardiidae Lamarck, 1809
 Subfamilia Trachycardiinae Stewart, 1930
 Género *Papyridea* Swainson, 1840
***Papyridea* sp.**
 Superfamilia Tellinoidea Blainville, 1814
 Familia Semelidae Stoliczka, 1870
 Género *Cumingia* Sowerby, 1833
***Cumingia lamellosa* G. B. Sowerby I., 1833**
 Orden Myida Stoliczka, 1870.
 Superfamilia Myoidea Lamarck, 1809
 Familia Myidae Lamarck, 1809
 Género *Sphenia* W. Turton, 1822
***Sphenia fragilis* (H. Adams y A. Adams, 1854)**
 Orden Adapedonta Cossmann y Peyrot, 1909
 Superfamilia Hiatelloidea Gray, 1824
 Familia Hiatellidae Gray, 1824
 Género *Hiatella* Bosc, 1801
***Hiatella* sp.**
 Clase Polyplacophora Gray, 1821
 Subclase Neoloricata Bergenhayn, 1955
 Orden Chitonida Thiele, 1909
 Suborden Acanthochitonina Bergenhayn, 1930
 Superfamilia Mopalioida Dall, 1889
 Familia Lepidochitonidae Iredale, 1914
 Subfamilia Lepidochitoninae Iredale, 1914
 Género *Lepidochitona* Gray, 1821
***Lepidochitona bullocki* García-Ríos, 2011** Phylum
 Arthropoda von Siebold, 1848
 Subphylum Crustacea Brünnich, 1772
 Clase Maxillopoda Dahl, 1956



-
- Subclase Thecostraca Gruvel, 1905
Infraclase Cirripedia Burmeister, 1834
Superorden Thoracica Darwin, 1854
Orden Sessilia Lamarck, 1818
Suborden Balanomorpha Pilsbry, 1916
Superfamilia Chthamaloidea Darwin, 1854
Familia Chthamalidae Darwin 1854
Subfamilia Chthamalinae Darwin, 1854
Género *Chthamalus* Ranzani, 1817
***Chthamalus fragilis* (Darwin, 1854)**
Superfamilia Balanoidea Leach, 1817
Familia Balanidae Leach, 1817
Subfamilia Megabalaninae Newman, 1979
Género *Megabalanus* Hoek, 1913
***Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758)**
- Clase Malacostraca Latreille, 1802
Subclase Eumalacostraca Grobben, 1892
Superorden Peracarida, Calman, 1904
Orden Amphipoda Latreille, 1816
Suborden Amphilochidea Boeck, 1871
Infraorden Amphilochida Boeck, 1871
Superfamilia Leucothoidea Dana, 1852
Familia Leucothoidae Dana, 1852
Género *Leucothoe* Leach, 1814
***Leucothoe* sp.**
- Suborden Senticaudata Lowry y Myers, 2013
Infraorden Corophiida Leach, 1814
Superfamilia Aoroidea Stebbing, 1899
Familia Aoridae Stebbing, 1899
Género *Bemlos* Shoemaker, 1925
***Bemlos* sp.**
- Superfamilia Caprelloidea Leach, 1814
Familia Caprellidae Leach, 1814
Subfamilia Caprellinae Leach, 1814
Género *Caprella* Lamarck, 1801
***Caprella equilibra* (Say, 1818)**
Familia Podoceridae Leach, 1814
Género *Podocerus* Leach, 1814
***Podocerus* sp.**
- Superfamilia Corophioidea Leach 1814
Familia Corophiidae Leach, 1814
Subfamilia Corophiinae Leach, 1814
Género *Americorophium* Bousfield y Hoover, 1997
***Americorophium* sp.**
Género *Apocorophium* Bousfield y Hoover, 1997
***Apocorophium* sp.**
-



Superfamilia Photoidea Boeck, 1871
Familia Photidae Boeck, 1871
Género *Gammaropsis* Lilljeborg, 1855
***Gammaropsis togoensis* (Schellenberg, 1925)**
Género *Latigammaropsis* Myers, 2009
***Latigammaropsis togoensis* (Schellenberg, 1925)**

Infraorden Hadziida S. Karaman, 1943
Superfamilia Hadzioidea S. Karaman, 1943
Familia Melitidae Bousfield, 1973
Género *Melita* Leach, 1814
***Melita nitida* (Smith, 1873)**

Familia Maeridae Krapp-Schickel, 2008
Género *Elasmopus* Costa, 1853
***Elasmopus levis* (S. I. Smith, 1873)**
***Elasmopus rapax* (Costa, 1853)**
***Elasmopus spinidactylus* (Chevreux, 1907)**

Género *Quadrimeaera* Krapp-Schickel y Ruffo, 2000
***Quadrimeaera miranda* (Ruffo, Krapp-Schickel y Gable, 2000)**
***Quadrimeaera* sp.**

Infraorden Talitrida Rafinesque, 1815
Superfamilia Talitroidea Rafinesque, 1815
Familia Hyalidae Bulyčeva, 1957
Subfamilia Hyalinae Hyalidae Bulyčeva, 1957
Género *Protohyale* Bousfield y Hendrycks, 2002
***Protohyale macrodactyla* (Stebbing, 1899)**

Orden Isopoda Latreille, 1817
Suborden Asellota Latreille, 1802
Superfamilia Janiroidea G.O. Sars, 1897
Familia Janiridae Sars, 1897
Género *Carpias* Richardson, 1902
***Carpias* sp.**

Familia Joeropsididae Nordenstam, 1933
Género *Joeropsis* Koehler, 1885
***Joeropsis rathbunae* (Richardson, 1902)**

Suborden Cymothoida Wägele, 1989
Superfamilia Cymothooidea Leach, 1814
Familia Cirolanidae Dana, 1852
Género *Colopisthus* Richardson, 1902
***Colopisthus parvus* (Richardson, 1902)**

Familia Corallanidae Hansen, 1890
Género *Excorallana* Stebbing, 1904
***Excorallana sexticornis* (Richardson, 1901)**
***Excorallana tricornis* (Hansen, 1890)**

Suborden Sphaeromatidea Wägele, 1989
Superfamilia Sphaeromatoidea Latreille, 1825
Familia Sphaeromatidae Latreille, 1825



Género *Dynamenella* Kensley, 1984
***Dynamenella* sp.**

Orden Tanaidacea Dana, 1849
Suborden Tanaidomorpha Sieg, 1980
Superfamilia Tanaidoidea Nobili, 1906
Familia Tanaididae Nobili, 1906
Subfamilia Pancolinae Sieg, 1980
Género *Zeuxo* Templeton, 1840
***Zeuxo coralensis* (Sieg, 1980)**

Superfamilia Paratanaoidea Lang, 1949
Familia Leptocheliidae Lang, 1973
Subfamilia Leptocheliinae Lang, 1973
Género *Alloleptochelia* Dana, 1849
***Alloleptochelia longimana* (Shiino, 1963)**

Género *Chondrochelia* Gutu, 2016
***Chondrochelia ortizi* (Jarquín-González, 2016)**

Superorden Eucarida Calman, 1904
Orden Decapoda Latreille, 1802
Suborden Pleocyemata Burkenroad, 1963
Infraorden Anomura MacLeay, 1838
Superfamilia Galattheoidea Samouelle, 1819
Familia Porcellanidae Haworth, 1825
Género *Clastocheilus* Haig, 1957
***Clastocheilus nodosus* (Streets, 1872)**

Género *Megalobrachium* Stimpson, 1858
***Megalobrachium soriatum* (Say, 1818)**

Género *Neopisosoma* Haig, 1960
***Neopisosoma angustifrons* (Benedict, 1901)**

Género *Pachycheles* Stimpson, 1858
***Pachycheles monilifer* (Dana, 1852)**

Género *Petrolisthes* Haig, 1962
***Petrolisthes jugosus* (Streets, 1872)**

Infraorden Brachyura Latreille, 1802
Superfamilia Majoidea Samouelle, 1819
Familia Epialtidae MacLeay, 1838
Género *Acanthonyx* Latreille, 1828
Acanthonyx petiverii (H. Milne Edwards, 1834)

Familia Mithracidae MacLeay, 1838
Género *Omalacantha* Streets, 1871
***Omalacantha antillensis* (Rathbun, 1920)**

Superfamilia Xanthoidea MacLeay, 1838
Familia Mennipidae Ortmann, 1893
Género *Eriphia* Latreille, 1817
***Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781)**

Familia Panopeidae Ortmann, 1893
Género *Eurypanopeus* A. Milne-Edwards, 1880



***Eurypanopeus ater* (Rathbun, 1930)**
Género *Panopeus* H. Milne Edwards, 1834
***Panopeus occidentalis* (Saussure, 1857)**
***Panopeus* sp. 1**
***Panopeus* sp. 2**
Superfamilia Eriphioidea MacLeay, 1838
Familia Oziidae Dana, 1851
Género *Ozius* H. Milne Edwards, 1834
***Ozius reticulatus* (Desbonne y Schramm, 1867)**
Superfamilia Pilumnoidea Samouelle, 1819
Familia Pilumnidae Samouelle, 1819
Género *Pilumnus* Leach, 1816
***Pilumnus sayi* (Rathbun, 1897)**
Superfamilia Grapsoidea MacLeay, 1838
Familia Grapsidae MacLeay, 1838
Género *Pachygrapsus* Randall, 1840
***Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850)**
Infraorden Caridea Dana, 1852
Superfamilia Alpheoidea Rafinesque, 1815
Familia Alpheidae Rafinesque, 1815
Género *Alpheus* Fabricius, 1798
***Alpheus bouvieri* (A. Milne-Edwards, 1878)**
***Alpheus malleator* (Dana, 1852)**
Género *Synalpheus* S. Bate, 1888
***Synalpheus curacaoensis* (Schmitt, 1924)**
***Synalpheus fritzmulleri* (Coutière, 1909)**
Familia Lysmatidae Dana, 1852
Género *Lysmata* Risso, 1816
***Lysmata wurdemanni* (Gibbes, 1850)**



Abundancia

En este estudio se registró un total de 6,403 individuos, de los cuales, 2,736 (42.7 %) correspondieron al phylum Mollusca y 3,667 (57.3 %) al subphylum Crustacea. En el caso de los moluscos, la mayor parte de la abundancia total fue debida a la clase Bivalvia (2,123 organismos; 78 %), seguido por la clase Gastropoda (532 organismos; 19 %) y la clase Polyplacophora (81 organismos; 3 %) (Fig. 7). En contraste, las especies del subphylum Crustacea se distribuyeron únicamente en dos clases; Hexanauplia (tres organismos; 0.1 %) y Malacostraca (3,664 organismos; 99 %).

Comparando el número de órdenes en los que se clasifican los organismos, en el phylum Mollusca fue posible reconocer 16 órdenes, de los cuales, los más abundantes fueron Ostreida (1,432 organismos; 52.4 %), Mytilida (504 organismos; 18.42 %), Caenogastropoda (149 organismos; 5.45 %), Neogastropoda (146 organismos; 5.34 %) y Littorinimorpha (145 organismos; 5.3 %). El porcentaje restante (13.09 %) correspondió a los individuos distribuidos en los órdenes Chitonida, Myida, Arcida, Lepetellida, Veneroida, Nudibranchia, Patellogastropoda, Archaeogastropoda, Heterostropha, Cardiida y Adapedonta (Fig. 8a).

Por otro lado, dentro del subphylum Crustacea los organismos se clasificaron en cinco órdenes, de los cuales, la mayor proporción de individuos perteneció al orden Decapoda (1,675 organismos; 46 %), seguido por los órdenes Amphipoda (1,030 organismos; 28 %), Tanaidacea (852 organismos; 23 %), Isopoda (107 organismos; 3 %) y Sessilia (tres organismos; 0.1 %) (Fig. 8b).

Es importante destacar que, aunque existieron diferencias en cuanto al número de clases y órdenes en los que se distribuyeron las especies de moluscos y crustáceos, el número de familias representadas en el estudio resultó ser casi idéntico en ambos casos: 26 familias de moluscos y 28 familias de crustáceos (Figs. 9 a, b). Este mismo resultado también se puede reconocer al comparar el número de géneros encontrado para ambos grupos, pues de los 72 géneros en total, 34 pertenecieron al phylum Mollusca y 38 al subphylum Crustacea.



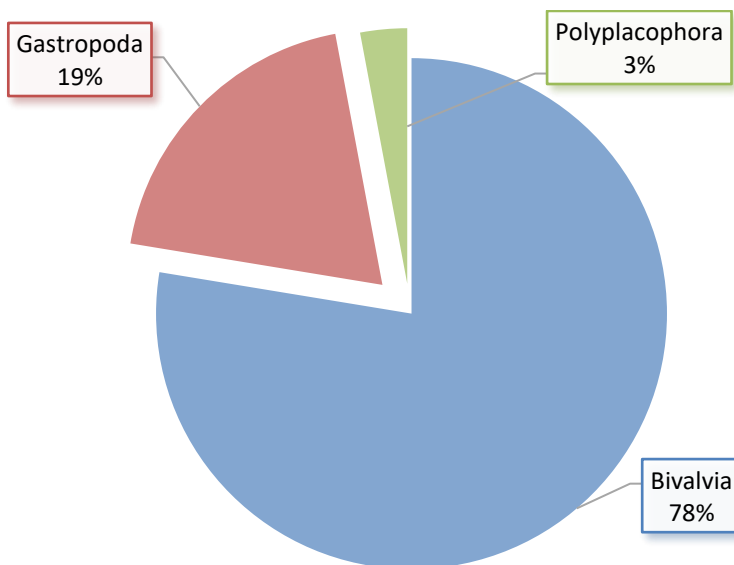


Figura 7. Abundancia total de moluscos por clase.

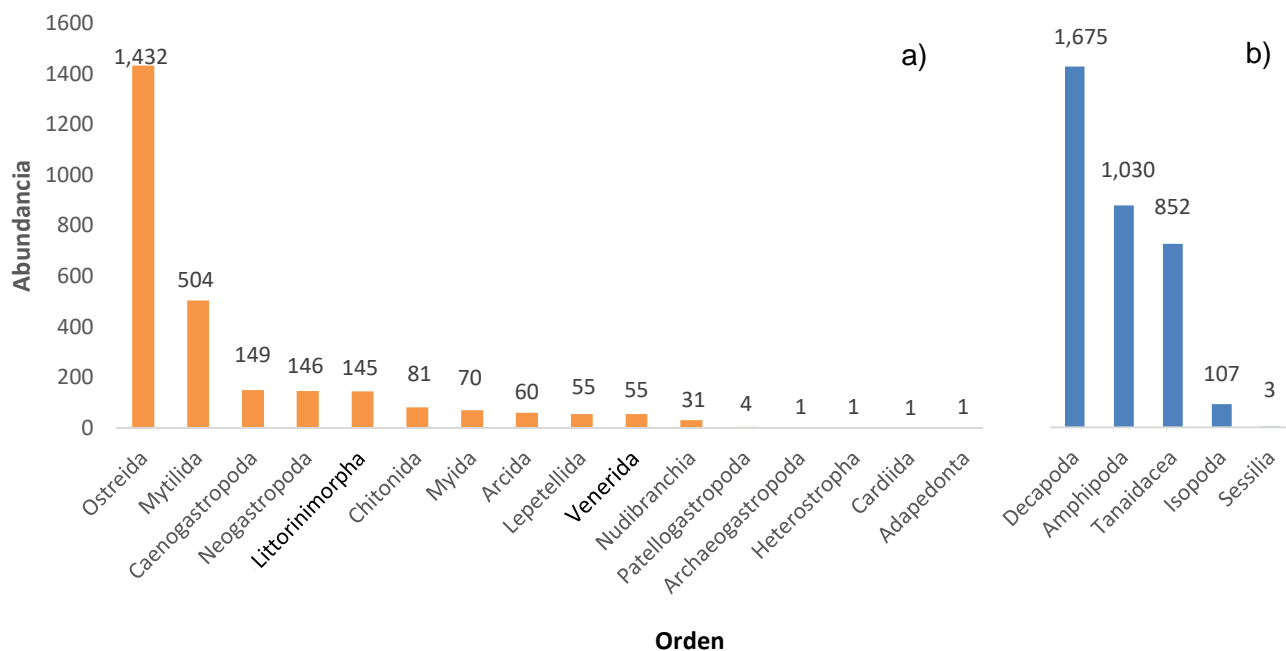


Figura 8. Abundancia total de organismos por orden: a) moluscos, b) crustáceos.



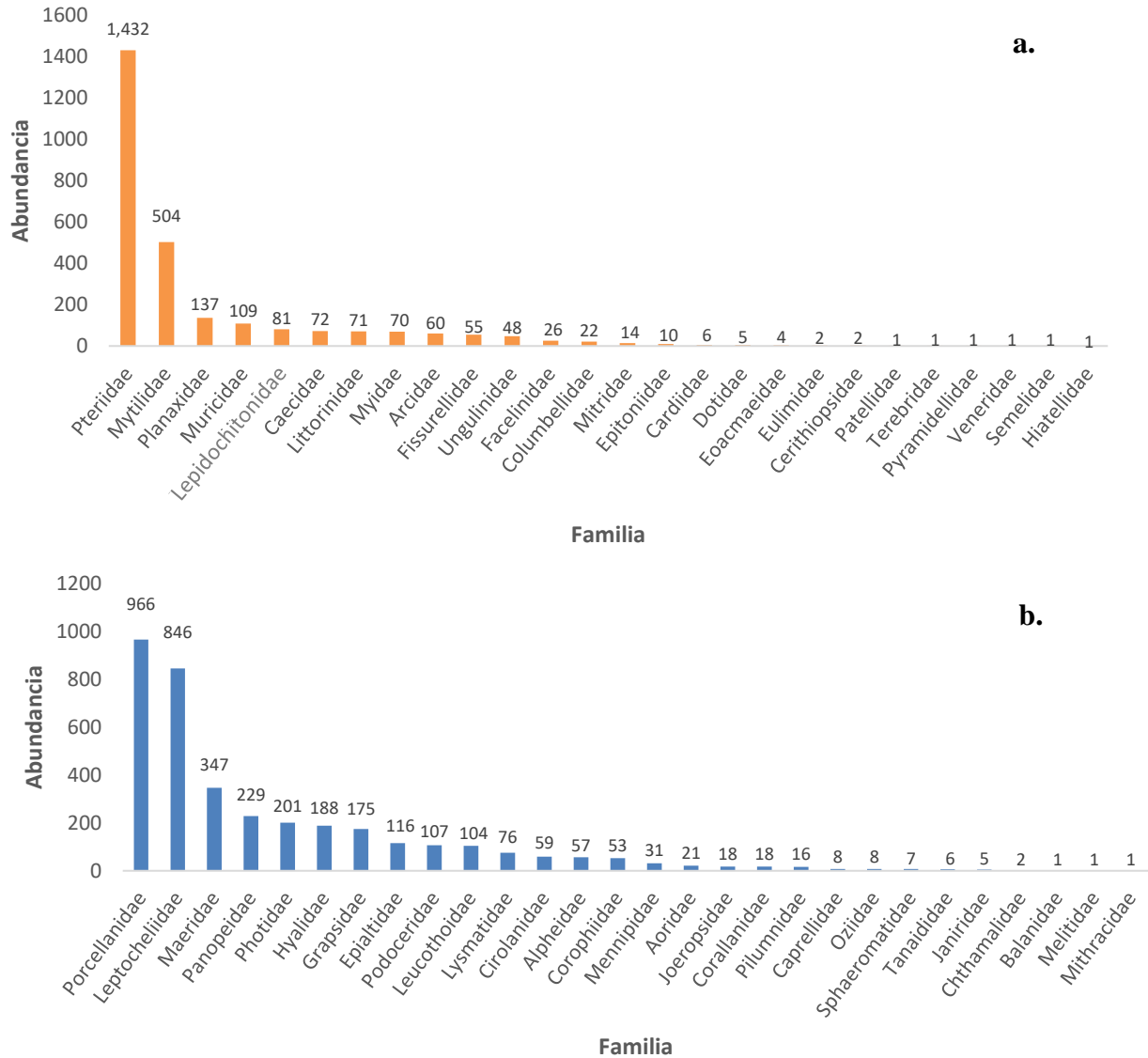


Figura 9. Abundancia total de organismos por familia: a) moluscos, b) crustáceos.

Las familias más abundantes de moluscos fueron: Pteriidae, Mytilidae, Planaxidae y Acanthochitonidae; mientras que entre los crustáceos abundaron los miembros de las familias Porcellanidae, Leptocheliidae, Maeridae, Panopeidae, Photidae, Hyalidae y Grapsidae, las cuales en conjunto representaron más de 80 % de la abundancia total observada.



Ochenta por ciento de la abundancia total de moluscos se debió solo a seis especies: *I. bicolor* (1,432 org; 52 %), *B. exustus* (394 org; 14 %), *F. orbigny* (137 org; 5 %), *S. rustica* (107 org; 4 %), *L. bullocki* (81 org; 3 %) y *C. circumvolutum* (72 org; 3 %). Las 30 especies faltantes sumaron, en conjunto, el porcentaje restante (20 %). En el grupo de los crustáceos, 80 % de la abundancia total se debió a solo 12 de las 46 especies encontradas: *N. angustifrons* (880 org; 24 %), *A. longimana* (722 org; 20 %), *E. spinidactylus* (207 org; 6 %), *P. macrodactyla* (188 org; 5 %), *P. transversus* (175 org; 5 %), *L. togoensis* (131 org; 4 %), *E. ater* (125 org; 3 %), *C. ortizi* (124 org; 3 %), *A. petiverii* (116 org; 3 %), *Podocerus* sp. (107 org; 3 %), *Leucothoe* sp. (104 org; 3 %) y *Panopeus* sp. 1 (77 org; 2 %). Las 34 especies faltantes reunieron el porcentaje de la abundancia restante (20 %) (Anexo III).

Es importante notar que, a lo largo de los cuatro muestreos, el número de individuos del subphylum Crustacea siempre se mantuvo por arriba del phylum Mollusca, aunque ambos presentaron variaciones a lo largo del tiempo. Durante el periodo comprendido entre junio y agosto de 2017 se registró una disminución en el número de organismos pertenecientes a ambos grupos. Aunque la diferencia entre estos siempre se mantuvo, en promedio, con 233 crustáceos por arriba de los moluscos, el mes de febrero se caracterizó por presentar la mayor abundancia para ambos grupos y por casi igualarse en número (1,175 crustáceos y 1,102 moluscos). En contraste, durante abril se registraron los niveles más bajos de abundancia para ambos grupos (729 crustáceos y 368 moluscos) (Fig. 10).

Aunque se registraron fluctuaciones en los valores de abundancia total a lo largo de los muestreos, los resultados del análisis de varianza indican que no existen diferencias significativas en cuanto a dichos datos. Puesto que, en la gráfica los intervalos de confianza al 95 % para cada promedio de abundancia (a. Moluscos; b. Crustáceos) se traslapan entre sí, indican que no existen diferencias significativas entre los valores de abundancia a lo largo del estudio (Fig. 11). Es decir, la abundancia siempre se mantuvo constante (Anexo VI).

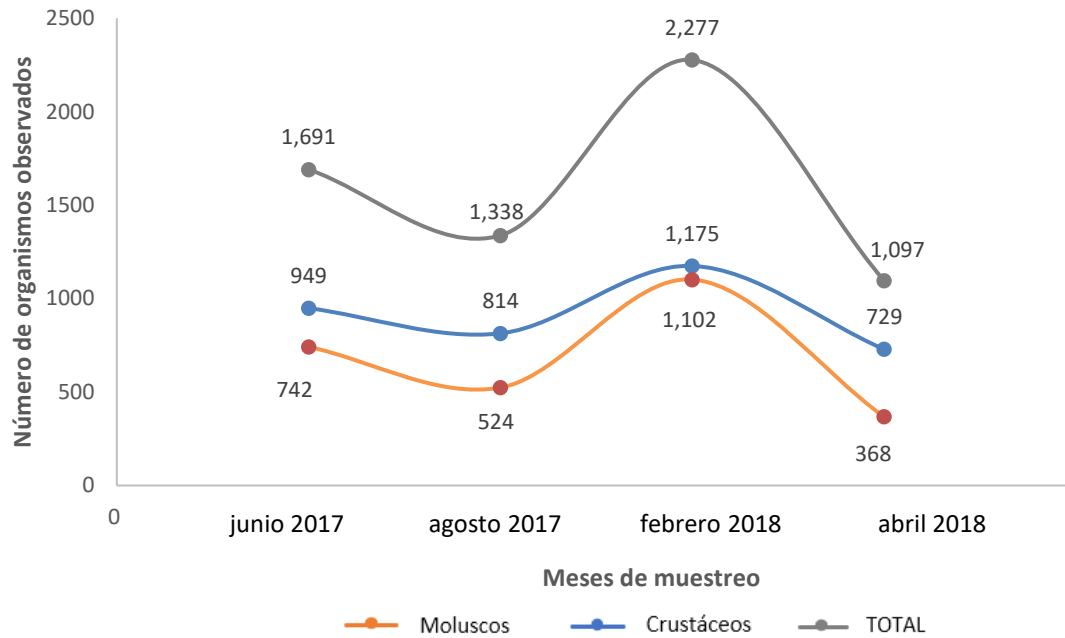


Figura 10. Número total de organismos observados por muestreo.

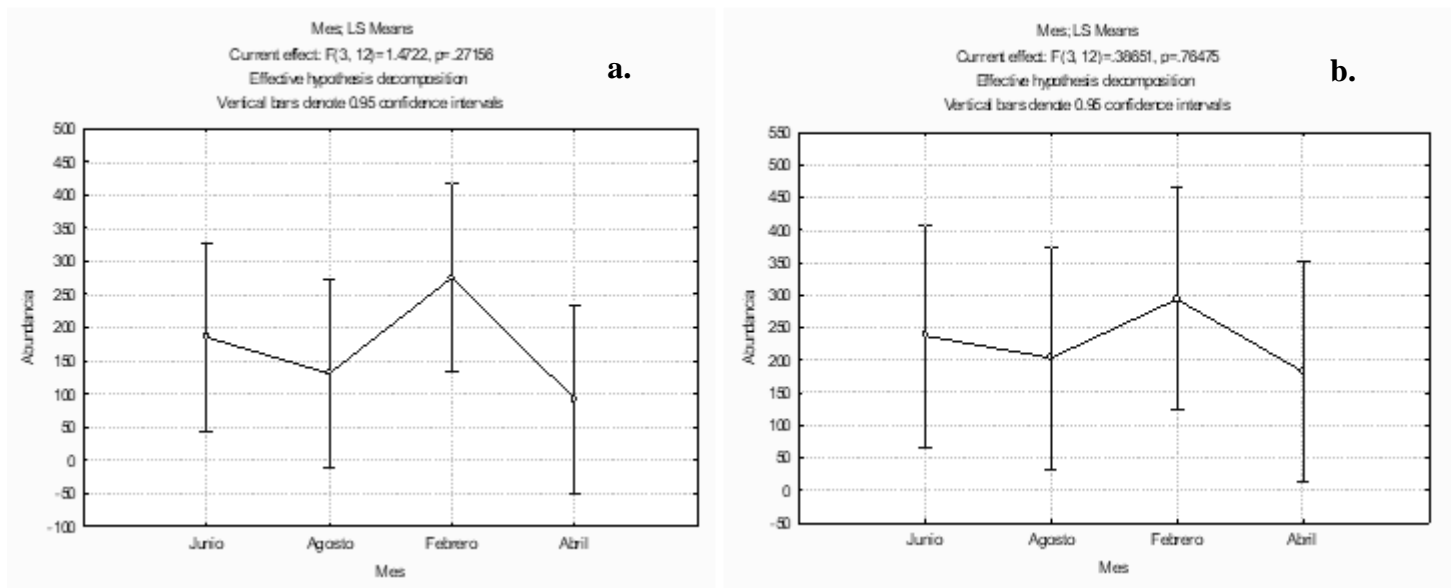


Figura 11. Abundancia promedio durante los meses de muestreo: a) moluscos, b) crustáceos.



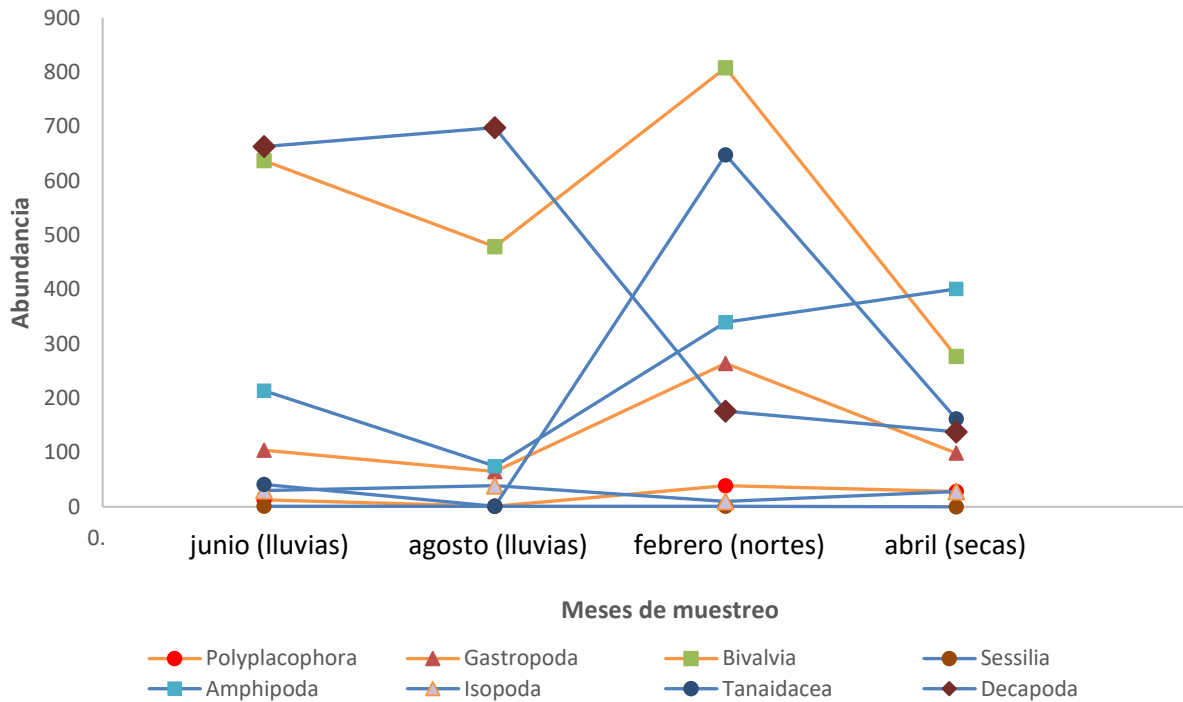


Figura 12. Variación de la abundancia de las clases de moluscos y órdenes de crustáceos.

Los cambios en el número de organismos se representaron gráficamente (Fig. 12) para las tres clases de moluscos y los cinco órdenes de crustáceos presentes en el estudio, dando como resultado curvas con variaciones a lo largo del tiempo. Todas las clases de moluscos (señaladas con una línea naranja) mostraron una tendencia oscilatoria similar, pues independientemente del número de organismos observados en el primer muestreo, este se redujo ligeramente en el segundo mes (lluvias), volvió a aumentar en el tercero (nortes) y nuevamente disminuyó en el cuarto (secas).

En contraste, los órdenes de crustáceos (señalados con líneas azules) presentaron cambios diferentes entre sí. Por un lado, el orden Tanaidacea, tuvo una tendencia oscilatoria similar a la de los moluscos, pero con valores más contrastantes, marcando una curva con niveles bajos en los dos primeros muestreos que se elevaron abruptamente en febrero (nortes). Dicha tendencia fue presentada también por los órdenes Amphipoda e Isopoda, aunque con valores relativamente bajos. Estos tres órdenes se agruparon en el superorden Peracarida. El orden Decapoda presentó una variación totalmente inversa, pues a pesar de que este grupo comenzó siendo el más abundantes durante el primero y segundo muestreos (lluvias), en febrero (nortes) se notó una repentina disminución que continuó hasta el último muestreo (secas). Finalmente, el orden Sessilia presentó un solo individuo durante los primeros tres muestreos (junio,



agosto y febrero), mientras que el último (abril) se caracterizó por la ausencia total de organismos pertenecientes a dicho orden.

Riqueza

En este estudio se encontró un total de 82 especies, de las cuales 36 correspondieron al phylum Mollusca y se distribuyeron en 34 géneros, 26 familias, 16 órdenes y tres clases. Las otras 46 especies, que correspondieron al subphylum Crustacea, se agruparon en 38 géneros, 28 familias, cinco órdenes y dos clases. Las familias de moluscos con mayor número de especies fueron Arcidae y Mytilidae con cuatro especies cada una y, en el caso de los crustáceos, las familias Maeridae y Porcellanidae, con cinco especies, así como Panopeidae y Alpheidae, con cuatro especies cada una (Anexo IV).

Las curvas acumulativas de especies muestran un constante aumento que, finalmente, alcanza la fase asintótica de la curva (Fig. 13). Los puntos 1, 2, 3 y 4 corresponden a junio, agosto, febrero y abril, respectivamente. Además, se muestran los puntos 5, 6 y 7, correspondientes a la riqueza estimada en tres muestreos posteriores. La extrapolación muestra que aun aumentando el esfuerzo de muestreo, se encontrarían pocas especies que no han sido registradas, dos en crustáceos y tres en moluscos. Por otro lado, se observaron algunas variaciones en los valores de riqueza a lo largo del tiempo. Los moluscos presentaron 22 especies en los dos primeros muestreos y 23 en los últimos dos. Los crustáceos iniciaron con 27 especies en junio, 24 en agosto y 29 en febrero y abril (Fig. 14).



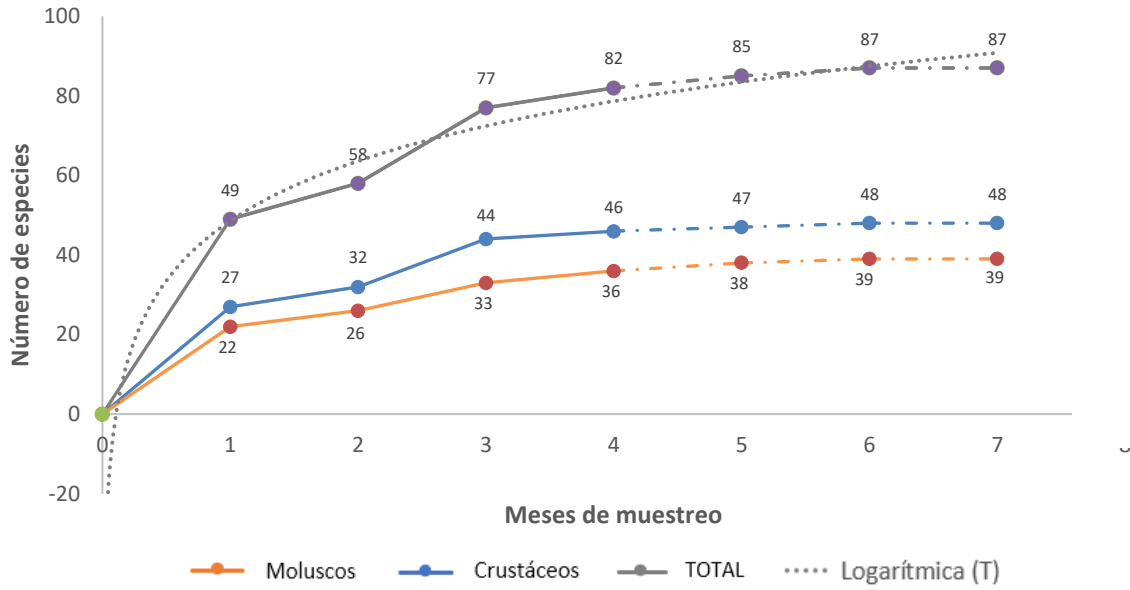


Figura 13. Curva acumulativa de especies de: crustáceos, moluscos y total.

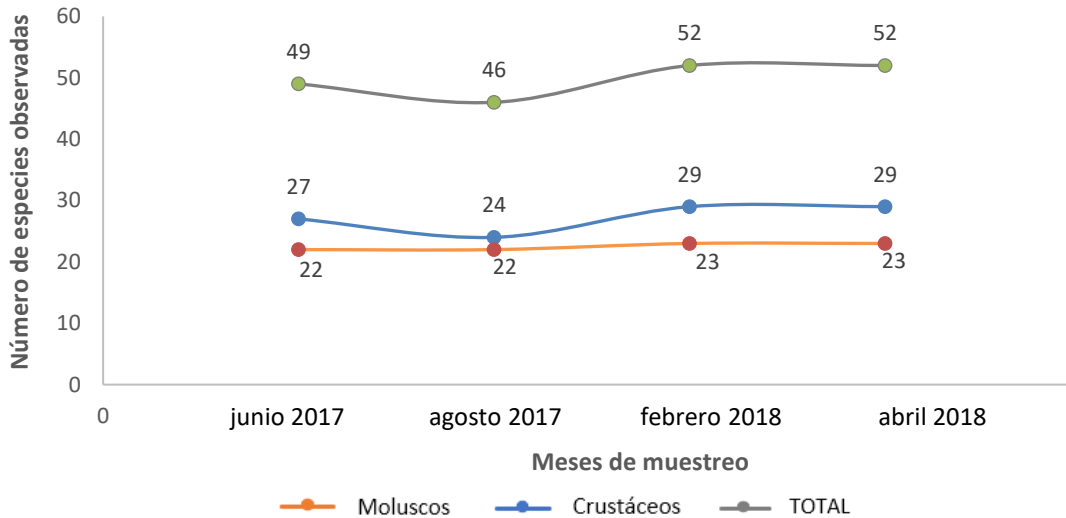


Figura 14. Riqueza total (S) encontrada en cada muestreo de: crustáceos, moluscos y total.

Para determinar si la variación en los valores de riqueza observados es considerada estadísticamente significativa, se aplicó un análisis de varianza de una vía en los valores promedio de la riqueza de cada muestreo, el cual mostró diferencias significativas en los dos casos (ANOVA; moluscos, $F = 4.968$, $p = 0.018$; crustáceos, $F = 4.704$, $p = 0.021$; Fig. 15; ANEXO VI).



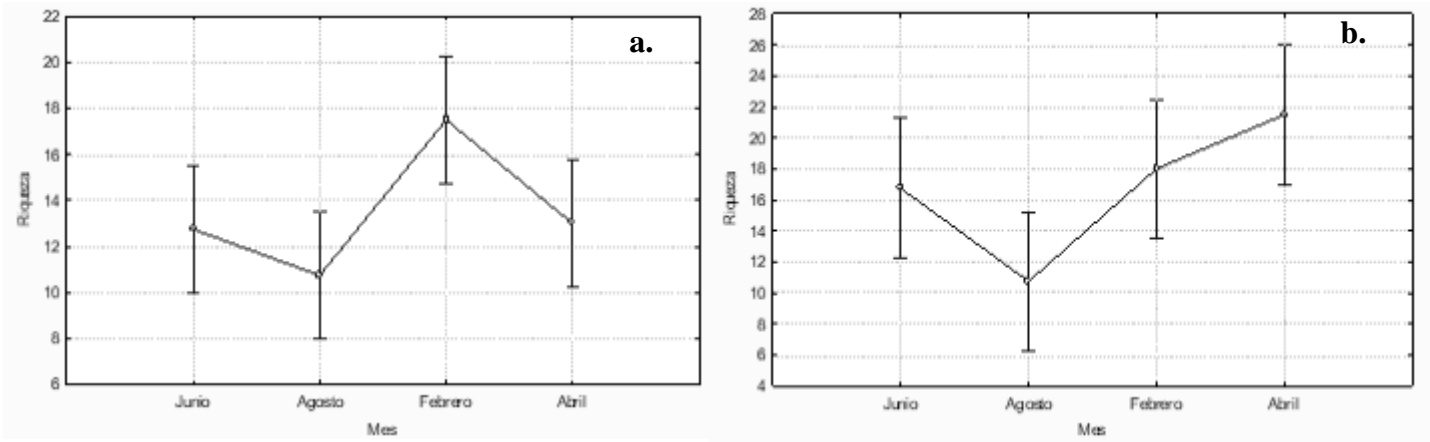


Figura 15. Riqueza promedio encontrada por meses de muestreo: a) moluscos, b) crustáceos.

Diversidad

Los valores de diversidad obtenidos para todo el estudio indican que la playa de Balzapote, Veracruz presentó una diversidad media, pues el índice de Shannon dio como resultado $H' = 1.93$ en el caso de los moluscos y $H' = 2.76$ para los crustáceos. Este valor, al igual que la abundancia y la riqueza, varió para ambos grupos a lo largo del tiempo. Por un lado, la diversidad de Shannon osciló, en el caso de los moluscos, entre 1.36 y 2.03 y en crustáceos, entre 1.9 y 2.77. Esto indica que, como se había visto antes en los resultados de abundancia y riqueza, la diversidad de crustáceos se mantuvo por arriba de la diversidad de moluscos, a excepción de lo que sucedió en febrero, donde el índice de diversidad de Shannon fue exactamente el mismo ($H' = 2.0$) para ambos grupos. Los valores calculados de diversidad máxima ascendieron hasta 3.58 para moluscos y 3.83 para crustáceos (Tabla 2). En lo que a equidad se refiere, los valores del índice de Pielou (J') se mantuvieron entre 0.44 y 0.65 en moluscos y 0.58 y 0.82 en crustáceos. Agosto y febrero se caracterizaron por presentar valores iguales de equidad en crustáceos (Fig. 16). El índice de dominancia de Simpson se mantuvo siempre por debajo de 0.5. En general este valor se mantuvo constante para ambos grupos taxonómicos, pero el índice de dominancia de moluscos siempre fue igual o más alto que para crustáceos durante todos los muestreos. El índice de Margalef (d) mostró valores constantes para moluscos, de 3.14 a 3.72, mientras que para crustáceos se registraron variaciones de 3.43 hasta 7.79 (Fig. 17).



Tabla 2. Número total de especies (S), abundancia total (N), índice de diversidad de Shannon (H'), diversidad máxima (H'max), índice de Margalef (d), índice de dominancia de Simpson (D), índice de equidad de Pielou (J').

	S	N	H'	H'max	d	D	J'
Moluscos	36	2,736	1.93	3.58	4.42	0.30	0.54
junio	22	742	1.64	3.09	3.18	0.32	0.53
agosto	22	524	1.36	3.09	3.35	0.49	0.44
febrero	23	1102	2.0	3.14	3.14	0.25	0.64
abril	23	368	2.03	3.14	3.72	0.28	0.65
Crustáceos	46	3,667	2.76	3.83	5.48	0.11	0.72
junio	27	949	1.92	3.30	7.79	0.30	0.58
agosto	24	814	1.90	3.18	3.43	0.27	0.60
febrero	29	1175	2.0	3.37	3.96	0.25	0.60
abril	29	729	2.77	3.37	4.25	0.09	0.82

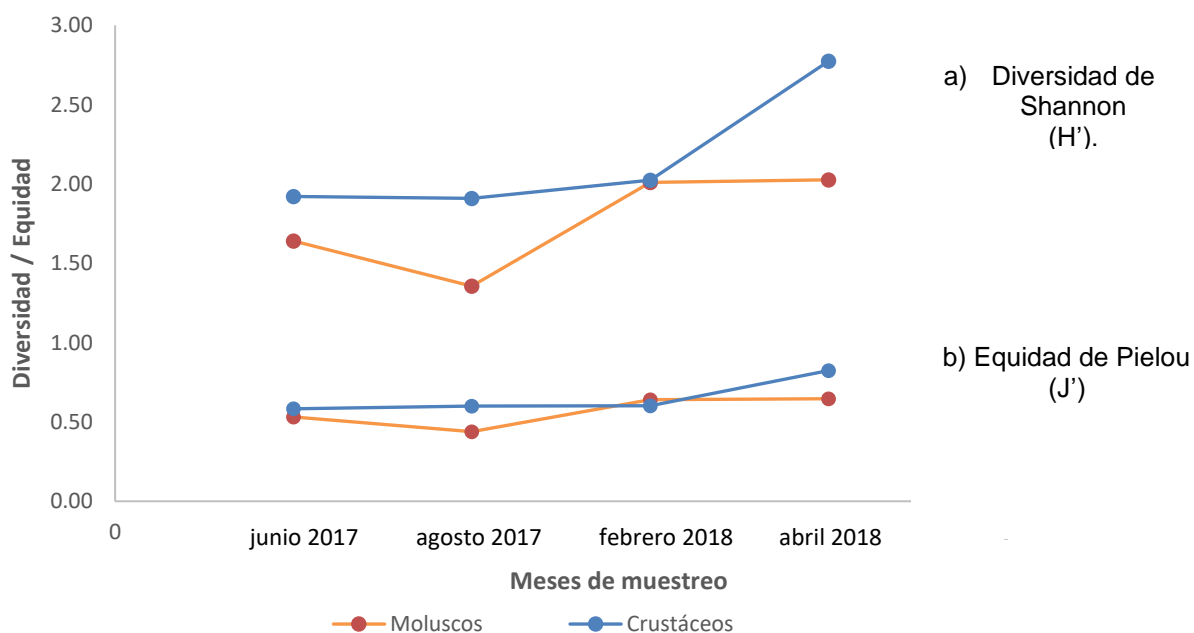


Figura 16. Variación de diversidad: a) Índice de diversidad de Shannon (H') y b) equidad de Pielou (J').



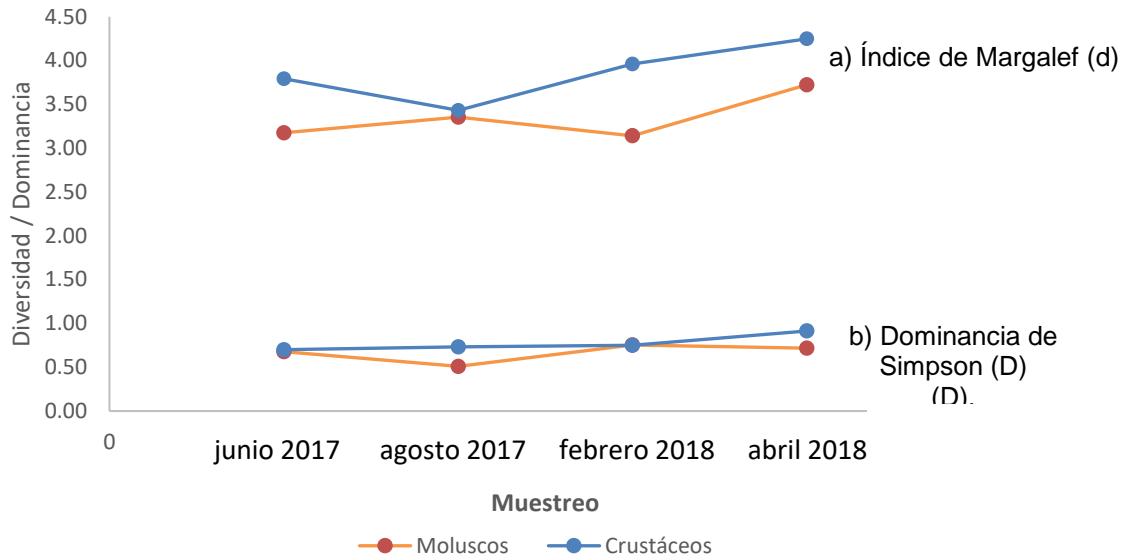


Figura 17. Variación de diversidad: a) Índice de Margalef (d) y b) índice de dominancia de Simpson (D).

Estacionalidad y recambio de especies

Pese a que tanto la riqueza como la abundancia promedio mostraron en general, valores constantes a lo largo del estudio, hubo un fuerte recambio de especies durante el mismo. En la tabla 3 se puede observar la comparación de composición específica entre todos los muestreos en cada grupo taxonómico. En la sección de moluscos el número de especies compartidas va desde 13 a 18, siendo agosto y abril los meses menos similares y junio y agosto los que más especies comparten. Los valores de similitud de Sørensen (L) y Bray-Curtis ($B-C$) coinciden con este resultado, pues dichos meses corresponden a los porcentajes más bajos y más altos, respectivamente ($L=0.577$, $B-C=0.567$ y $L=0.818$, $B-C=0.778$).

En el caso de los crustáceos, se presenta un rango más amplio con respecto a los observados en los moluscos, pues el número de especies compartidas entre los muestreos va desde 11 hasta 24. Esto se observa nuevamente con los índices de similitud de Sørensen, que van de 0.415 hasta 0.827 y de Bray-Curtis, donde los valores están entre 0.071 y 0.693. El índice de similitud más bajo corresponde a la comparación de agosto y febrero (lluvias y nortes) y el más alto a febrero y abril ($L=0.415$, $B-C=0.071$ y $L=0.827$, $B-C=0.508$, respectivamente).



Tabla 3. Especies compartidas entre muestreos, índices de similitud de Sørensen y Bray-Curtis.

	Primera muestra	Segunda muestra	Especies compartidas	Sørensen (L)	Bray-Curtis (B-C)
Moluscos	1	2	18	0.818	0.778
	1	3	15	0.666	0.701
	1	4	14	0.622	0.509
	2	3	16	0.711	0.596
	2	4	13	0.577	0.567
	3	4	17	0.739	0.461
Crustáceos	1	2	19	0.745	0.693
	1	3	17	0.607	0.121
	1	4	17	0.607	0.165
	2	3	11	0.415	0.071
	2	4	12	0.452	0.095
	3	4	24	0.827	0.508

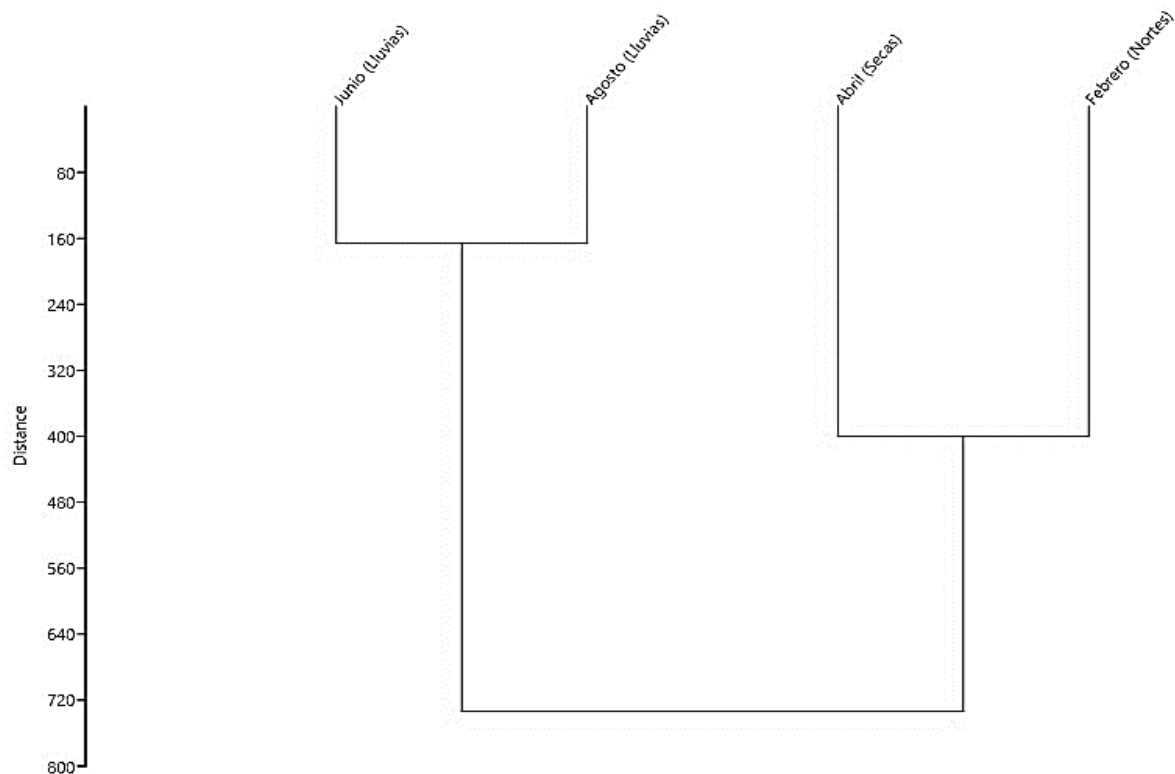


Figura 18. Análisis de agrupamiento usando el método de Ward para las temporadas del año.



Considerando los datos de abundancia y riqueza específica de cada mes de muestreo se realizó un análisis de agrupación (“Cluster”), aplicando el método de Ward con distancias euclidianas. En el se distinguieron dos grupos, de los cuales, en uno se asociaron junio y agosto (ambos pertenecientes a la temporada de lluvias) y, en el otro, abril y febrero (pertenecientes a secas y nortes, respectivamente)(Fig. 18).

Análisis de Olmstead-Tukey

El análisis de asociación de Olmstead-Tukey colocó a las especies en cuatro diferentes cuadrantes, dependiendo de sus valores de frecuencia y abundancia, de la siguiente forma: **Dominantes**, muy frecuentes y muy abundantes; **comunes**, muy frecuentes y poco abundantes; **indicadoras**, poco frecuentes y muy abundantes; **raras**, poco frecuentes y poco abundantes. Las especies dominantes del phylum Mollusca fueron 16: *I. bicolor*, *B. exustus*, *F. orbigny*, *S. rustica*, *S. fragilis*, *L. bullocki*, *F. rosea*, *L. bisulcatus*, *C. circumvolutum*, *D. punctata*, *E. meleagris*, *L. aristatus*, *M. ocellata*, *B. candida*, *N. nodulosa* y *M. lateralis*. Las especies comunes fueron dos: *E. albidum* y *D. cayenensis*. Las especies indicadoras fueron dos: *P. lynceus* y *F. tenera* y 16 especies fueron raras: *E. pustulata*, *Hiatella* sp., *L. poica*, *Papyridea* sp., *D. chica*, *Turbonilla* sp., *B. domingensis*, *A. imbricata*, *Cerithiopsis* sp., *C. avara*, *C. lamellosa*, *I. salleana*, *M. nodulosa*, *Patella* sp., *Petricola* sp. y *Vitreolina* sp. (Fig. 19). Es decir, que 44.5 % correspondieron a especies dominantes, 44.5 % a especies raras, 5.5 % a especies comunes y 5.5 % a especies indicadoras.

Las especies dominantes de crustáceos fueron 22: *A. longimana*, *A. petiverii*, *C. ortizi*, *Apocorophium* sp., *C. parvus*, *E. levis*, *E. rapax*, *E. spinidactylus*, *E. gonagra*, *E. ater*, *G. togoensis*, *L. togoensis*, *Leucothoe* sp., *N. angustifrons*, *P. transversus*, *P. occidentalis*, *Panopeus* sp. 1, *P. jugosus*, *Podocerus* sp., *P. macrodactyla*, *Q. miranda* y *S. curacaoensis*. Las especies comunes fueron seis: *Bemlos* sp., *E. sexticornis*, *Dynamenella* sp., *J. rathbunae*, *P. sayi*, *Quadrimaera* sp. 1. Las especies raras fueron 17: *A. bouvieri*, *A. malleator*, *Americorophium* sp., *C. equilibra*, *Carpis* sp., *C. nodosus*, *C. fragilis*, *E. tricornis*, *M. tintinnabulum*, *M. soriatum*, *M. nitida*, *O. antillensis*, *O. reticulatus*, *P. monilifer*, *Panopeus* sp. 2, *S. fritzmuelleri* y *Z. coralensis* y la única especie indicadora fue *L. wurdemanni* (Fig. 20). De esta manera, 48 % de las especies de crustáceos fueron dominantes, 37 % raras, 13 % comunes y 2 % indicadoras.



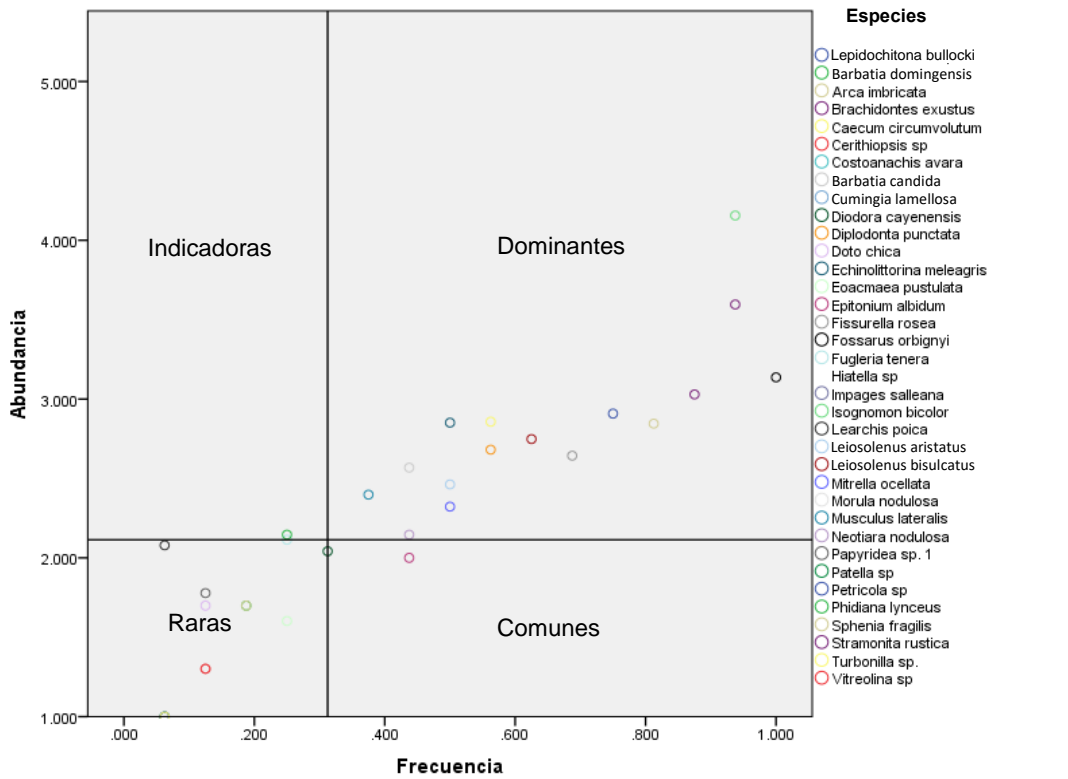


Figura 19. Análisis de asociación de Olmstead-Tukey para moluscos.

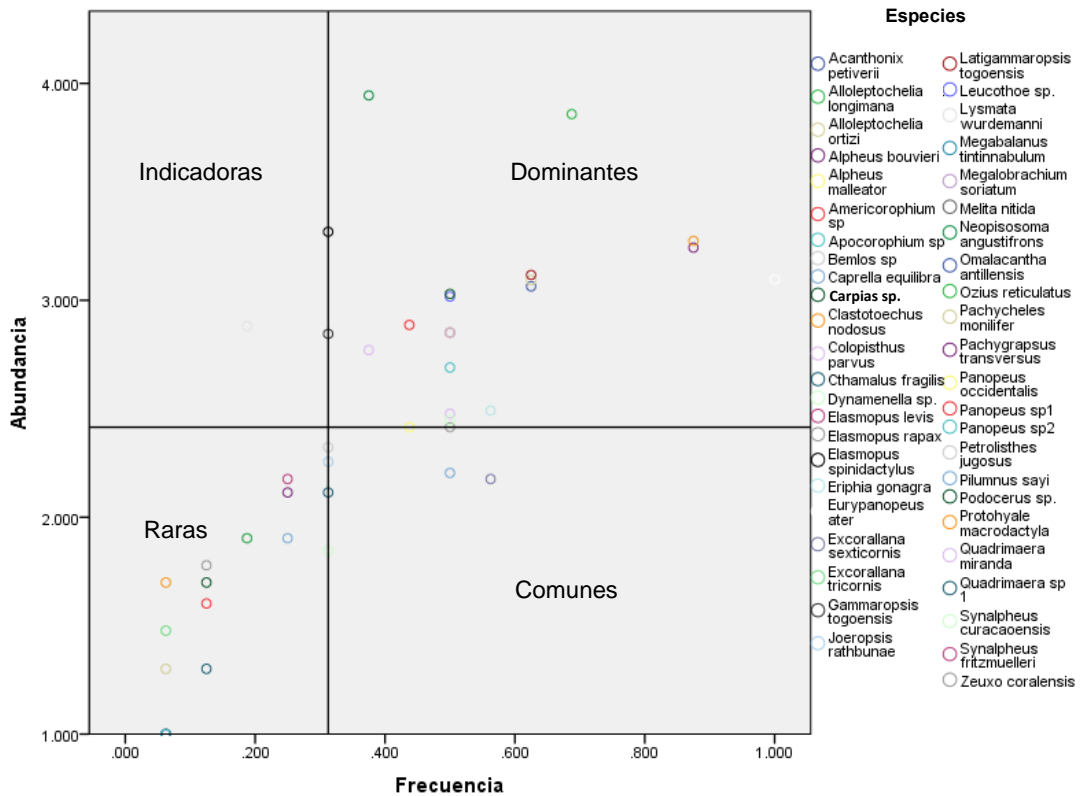


Figura 20. Análisis de asociación de Olmstead-Tukey para crustáceos.



DISCUSIÓN

Abundancia

Este estudio se caracterizó por encontrar una elevada cantidad de invertebrados marinos, pues únicamente con cuatro muestreos en los que se extraían cuatro cuadros de roca de 40 x 40 cm, se logró obtener 6,403 individuos pertenecientes al phylum Mollusca (42.7 %) y al subphylum Crustacea (57.3 %). Las familias de moluscos que destacaron por su abundancia fueron Pteriidae, Mytilidae, Planaxidae, Muricidae, Acanthochitonidae y Caecidae, las cuales corresponden exactamente a las especies que contribuyeron con 80 % de la abundancia total: *I. bicolor*, *B. exustus*, *F. orbigny*, *S. rustica*, *L. bullocki* y *C. circumvolutum*.

La alta abundancia que presentó la especie *Isognomon bicolor* (52.3 % del total de moluscos) ya se ha observado antes en otros trabajos. Almanza *et al.* (2013) registraron 3,068 individuos de esta especie, que representaron 15 % del total de organismos obtenidos en su estudio. Luviano (2013) concluyó que las abundancias más altas las presentó *I. bicolor* en todos sus muestreos al registrar 717 organismos, lo cual correspondió a 50 % de la abundancia total de todas las especies recolectadas. Hernández (2015), obtuvo un total de 1,369 individuos pertenecientes a este mismo género, valor que representó más de la mitad de los organismos registrados en su estudio. La segunda especie más abundante fue *Brachidontes exustus* (14.4 % del total de moluscos).

Fossarus orbigny también fue registrada en Montepío por Luviano (2013), quien la clasificó como una especie rara por su baja frecuencia y abundancia. En el presente trabajo, esta especie presentó una alta frecuencia y abundancia, por lo que se catalogó como dominante. Este resultado podría demostrar una diferencia en la abundancia de la especie en las diferentes localidades o bien, reflejar que el método de muestreo utilizado en el presente estudio permitió encontrar organismos de tallas muy pequeñas, pues la mayor parte de estos organismos fueron encontrados asociados a las algas que se transportaron al laboratorio y que fueron examinadas cuidadosamente bajo el microscopio estereoscópico.



En el caso de los crustáceos, las especies *N. angustifrons*, *A. longimana*, *E. spinidactylus*, *P. macrodactyla*, *P. transversus*, *L. togoensis*, *E. ater*, *C. ortizi*, *A. petiverii*, *Podocerus* sp., *Leucothoe* sp. y *Panopeus* sp. 1, pertenecieron a las familias más abundantes y especies dominantes.

Aunque *Neopisosoma angustifrons* fue la especie de crustáceo más abundante del estudio (24 % del total de crustáceos) (Anexo III), presentó una ausencia total que destacó durante la segunda mitad de los muestreos. Aunque no se sabe con exactitud si sus poblaciones fueron reemplazadas totalmente o no, sí se sabe que las larvas de muchos decápodos, incluyendo esta especie, pueden mantenerse por periodos de tiempo relativamente largos en el ambiente pelágico, donde están sujetos a las fuerzas externas de corrientes marinas y acción del oleaje antes de incorporarse nuevamente al bentos (Anger, 2001). De esta manera, si los organismos presentes durante el estudio eran en su mayoría hembras ovígeras, la acción del oleaje y corrientes durante la época de nortes pudo haber dispersado las larvas hacia otros lugares, evitando el establecimiento de nuevos reclutas en la playa durante ese periodo de tiempo. La fecundidad de esta especie de porcelánido ha sido un tema de estudio frecuente en las costas rocosas. La alta dominancia y frecuencia que presentó en este trabajo se debe a una estrategia reproductiva exitosa, pues incluye reproducción continua y maduración sexual temprana (Armendáriz, 2008). Monterrosas (2018) determinó que agosto (época de lluvias) fue el mes con mayor abundancia de hembras ovígeras. Dicho valor, al igual que en este estudio, se redujo drásticamente hacia abril. Armendáriz (2008) registró picos de actividad reproductiva durante abril, mayo y julio. Por lo tanto, se esperaba que, de haber continuado con los muestreos en este proyecto, en la siguiente época de secas se habría registrado nuevamente esta especie.

De las 12 especies de crustáceos más abundantes, ocho son peracáridos. La mayor parte de estos corresponden a anfípodos, seguidos de tanaidáceos y finalmente, isópodos. Este resultado es el esperado, pues se sabe que los anfípodos pertenecientes a la familia Gammaridae son crustáceos con una distribución cosmopolita, pues se distribuyen en regiones polares, templadas, subtropicales y tropicales, ocupando diversos ambientes como manglares, sustratos rocosos, arenosos, algas sujetas al fondo o flotantes, sustratos de tipo antropogénico, arrecifes de coral y, además, sus poblaciones usualmente son muy grandes (LeCroy, 2000).



A pesar de que el grupo de los cirripedios se asocia con el establecimiento de grandes poblaciones en gran variedad de sustratos, en este trabajo las familias Chthamalidae y Balanidae se destacaron por su frecuencia y abundancia bajas durante todo el estudio. López *et al.* (2014) estudiaron la estructura de una comunidad intermareal antes y después de una invasión de la especie de bivalvo *I. bicolor*, notando que *Tetraclita stalactifera* fue la especie más afectada, la cual pertenece al mismo orden que las especies aquí registradas (Sessilia). En esta interacción, el bivalvo compite principalmente por el espacio, pues ambos organismos son sésiles y filtradores, dejando a los balanos sin espacios disponibles para establecerse. Cabe mencionar que *I. bicolor* fue clasificada como una especie dominante en este estudio, lo cual podría explicar la marcada ausencia de organismos del orden Sessilia en la comunidad de la playa Balzapote.

Aunque son pocos los estudios en los que se pretende observar y analizar interacciones entre comunidades de invertebrados marinos, en las costas rocosas del golfo de México se ha documentado que los dos grupos de invertebrados que presentan mayor riqueza y abundancia son los moluscos y los crustáceos. Hernández (2002) realizó una comparación de densidad (org/litro) de crustáceos con otros taxones, encontrando que la densidad de moluscos fue siempre mayor que la de crustáceos a lo largo de todos los muestreos. De igual manera, García (2018) comparó la abundancia de diferentes grupos de invertebrados en el arrecife La Perla del Golfo, encontrando que los moluscos superaban en número a los decápodos y equinodermos. Pese a que muchos de estos estudios revelan que los moluscos comúnmente superan en número a los crustáceos, en la playa rocosa de Balzapote se observó lo contrario. Esto puede deberse a la alta riqueza de especies que presentó el superorden Peracarida, que estuvo acompañada de una sobresaliente abundancia durante febrero y abril. Es necesario resaltar que, de las 48 familias presentes en este trabajo, 12 contienen más de 80 % de la abundancia total de organismos, lo cual sugiere que existe una alta dominancia de ciertas especies dentro de la comunidad de invertebrados de la playa rocosa de Balzapote.



Riqueza de especies

Cuando una curva de rarefacción alcanza una asíntota, representa que se ha encontrado el número total de especies en una localidad. Para que esto sea posible en un ambiente tan heterogéneo como las playas rocosas, es importante tener un gran número de muestreos que permitan registrar tanto a las especies comunes y dominantes que aparecen durante todo el año, como a las especies raras que aparecen pocas veces durante periodos cortos (Hernández, 2002; Vassallo *et al.*, 2014). En este estudio se realizaron únicamente cuatro muestreos durante los meses de junio y agosto de 2017 y febrero y abril de 2018, por lo que no es posible observar una asíntota totalmente definida durante los últimos dos muestreos. Sin embargo, se pudo observar en la curva que, para ambos grupos, el número de especies creció rápidamente, alcanzando 36 especies de moluscos y 46 de crustáceos. La extrapolación hecha con el programa EstimateS para la curva acumulativa de especies, sugiere que, aunque no se llegó a observar la totalidad de las especies que podrían habitar la playa Balzapote, los datos sí se acercaron a la fase asintótica, pues se estimó un aumento de únicamente tres especies de moluscos y dos de crustáceos después de tres muestreos posteriores. Este resultado puede ser comparado con otros estudios de localidades cercanas como se muestra a continuación.

Moluscos

En Punta Nizuc, en el Caribe mexicano, Campos-Vázquez *et al.* (1999) determinaron una riqueza total de 46 especies de moluscos. Luviano (2013) encontró que, en la playa rocosa de Montepío, la asíntota correspondiente a moluscos de la criptofauna se alcanzó en el tercer mes de muestreo con un total de 15 especies; aunque existen otros trabajos que también incluyen a los moluscos epifaunales y que registran hasta 69 especies en esa misma playa. Por otro lado, Hernández (2015) registró en el arrecife La Perla del Golfo un total de 86 moluscos en tres muestreos, pero estimó que la fase asintótica se alcanzaría con aproximadamente 120 especies. Comparando estos valores con los obtenidos en este estudio, se puede decir que la playa de Balzapote tiene una riqueza de moluscos menor con respecto a dichas localidades y que es necesario realizar un mayor número de muestreos para observar todas las posibles especies que aparecen a lo largo del tiempo, especialmente aquellas que son poco frecuentes y poco abundantes, pues éstas representaron cerca de la mitad de las especies encontradas. La



alta proporción de especies raras observadas pudo estar relacionada con los cambios ambientales, que ocurren sobre todo durante la época de nortes, como se discutirá más adelante. Dicha época promueve un oleaje más intenso, resuspensión de sedimento y estrés en los organismos lo cual convierte a la zona rocosa intermareal en una zona dinámica con fuertes interacciones de competencia inter e intraespecífica, además de un constante recambio de especies capaces de tolerar dichas variaciones ambientales que favorece una diversidad más alta y dominancia baja (Hernández *et al.*, 2010).

Además del número de especies, es posible analizar la diversidad de grupos supraespecíficos, pues estos indican cuántos linajes diferentes están presentes. En el inventario de invertebrados de Montepío, Vassallo *et al.* (2014) reportaron que las 69 especies de moluscos encontradas se distribuían en dos clases, 10 órdenes, 38 familias y 53 géneros. Por otro lado, Hernández (2015) aseguró que las 86 especies de moluscos que han sido encontradas en el arrecife La Perla del Golfo se distribuyen en cuatro clases, 18 órdenes, 49 familias y 71 géneros. En este trabajo se encontró que las 36 especies de moluscos encontradas en la playa de Balzapote se distribuyen en tres clases, 16 órdenes, 26 familias y 34 géneros. Estos datos reflejan que, aunque en Balzapote se encuentran representadas más clases y más órdenes que en la playa rocosa de Montepío y casi el mismo número de órdenes que en el arrecife, el número de familias es mucho menor en esta playa rocosa y como consecuencia, el número de géneros y especies también. Este número reducido de familias puede deberse al solapamiento de grupos funcionales o gremios dentro de la comunidad, es decir, conjuntos de organismos con rasgos ecológicos en común y que explotan los mismos recursos naturales (Root, 1967; Terborgh y Robinson, 1986). De esta forma, al existir competencia inter e intraespecífica, por espacio y alimento, la diversidad podría verse reducida, favoreciendo el establecimiento de ciertas especies dominantes que impiden el establecimiento de otras.

Crustáceos

En el caso de los crustáceos, Hernández y Álvarez (2007) registraron la última fase asintótica al llegar a las 49 especies, después de 11 muestreos en la playa de Montepío, durante un año. Años más tarde, en la misma localidad, Hernández (2010) estimó que la asintota probablemente no sobrepasaría las 70 especies. De esta manera, al comparar los valores de riqueza de crustáceos obtenidos en este estudio, podemos



notar que se alcanzó aproximadamente el mismo número de especies con un menor esfuerzo de muestreo y que el número total de especies de crustáceos que pueden encontrarse al nivel intermareal en esta región está entre 50 y 70. Esto apoya la idea de que la comunidad de invertebrados establecida en Balzapote, está sujeta a los cambios ambientales que corresponden a la marcada estacionalidad de la región de Los Tuxtlas. Por esa razón podría ser posible realizar pocos muestreos durante las diferentes épocas del año, cuando las condiciones ambientales son constantes, y que éstos sean representativos. Sin embargo, es necesario considerar un número mayor de muestreos durante la época de nortes, cuando las condiciones cambian abruptamente, para poder registrar las especies raras que aparecen durante cortos periodos de tiempo.

En la playa de Montepío, Hernández (2002) recolectó 49 especies de crustáceos distribuidas en cuatro órdenes, 16 familias y 31 géneros. Sin embargo, años más tarde, Vassallo *et al.* (2014) recopilaron registros históricos que sumaron 73 especies de crustáceos distribuidas en cuatro órdenes, 27 familias y 42 géneros. García (2018) comparó la riqueza del orden Decapoda entre el arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo y el arrecife La Perla del Golfo, Veracruz, donde registró 82 y 61 especies, respectivamente. En este trabajo se obtuvieron 46 especies distribuidas en cinco órdenes, 26 familias y 34 géneros, donde el orden Decapoda presentó 20 especies. Estos datos indican que los valores de riqueza de crustáceos son muy similares a los encontrados previamente en la playa de Montepío, pues presentan números de órdenes y familias parecidos. Por otro lado, la riqueza en los arrecifes es muy superior a la observada en ambas playas rocosas, lo cual podría deberse a que la complejidad estructural de los arrecifes y los recursos que éstos proveen, pueden ofrecer mejores condiciones para los invertebrados, haciendo que la diversidad sea mayor (Hernández, 2015; García, 2018). Además, se sabe que los arrecifes de coral forman parte de los ecosistemas más diversos del planeta (Braverman, 2016), por lo que se esperaba que la riqueza de especies en la playa rocosa de Balzapote fuera menor que en el arrecife La Perla del Golfo.

Hasta el momento, no existían estudios previos en la playa rocosa de Balzapote, por lo que todas las especies encontradas en este trabajo correspondieron a nuevos registros para la misma, aunque la mayor parte de las especies ya habían sido observadas en localidades adyacentes como la playa de Montepío y el arrecife La Perla del Golfo.



Nuevos registros de especies

Aunque los nudibrancios *Learchis poica* y *Doto chica* ya habían sido registrados en México, éstos corresponden a un nuevo registro para el estado de Veracruz. La especie de poliplacóforo *Lepidochitona bullocki* corresponde a un nuevo registro para México, pues solo había sido reportada en las costas del Caribe colombiano (García-Ríos, 2011).

Dentro de los crustáceos, *Lysmata wurdemanni* representa un nuevo registro para la región de Los Tuxtlas, al igual que las especies del orden Tanaidacea *Condrochelia ortizi*, *Alloleptochelia longimana* y *Zeuxo coralensis*, pues no habían sido registradas en ninguna playa cercana. Además, el tanaidáceo *Condrochelia ortizi* corresponde a un nuevo registro para México y *Zeuxo coralensis* para el golfo de México. Dentro del orden Amphipoda, la especie *Caprella equilibra* corresponde a un nuevo registro para Veracruz.

Diversidad

Uno de los métodos más comúnmente utilizados para estimar y comparar la biodiversidad específica es el índice de diversidad de Shannon, el cual refleja la heterogeneidad de una comunidad basándose en el número de especies que habitan y su abundancia relativa (Pla, 2006). En este estudio los índices de diversidad se calcularon por separado para los dos grupos taxonómicos, encontrando una diversidad media-baja para moluscos ($H' = 1.93$) y una diversidad media para crustáceos ($H' = 2.76$). Esta valoración es posible al tomar como referencia los valores obtenidos en las comunidades cercanas: Luviano (2013) encontró una diversidad de $H' = 2.62$ en la comunidad de moluscos durante un ciclo anual. Hernández (2015) registró una diversidad de moluscos de $H' = 3.65$ en el arrecife La Perla del Golfo. En la misma localidad, García (2018) obtuvo una diversidad de crustáceos decápodos mucho más alta que la obtenida en este estudio, $H' = 4.6$.

El índice de diversidad de Shannon está ligado directamente con el número de organismos, pues se ha visto que los valores más altos de diversidad se alcanzan en comunidades donde la abundancia de todas las especies es uniforme (Magurran, 2004). Sin embargo, en este estudio, las especies encontradas tanto de moluscos, como de



crustáceos, nunca se mantuvieron uniformes, pues sufrieron aumentos y disminuciones en su abundancia a lo largo del estudio. Esto se puede corroborar al observar los valores de equidad que en moluscos se mantuvo en un nivel medio-bajo ($J' = 0.54$), mientras que los crustáceos presentaron un nivel medio ($J' = 0.72$). Esto puede explicar el valor de diversidad de Shannon (medio-bajo y medio, respectivamente) que se obtuvo para ambos grupos, pues justamente la equidad refleja la uniformidad con la que el número de individuos se encuentra distribuido con respecto al número de especies presentes en la comunidad, lo cual, se traduce en un valor de diversidad más alto a medida que el índice de equidad se acerca a uno (Martella *et al.*, 2012).

La diversidad máxima estima el valor de diversidad de Shannon tomando como supuesto que en la comunidad existe una equidad total, es decir, que los organismos se distribuyen equitativamente en las distintas especies (Pla, 2006). En este estudio, aunque se observó una diversidad media-baja y media que va desde 1.64 hasta 2.76, los resultados de diversidad máxima revelan que, de haber una distribución equitativa en las especies, el índice de diversidad aumentaría considerablemente y los valores de los moluscos y crustáceos se igualarían casi totalmente (3.58 y 3.83, respectivamente). Esto indica que el índice de diversidad medio-bajo en moluscos obtenido se debe a una equidad baja. A su vez, dicho nivel de equidad está directamente relacionado con los resultados de abundancia, pues en esta playa, más de 80 % del número total de organismos estuvo representada por unas cuantas especies dominantes y, por lo tanto, la distribución de los individuos entre las especies no fue uniforme.

Los índices de dominancia de Simpson (D) obtenidos para moluscos y crustáceos revelan una relación inversa con el índice de diversidad de Shannon, pues a medida que el índice de diversidad aumenta, la dominancia disminuye y viceversa, lo cual apoya nuevamente la idea de que la alta dominancia de ciertas especies en una localidad implica una equidad y diversidad bajas.

El índice de Margalef también ofrece una medida de diversidad que puede ser comparada con diferentes estudios y, aunque en algunos casos no correspondió directamente con los valores obtenidos del índice de Shannon, los valores generales para moluscos y crustáceos siguen siendo considerados como valores de diversidad medios. En la playa de Balzapote, se obtuvo un valor de $d = 4.42$ para moluscos y $d = 5.48$ para



crustáceos. En contraste, en el arrecife La Perla del Golfo, el índice de Margalef para moluscos fue de 10.7, por lo que la diversidad en esa localidad se considera alta (Hernández, 2015). Los valores de abundancia, riqueza y diversidad, incluyendo los índices de Shannon, Margalef, H'max, equidad de Pielou y dominancia de Simpson cambiaron a lo largo del tiempo.

Estacionalidad y recambio de especies

El número de especies y sus respectivas abundancias en la playa de Balzapote presentó variaciones a lo largo del estudio, dentro de las cuales, algunas presentan diferencias estadísticamente significativas. Los datos obtenidos con las pruebas de ANOVA de una vía, mostraron que los valores de abundancia se mantuvieron sin diferencias estadísticas durante todo el año. A pesar de esto, se pudo observar un incremento en la abundancia de la clase Bivalvia, la cual ha sido destacada en estudios sucesionales, pues se ha observado que gracias a su capacidad de fijarse y alimentarse por filtración, además de sus hábitos horadadores que se discuten más adelante, son de los primeros organismos en iniciar la colonización de un sustrato (Hernández, 2009). Esto indicaría que la época de nortes, que se caracterizó por un considerable aumento en la abundancia de la clase Bivalvia, representa una perturbación significativa, que promueve etapas iniciales de sucesión.

Lo que ocurrió con la riqueza específica fue diferente. Aunque el número de especies de moluscos se mantuvo igual durante junio y agosto de 2017 y abril de 2018, se observaron diferencias significativas entre agosto y febrero, donde se distinguió un aumento abrupto en dicho valor. Por otro lado, la riqueza de crustáceos fue igual durante julio, agosto y febrero, pero se registraron diferencias significativas entre agosto y abril. En ambos grupos, este aumento significativo en la riqueza de especies ocurrió durante la transición de la época de lluvias a nortes. En estudios anteriores, este fenómeno ya había sido observado, pues la playa de Balzapote, al igual que Montepío y la región de Los Tuxtlas en general, se distingue por poseer un ciclo anual caracterizado por una época de nortes marcada, que provoca un intenso oleaje, resuspensión de sedimento, estrés en organismos y, como consecuencia, favorece el asentamiento de especies raras que toleran esas condiciones y pueden competir por un sustrato (Hernández y Álvarez, 2010; Vassallo *et al.*, 2014). Desde este punto de vista, las especies que se vieron favorecidas



por los nortes, es decir, que aparecieron por primera vez en febrero, fueron *Cerithiopsis* sp., *E. albidum*, *N. nodulosa*, *P. lynceus* y *C. lamellosa*, casi todas pertenecientes a la clase Gastropoda. Por otro lado, un número mayor de especies de crustáceos se vio favorecido por la época de nortes: *M. tintinnabulum*, *Leucothoe* sp., *Bemlos* sp., *C. equilibra*, *Podocerus* sp., *Apocorophium* sp., *G. togoensis*, *E. levis*, *J. rathbunae*, *Carpis* sp. y *Panopeus* sp. 1 y 2. El papel ecológico que juegan estos organismos en la zona intermareal se discute en la siguiente sección.

Posterior a la época de lluvias, la riqueza de moluscos disminuyó en temporada de secas y la de crustáceos continuó aumentando gracias a la aparición de otras especies, pero que ya habían aparecido en anteriores muestreos, pues la curva acumulativa de especies se mantuvo igual en ese periodo de tiempo. Este fenómeno probablemente provocó que la dominancia en moluscos aumentara, pues el número de organismos se limitó a unas cuantas especies, mientras que en los crustáceos la abundancia se distribuyó en más especies. Independientemente de la riqueza, en ambos grupos se observó una disminución muy notable en el número de organismos durante la época de secas. De hecho, abril fue el mes con la menor abundancia registrada durante todo el estudio. En Montepío y el arrecife La Perla del Golfo, también se detectó la temporada de secas como el periodo con menor densidad de organismos (Hernández, 2015; Luviano, 2015), lo cual podría deberse a que la temporada de secas inicia inmediatamente después la época de nortes, misma que provoca una fuerte perturbación en la comunidad. De esta manera, la época de secas podría corresponder a una etapa temprana de sucesión y recolonización por especies pioneras, por lo que se esperaría una abundancia baja.

Los índices de similitud de Sørensen (L) y Bray-Curtis no fueron la excepción, pues al igual que los índices anteriores, variaron a lo largo del tiempo. Aunque el primero toma en cuenta los valores de abundancia por especie y el segundo únicamente distingue presencias y ausencias (Greenacre, 2008). Ambos valores reflejaron en los resultados las mismas similitudes y diferencias entre muestreos. De esta forma es posible notar mayor similitud en muestreos contiguos que en separados. Como ejemplo, tomando como referencia el primer muestreo, se puede percibir que la similitud de especies disminuye a lo largo del año. De esta forma, la composición de especies del primer muestreo es más



similar con el segundo que con el tercero y muy diferente al cuarto. Esto indica un fuerte recambio de especies a lo largo del estudio.

Ahora bien, si se comparan los valores de similitud de moluscos contra crustáceos, es posible notar que la similitud de Sørensen y Bray-Curtis son, en promedio, mayores en el phylum Mollusca y menores en el subphylum Crustacea, lo cual indica un mayor recambio de crustáceos a lo largo del tiempo, mientras que la composición de especies de moluscos se mantiene más constante. Es probable que las características de la bioconcrecencia que se forma en la playa rocosa de Balzapote favorezcan más a las especies de moluscos con hábitos horadadores, pues a pesar del incremento en el oleaje y las corrientes, éstos pueden refugiarse y fijarse dentro de las oquedades (Vassallo *et al.*, 2014). Por esta misma razón, podría explicarse la alta dominancia que las especies horadoras presentaron. Por otro lado, los crustáceos, que se encuentran menos protegidos ante la acción mecánica del oleaje, podrían verse más afectados, viéndose reflejado en un mayor recambio de especies durante la época de nortes (Hernández, 2002).

Es posible distinguir, con el método de Ward, que los valores de similitud más altos corresponden a junio-agosto y febrero-abril. Un resultado similar fue obtenido por Hernández (2002), pues también encontró asociaciones de estacionalidad con las que se formaban dos grupos. Sin embargo, en ese estudio se consideró que el dendrograma únicamente reflejaba dos estaciones: lluvias y secas. Con el dendrograma obtenido en este estudio, se podría afirmar que junio y agosto (lluvias) presentan condiciones ambientales similares y una composición de especies semejante. Por otro lado, aunque, febrero (nortes) y abril (secas) fueron agrupados en un mismo grupo, las distancias euclidianas indican una menor similitud entre ellos, lo cual apoya nuevamente la idea de que existen tres estaciones bien marcadas a lo largo del año, con condiciones climáticas particulares, que determinan la presencia o ausencia de diferentes especies de invertebrados capaces de tolerar dichos cambios.

Análisis de Olmstead-Tukey / Aspectos ecológicos

Con respecto a los moluscos, es importante destacar el papel que cumplen las especies dominantes: *I. bicolor*, *B. exustus*, *F. orbigny*, *S. rustica*, *S. fragilis*, *L. bullocki*, *F.*



rosea, *L. bisulcatus*, *C. circumvolutum*, *D. punctata*, *E. meleagris*, *L. aristatus*, *M. ocellata*, *B. candida*, *N. nodulosa* y *M. lateralis*.

Se ha observado la gran importancia que tienen los organismos sésiles en las playas rocosas, específicamente los bivalvos horadores de las familias Arcidae, Mytilidae y Veneridae. Gracias a sus hábitos perforadores, promueven el establecimiento de otros organismos al ofrecer sustratos que pueden ser colonizados, brindar refugio y, además, fomentar un ambiente heterogéneo que propicia microhábitats con condiciones muy particulares que favorecen a otros organismos. Entre los principales grupos que son beneficiados por poblaciones de este tipo de organismos se encuentran otros moluscos gasterópodos, crustáceos de tallas pequeñas y anélidos poliquetos (Seed, 1996). Cabe mencionar que, en este estudio, *B. exustus*, *L. aristatus* y *L. bisulcatus*, además de caracterizarse por ser especies dominantes, pertenecen a este grupo de organismos horadores. A su vez, la alta dominancia presentada por *I. bicolor* puede ser explicada por su forma de vida, pues al residir dentro de grietas en las rocas para su protección, la especie se ve favorecida por la acción de dichos grupos horadores que proveen espacios libres y listos para ser colonizados (Hernández, 2015).

Es importante destacar que muchas de las especies de moluscos dominantes tienen hábitos herbívoros, los cuales son fundamentales en las redes tróficas, pues son los consumidores primarios los que regulan las poblaciones de algas en las costas rocosas y que transmiten materia y energía a eslabones superiores de la cadena. Entre ellos, se puede resaltar la presencia de *L. bullocki*, pues el grupo de los quitones es reconocido entre los principales herbívoros, capaces de desplazarse sobre las playas rocosas y otros sustratos duros (Glynn, 1970). Sin embargo, en diferentes estudios se ha analizado el contenido estomacal de distintas especies de quitones, encontrando restos de minerales, diatomeas, algas calcáreas, nemátodos, cirripedios juveniles, ostrácodos y anfípodos (Latyshev *et al.*, 2003), lo cual podría representar no solo una competencia por alimento, sino también un depredador de otros invertebrados pequeños y en etapas tempranas de desarrollo.

En este estudio, además de los bivalvos horadores, las especies *S. fragilis*, *D. punctata*, *B. candida* y *M. lateralis*, fueron otros bivalvos dominantes. En general, estos organismos presentan una ventaja al tratarse de organismos bentónicos que se alimentan



por filtración, pues a diferencia de las otras clases, no tienen que desplazarse en busca de alimento (Rafaelli y Hawkins, 1999). Dado que la mayoría de estos organismos sésiles fueron encontrados dentro de las oquedades formadas por otros organismos, podría decirse que las especies de bivalvos mencionadas son dominantes gracias a que son favorecidas por sus hábitos sésiles y filtradores.

La proporción de especies raras en este estudio llama la atención, especialmente porque es igual a la presentada por las especies dominantes, de las cuales nueve pertenecen a la clase Gastropoda y siete a la clase Bivalvia. Esto apoya la idea de que el golfo de México se caracteriza, en términos generales, por presentar especies raras, lo que podría explicarse por la alta heterogeneidad de hábitats y variaciones ambientales que favorecen el recambio de especies (Valdés *et al.*, 2006).

Generalmente, se considera que las especies indicadoras pueden ser de varios tipos según su uso: de cambios ambientales, poblacionales, o de diversidad (Caro y O'Doherty, 1999). Este estudio, al tener un enfoque en el que la diversidad responde a cambios ambientales, apunta que las especies indicadoras podrían señalar condiciones ambientales particulares. En este caso, las especies de moluscos clasificadas como indicadoras fueron *F. tenera* y *P. lynceus*, pues aparecieron muy pocas veces en los muestreos, pero con abundancias altas. Es interesante notar que mientras *F. tenera* se presentó únicamente en los primeros dos muestreos, *P. lynceus* lo hizo únicamente en los últimos dos. Esta presencia y ausencia indica que las condiciones ambientales cambiaron entre agosto y febrero. Esto nuevamente sugiere que la época de nortes representa una fuerte perturbación que ocasiona cambios en la composición específica de la comunidad.

Por otro lado, la presencia de las especies dominantes de crustáceos *N. angustifrons*, *A. longimana*, *A. petiverii*, *C. ortizi*, *Apocorophium* sp., *C. parvus*, *E. levis*, *E. rapax*, *E. spinidactylus*, *E. gonagra*, *E. ater*, *G. togoensis*, *L. togoensis*, *Leucothoe* sp., *P. transversus*, *P. occidentalis*, *Panopeus* sp. 1, *P. jugosus*, *Podocerus* sp., *P. macrodactyla*, *Q. miranda* y *S. curacaoensis*, sugiere que distintos fenómenos ecológicos están sucediendo en la zona intermareal a lo largo del tiempo. En primer lugar, es interesante notar que más de la mitad de estas especies son peracáridos. En trabajos previos, se ha observado que el establecimiento de los peracáridos sobre sustratos duros se asocia con las primeras etapas de sucesión, por su ciclo de vida corto y desarrollo directo



(Hernández, 2009; Arvizu, 2013). Además, se ha registrado que la presencia de algas epífitas son factores determinantes para el establecimiento de este grupo, pues son usadas como refugio y/o alimento (Taylor y Colle, 1994). La bioconcrecencia de la playa Balzapote, al estar cubierta con macroalgas, constituye un hábitat que favorece el establecimiento de grandes poblaciones de anfípodos, isópodos y tanaidáceos, al ofrecer protección ante los efectos mecánicos del oleaje y evitar la depredación. Por esa razón, es de esperarse que más de la mitad de las especies dominantes de crustáceos pertenecieran a peracáridos.

Al analizar los gráficos de abundancia obtenidos en este estudio, se puede percibir un fuerte aumento en febrero (época de nortes), lo cual coincide con un oleaje de mayor intensidad, resuspensión del sedimento, fuerte recambio de especies y, como se había mencionado antes, con las primeras etapas de sucesión. Esto se ve reforzado por la similitud observada entre la abundancia de los órdenes Amphipoda y Tanaidacea con la clase Bivalvia. Todos ellos registrados anteriormente como grupos pioneros importantes en los procesos de sucesión. Los tanaidáceos, abundantes y dominantes en este estudio, aunque son de vida libre, también han sido documentados en asociación con otros invertebrados marinos, como nemátodos, bivalvos, copépodos y tantulocáridos, por lo que poseen un papel importante como parte de las comunidades marinas. Además, el grupo tiene representantes detritívoros (la mayoría), herbívoros, y depredadores (Heard *et al.*, 2003).

Vale la pena notar que *S. curacaoensis* fue clasificada como una especie dominante, pues se ha visto que en un proceso sucesional, los carideos son de los últimos grupos en agregarse a la comunidad (Hernández, 2009). Apoyando este argumento, *L. wurdemanni*, también del infraorden Caridea, fue clasificada como una especie indicadora. Esto podría funcionar como indicador del estado de salud de un ecosistema y/o variación en las condiciones climáticas, pues encontrar a este grupo y que además se clasifique como una especie frecuente y abundante, podría significar que no han habido fuertes perturbaciones que inicien un nuevo proceso de sucesión. Contrastando con los resultados obtenidos, el mes que presentó menor riqueza y abundancia de carideos fue febrero, es decir, durante la época de nortes (Anexo I). Esto refuerza la idea de que la época de nortes constituye una perturbación significativa que altera en gran medida la comunidad de invertebrados en la zona rocosa intermareal.



En este estudio, 37 % de las especies fueron clasificadas como raras, lo cual coincide casi totalmente con los resultados obtenidos por Hernández (2002), quien atribuyó esta alta proporción a las variaciones ambientales y la alta heterogeneidad de hábitats presentes en la zona rocosa intermareal, lo cual permite el establecimiento de este tipo de especies que se ven favorecidas por dichos cambios.

Importancia de la playa Balzapote: metapoblaciones

En general, la región de Los Tuxtlas es de gran importancia en cuanto a la riqueza de especies que alberga, pues presenta características climáticas particulares, como la época de nortes, que propician el recambio constante de especies, lo que favorece y mantiene una diversidad alta (Vassallo *et al.*, 2014). Una de las particularidades que estas playas presentan es la formación de una capa calcárea (bioconcrecencia) que se va agregando sobre la roca volcánica por la acción de organismos incrustantes. Este tipo de ambiente sirve como sustrato para algas y sitio de refugio de muchos grupos de invertebrados capaces de resistir las condiciones extremas y cambiantes de este tipo de ambientes (Hernández, 2002; Vassallo *et al.*, 2014; Ángel, 2016).

Para entender la importancia que tienen las playas rocosas y los sustratos duros en general, es importante tomar en cuenta los ciclos de vida de los organismos que ahí habitan. Muchos de los invertebrados marinos de las playas rocosas incluyen una etapa de dispersión en los primeros estadios de su ciclo de vida, que implica la colonización de otros lugares para la explotación de recursos y evitar la competencia por los mismos con los organismos adultos de su misma especie (Underwood y Fairweather, 1989). Sin embargo, las etapas larvarias están sujetas al oleaje, corrientes marinas y perturbaciones de las condiciones climáticas. En este caso específico, la época de nortes corresponde a una perturbación significativa, de manera que la fuerza del oleaje puede remover especies frágiles (y larvas de organismos) dejando espacios disponibles para iniciar nuevamente su colonización (Hernández *et al.*, 2010).

Teniendo presente lo anterior y que la época de nortes forma parte de un ciclo estacional anual que se repite y que mantiene a la comunidad en constante movimiento, podría pensarse que la comunidad analizada en el presente estudio forma parte de una metapoblación. Es decir, un conjunto de diferentes poblaciones separadas espacialmente,



pero que no se encuentran aisladas, sino que mantienen una interconexión por medio de emigraciones e inmigraciones de organismos entre ellas (Valverde, 1999). Este concepto se encuentra bajo el supuesto de que las extinciones locales existen, por lo tanto, los procesos de dispersión y recolonización adquieren una gran importancia ecológica para la supervivencia de la comunidad (Harrison, 1991; Valverde, 1999). De esta manera, la playa de Balzapote, jugaría un papel muy importante en la región de Los Tuxtlas, pues al ser uno de los “manchones” de roca basáltica que irrumpió en las playas arenosas y se introdujo al mar, formaría parte de un complejo de sustratos duros que funcionan como refugio y permiten la supervivencia de organismos que probablemente pertenecen a una metapoblación, a través de la recolonización de los lugares perturbados. Esto tendría grandes repercusiones en las medidas que deben tomarse en la conservación de este tipo de ambientes, pues para mantener un conjunto de poblaciones conectadas entre sí, es necesario conservar diferentes zonas, a pesar de que tengan una composición específica similar. De otra manera, las comunidades que constantemente enfrentan cambios ambientales drásticos no podrían regenerarse.

Los datos obtenidos en el presente estudio referentes a las variaciones de abundancia, riqueza y diversidad, así como la comparación con otras localidades cercanas, indican que aún falta mucho por conocer, fenómenos por documentar, especies por descubrir, distribuciones por ampliar e interacciones por entender. Por esta razón, es importante continuar con este tipo de trabajos en los que se incluyen diversos grupos, pero también investigaciones en las que se analicen los patrones poblacionales de cada una de las especies. Además, es necesario realizarlos con un enfoque metapoblacional, para intentar encontrar relaciones en cuanto a la composición específica y diversidad entre diferentes localidades de la región.



CONCLUSIONES

- En la playa rocosa de Balzapote se encontraron 36 especies pertenecientes al phylum Mollusca, distribuidas en tres clases, 16 órdenes, 26 familias y 34 géneros y 46 especies pertenecientes al subphylum Crustacea que se distribuyeron en dos clases, cinco órdenes, 28 familias y 38 géneros.
- Los grupos más abundantes del phylum Mollusca pertenecieron a la clase Bivalvia, mientras que los más abundantes del subphylum Crustacea pertenecieron a los órdenes Decapoda y Amphipoda.
- El subphylum Crustacea presentó una mayor riqueza de especies que el phylum Mollusca. Las familias de crustáceos con más especies fueron Maeridae, Porcellanidae, Panopeidae y Alpheidae, mientras que Arcidae y Mytilidae fueron las familias de moluscos con mayor riqueza.
- La diversidad de moluscos fue de $H' = 1.93$ y $H'_{max} = 3.58$, con una equidad de $J' = 0.54$ y dominancia de $D = 0.30$, mientras que la diversidad de crustáceos fue de $H' = 2.76$ y $H'_{max} = 3.83$, con una equidad de $J' = 0.72$, dominancia de $D = 0.11$. En comparación con otras costas rocosas, la diversidad de moluscos se considera media-baja, mientras que la de crustáceos es considerada media.
- La comunidad de moluscos y crustáceos mostró variaciones en riqueza, abundancia, diversidad y un fuerte recambio de especies.
- Las especies de moluscos fueron clasificadas en un porcentaje de 5.5 como comunes, 5.5 % indicadoras, 44.5 % dominantes y 44.5 % raras. Dentro de los crustáceos, el 2 % fueron indicadoras, 13 % comunes, 37 % raras y 48 % dominantes.
- Las especies *Lepidochitona bullocki* y *Condrochelia ortizi* corresponden a nuevos registros para México. *Zeuxo coralensis* es un nuevo registro para el golfo de México, *Learchis poica* y *Doto chica* lo son para el estado de Veracruz y *Lysmata wurdemanni*, *Condrochelia ortizi*, *Alloleptochelia longimana* y *Caprella equilibra* lo son para la región de Los Tuxtlas.
- Las poblaciones de moluscos y crustáceos de la playa rocosa de Balzapote, Veracruz, podrían pertenecer a una red de metapoblaciones que se mantienen interconectadas en la región de Los Tuxtlas.



LITERATURA CITADA

- Anger, K. 2001. The biology of decapod crustacean larvae. 1 – 50 pp. *En: Vonk, R. (ed.), Crustacean Issues 14*, A.A. Balkema Publishers, The Netherlands. 419 pp.
- Abbott, T. R. 1974. *American Seashells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coast of North America*. 2da Edición. Van Nostrand Reinhold Company. New York, EUA. 663 pp.
- 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.
- Ahyong, S. T., J. K. Lowry, M. Alonso, R. N. Bamber, G. A. Boxshall, P. Castro, S. Gerken, G. S. Karaman, J. W. Goy, D. S. Jones, K. Meland, D. C. Rogers y J. Svavarsson. 2011. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. *En: Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*, Z. Q. Zhang (ed.). *Zootaxa*, **3148**:165-191.
- Almanza, L., F. Bolívar, S. Borrero, I. Caiafa, K. de las Salas, M. G. Luque y J. C. Valdelamar. 2003. Estudio preliminar de la comunidad macrobentónica del mesolitoral rocoso de bahía concha (Parque Natural Tayrona, Magdalena Colombia) en Agosto de 2002. *Acta Biológica Colombiana*, **1**(9): 3-9.
- Ángel, J. 2016. Revisión taxonómica y distribución geográfica de los anfípodos (Crustacea: Peracarida) de la playa Montepío, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 84 pp.
- Armendáriz, G. Y. 2008. Fecundidad de *Neopisosoma angustifrons* (Benedict, 1901) (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae) Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 65 pp.
- Arvizu, J. K. 2013. Macrocrustáceos (Stomatopoda, Paracarida, Decapoda) de sustratos blandos y duros de tres arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 158 pp.
- Barnard, J. L. 1969. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda. *Bulletin - United States National Museum, Washington*, **271**: 1-535.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. Cuarta edición. 738 pp.
- Braverman, I. 2016. Bleached!: Managing coral catastrophe. *Future*, 1-17.
- Britton, J. C. y B. Morton. 1988. *Shore ecology of the Gulf of Mexico*. University of Texas Press, Austin. 41-104.
- Brusca R. C. y G. J. Brusca. 2005. *Invertebrados*. McGraw-Hill/ Interamericana. Madrid. 1,005 pp.
- Brusca R. C., W. Moore y S. M. Shuster. 2016. *Invertebrates*. Sinauer, 500 pp.
- Campo, A. M. y V. S. Duval. 2014. Diversidad y valor de importancia para la conservación de la vegetación natural. Parque Nacional Lihué Calel (Argentina). *Anales de Geografía*, **34**(2): 25-42.



-
- Campos-Vázquez, C., L. F. Carrera-Parra, N. E. González 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.
- Caro T. y G. O'Doherty. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology*, **13**: 805-814.
- Castillo-Rodríguez, Z. G. 2014. Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Suplemento, **85**: S419-S430.
- 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.
- Colwell, R. K. 2009. Biodiversity: Concepts, patterns, and measurement. *En*: Levin, S.A., *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press. 257-263 pp.
- Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S.-Y. Lin, X. Mao, R. L. Chazdon y J. T. Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, **5**(1):3-21.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. URL <purl.oclc.org/estimates>
- Dávila, Y. 2013. Estructura comunitaria de la fauna poliquetológica en la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 56 pp.
- Dean, R. L. y J. H. Connell. 1987. Marine invertebrates in an algal succession. II: Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **109**: 217-247.
- Denny M. W. y R. T. Paine. 1998. Celestial Mechanics, sea-level changes, and intertidal ecology. *Biological Bulletin*, **194**(2): 108-115.
- Felder, D. y D. Camp. 2009. Gulf of Mexico. Origin, Waters and Biota. Texas A&M University Press. 1,312 pp.
- Fernández, J., M. Jiménez y T. Allen. 2014. Diversidad, abundancia y distribución de la macrofauna bentónica de las costas rocosas al norte del estado Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, **3** (62): 947-956.
- García, A. 2018. Comparación de diversidad y complejidad estructural de dos arrecifes de coral: La Perla del Golfo, Veracruz y Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, CD.MX. 84 pp.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2007a. Catálogo ilustrado de moluscos gasterópodos del golfo de México y mar Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 94 pp.
- García-Cubas, A. y M. Reguero. 2007b. Catálogo ilustrado de moluscos bivalvos del golfo de México y mar Caribe. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 99 pp.



-
- García-Ríos, C. I. 2011. *Lepidochitona bullocki*, una nueva especie de quitón (Polyplacophora: Ischnochitonidae) del Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical*, **59**(3): 1105-1114.
- Gee, J. M., y R. M. Warwick. 1994. Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, **103**: 141–150.
- Glynn, P. W. 1970. On the ecology of the Caribbean Chitons *Acanthopleura granulata* Gmelin and *Chiton tuberculatus* Linné: Density, Mortality, Feeding, Reproduction, and Growth. *Smithsonian contributions to zoology* Smithsonian Institution Press. No.66.
- 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). *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 pp.
- Greenacre, M. 2008. Correspondence Analysis and Related Methods. Recurso disponible en línea: http://www.econ.upf.edu/_michael/stanford/.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, **4** (1): 1-9.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42** (1-2): 73-88.
- Heard, R. W., T. Hansknecht y K. Larsen. 2003. An illustrated identification guide to Florida Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) occurring in depths of less than 200 m. Florida Department of Environmental Protection, Division of Water Resource Management, Bureau of Laboratories. 163 pp.
- Hernández, C. 2002. Variabilidad estacional de la comunidad de crustáceos de la facie rocosa intermareal, en Montepío, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 63 pp.
- Hernández, C. 2009. Estructura de la comunidad carcinológica y reclutamiento en sustrato duro, en Veracruz, México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 105 pp.
- Hernández, C. y F. Álvarez. 2007. Changes in the crustacean community of a tropical rocky intertidal shore: is there a pattern? *Hidrobiológica*, **17** (1): 25-34
- Hernández, C., F. Álvarez y J. L. Villalobos. 2010. Crustáceos asociados a sustrato duro en la zona intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **81**: S141- S151.
- Hernández, J. R. 2015. Estudio faunístico de los moluscos del arrecife “La Perla del Golfo”, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., 76 pp.



-
- Hutchinson, N. y 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.
- Jaksic, F. y L. Marone. 2007. *Ecología de Comunidades*. Ediciones UC. Segunda edición. Chile. 336 pp.
- Kaas P. y R. A. Van Belle, 1985. *Monograph of Living Chitons (Mollusca:Polyplacophora)*. Volumen 1. E. J. Brill Publishers. 241 pp.
- Kaiser J. M., M. J. Attrill, S. Jennings, D. N. Thomas, D. K. A. Barnes, A. S. Brierley, J. G. Hiddink, H. Kaartokallio, N. V. C. Polunin y D. G. Raffaelli. 2011. *Marine Ecology. Processes, Systems, and Impacts*. Oxford University Press. Segunda edición. 501 pp.
- Lara-Lara, J. R., et al. 2008. Los ecosistemas marinos, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 135-159.
- Latyshev, N. A., A. S. Khardin, S. P. Kasyanov y M. B. Ivanova. 2003. A study on the feeding ecology of chitons using analysis of gut contents and fatty acid markers. *Journal of Molluscan Studies*, **70**: 225-230.
- LeCroy, S. E. An ilustrated identification guide to the nearshore merine and estuarine gammaridean Amphipoda from Florida. USM Institute of Marine Sciences Gulf Coast Research Laboratory Ocean Springs, Mississippi, USA. Volúmenes 1-5.
- Little, C. y J. A. Kitching, 1996. *The Biology of Rocky Shores*. Oxford, UK, Oxford University Press. 240 pp.
- Londoño-Cruz, E., L. A. López de Mesa-Agudelo, F. Arias-Galvez, D. L. Herrera-Paz, A. Prado, L. M. Cuellar y J. Cantera. 2013. Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). *Revista de Biología Tropical*, **62** (Supl. 1):189-198.
- López, M. S., H. Lavrado y R. Coutinho. 2014. Structure of intertidal sessile communities before and after the invasion of *Isognomon bicolor* (C.B. Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) in southeastern Brazil. *Aquatic Invasions*, **9**(4): 457-465.
- Luviano, N. 2013. *Ecología de la comunidad de moluscos de la criptofauna (Bivalvia, Gastropoda) de la zona intermareal rocosa de Montepío, Veracruz*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 73 pp.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Australia. 256 pp.
- Martella, M. B., E. V. Trumper, L. M Bellis, D. Renison, P. F. Giordabim G. Bazzano y R. M. Gleiser. 2012. Manual de Ecología. Evaluación de la biodiversidad. *Reduca (Biología) Serie Ecología*, **5**(1):71-115.
- Martínez-Meyer E., J. E. Sosa-Escalante y F. Álvarez. 2014. El estudio de la biodiversidad en México: ¿Una ruta con dirección? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, México, **85**: 1-9.



-
- Menzies, R. J. y W. L. Kruczynski, 1983. Isopod Crustacea (exclusive of Epicaridea). Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory. *Memoirs of Hourglass Cruises*, **6** (1): 1-126.
- Mikelsen, P. M. y Bieler, R. 2008 Seashells of Southern Florida: Living marine mollusks of the Florida Keys and adjacent regions, Bivalves. Princeton University Press. 503 pp.
- Monterrosas, A. 2018. Fecundidad de los cangrejos porcelánidos (Decapoda: Anomura), en el arrecife La Perla del Golfo, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. CD.MX. 69 pp.
- Oakley, T., A. Lindgren y J. M. Wolf. 2012. Phylotranscriptomics to Bring the Understudied into the Fold: Monophyletic Ostracoda, Fossil Placement, and Pancrustacean Phylogeny. *Molecular Biology and Evolution*, **30**(1): 215-233.
- Ortiz-Lozano, L. D., P. Arceo-Briseño, A. Granados-Barba, D. Salas-Monreal, y L. Jiménez-Badillo. 2010. Zona Costera. 123-146 p. En: Florescano, E. y J. Ortiz-Escamilla (Coords). Atlas del patrimonio natural, histórico y cultural de Veracruz. Tomo I. Patrimonio Natural. Comisión del estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana.
- Pla, L. 2006. Biodiversidad: inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, **31**(8): 583-590.
- Provenzano, A. J. 1959. The shallow water hermit crabs of Florida. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, **9** (4): 349-420.
- Rafaelli D. y S. Hawkins. 1999. Intertidal ecology. 2 ed. Kluwer Academic Publishers. 340 pp.
- 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.
- Redfern, C. 2013. Bahamian Seashells: 1161 Species from Abaco, Bahamas. Bahamian Seashells, Inc. Florida USA. 501 pp.
- Root, R. B. 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **37**:317-350
- Seed, R. 1996. Patters of biodiversity in the macro-invertebrate fauna associated with mussel patches on rocky shores. *Journal of marine biological Association of the United Kingdom*, **76**(1): 203-210
- Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halffter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. de la Manza. 2009. Capital Natural de México. Síntesis. Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 100 pp.
- Sokal, R. R. y J. F. Rohlf. 1981. Biometry. *En: Hernández, C., F. Álvarez y J. L. Villalobos. 2010. Crustáceos asociados a sustrato duro en la zona intermareal de Montepío, Veracruz, México. Revista Mexicana de Biodiversidad*, **81**: S141- S151.
-



-
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Taylor, R. & R. Colle. 1994. Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, **115**:271–282.
- Terborgh, J., y S. Robinson. 1986. Guilds and their utility in ecology. *En*: Kikkawa J. y D.J. Anderson. *Community ecology pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Melbourne. 65-90 pp.
- Trujillo, A. P. y H. V. Thurman. 2014. *Essentials of oceanography*. Pearson, 11° Edición. 578 pp.
- Underwood, A. J y P. G. Fairweather. 1989. Supply-side Ecology and Benthic Marine Assemblages. *TREE*, **4**(1):16-20.
- Valdés, A., J. Hamann, D. W. Behrens y A. DuPont. 2006. Caribbean sea slugs. A field guide to the opisthobranch mollusks from the tropical northwestern Atlantic. *Sea Challengers*, California. 289 pp.
- Valverde, M. T. 1999. Las metapoblaciones en la naturaleza, ¿realidad o fantasía? *Revista Ciencias*, **53**:56-63. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vasallo, A., Y. Dávila, N. Luviano, S. Deneb-Amozurrutia, X. G. Vital, A. A. Conejeros, L. Vázquez y F. Álvarez. 2014. Inventario de invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **85**: 349-362.
- Vital, X. G. 2013. Diversidad y distribución de los opistobranquios bénticos (Mollusca: Gastropoda) de Montepío, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 57 pp.
- Wilson, E. O. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C. 521 pp.
- WoRMS Editorial Board. 2018. World Register of Marine Species. Disponible en línea en <http://www.marinespecies.org>. Accesado: 24-06-2018.



ANEXO I
ABUNDANCIA DE ORGANISMOS POR MUESTREO

Phylum Mollusca	Junio	Agosto	Febrero	Abril
<i>Lepidochitona bullocki</i>	13	1	39	28
<i>Eoacmaea pustulata</i>	2	1	1	0
<i>Patella sp.</i>	1	0	0	0
<i>Diodora cayenensis</i>	7	3	0	1
<i>Fissurella rosea</i>	9	2	27	6
<i>Echinolittorina meleagris</i>	7	23	40	1
<i>Caecum circumvolutum</i>	9	1	56	6
<i>Vitreolina sp.</i>	1	0	0	1
<i>Fossarus orbigny</i>	51	24	42	20
<i>Cerithiopsis sp.</i>	0	0	1	1
<i>Epitonium albidum</i>	0	0	6	4
<i>Costoanachis avara</i>	0	0	0	1
<i>Mitrella ocellata</i>	0	1	12	8
<i>Morula nodulosa</i>	1	0	0	1
<i>Stramonita rustica</i>	16	8	68	15
<i>Neotiara nodulosa</i>	0	0	8	6
<i>Impages salleana</i>	0	1	0	0
<i>Learchis poica</i>	0	0	0	12
<i>Phidiana lynceus</i>	0	0	3	11
<i>Doto chica</i>	0	0	0	5
<i>Turbonilla sp.</i>	0	1	0	0
<i>Arca imbricata</i>	1	4	0	0
<i>Barbatia domingensis</i>	2	2	1	0
<i>Fugleria tenera</i>	10	3	0	0
<i>Barbatia candida</i>	21	15	1	0
<i>Brachidontes exustus</i>	185	41	154	14
<i>Leiosolenus aristatus</i>	15	10	4	0
<i>Leiosolenus bisulcatus</i>	6	2	41	7
<i>Musculus lateralis</i>	0	0	20	5
<i>Isognomon bicolor</i>	374	362	507	189
<i>Diplodonta punctata</i>	1	1	32	14
<i>Petricola sp.</i>	0	0	1	0
<i>Papyridea sp.</i>	0	6	0	0
<i>Cumingia lamellosa</i>	0	0	1	0
<i>Sphenia fragilis</i>	9	12	37	12
<i>Hiatella sp.</i>	1	0	0	0
Subphylum Crustacea	Junio	Agosto	Febrero	Abril
<i>Chthamalus fragilis</i>	1	0	0	0
<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	0	0	1	0
<i>Leucothoe sp.</i>	0	0	29	75



<i>Bemlos</i> sp.	0	0	7	14
<i>Caprella equilibra</i>	0	0	1	7
<i>Podocerus</i> sp.	0	0	29	78
<i>Americorophium</i> sp.	4	0	0	0
<i>Apocorophium</i> sp.	0	0	12	37
<i>Gammaropsis togoensis</i>	0	0	22	48
<i>Latigammaropsis togoensis</i>	12	3	91	25
<i>Melita nitida</i>	0	1	0	0
<i>Elasmopus levis</i>	0	0	22	49
<i>Elasmopus rapax</i>	6	0	6	14
<i>Elasmopus spinidactylus</i>	151	56	0	0
<i>Quadrimaera miranda</i>	15	0	6	9
<i>Quadrimaera</i> sp.	8	0	1	4
<i>Protohyale macrodactyla</i>	18	15	114	41
<i>Carpias</i> sp.	0	0	3	2
<i>Joeropsis rathbunae</i>	0	0	1	17
<i>Colopisthus parvus</i>	19	38	0	2
<i>Excorallana sexticornis</i>	7	1	5	2
<i>Excorallana tricornis</i>	0	0	0	3
<i>Dynamenella</i> sp.	4	0	1	2
<i>Zeuxo coralensis</i>	5	0	1	0
<i>Condrochelia ortizi</i>	7	0	98	19
<i>Alloleptocheilia longimana</i>	29	1	549	143
<i>Clastocheilus nodosus</i>	0	5	0	0
<i>Megalobrachium soriatum</i>	4	4	0	0
<i>Neopisosoma angustifrons</i>	489	391	0	0
<i>Pachycheilus monilifer</i>	0	2	0	0
<i>Petrolisthes jugosus</i>	52	15	1	3
<i>Acanthonix petiverii</i>	2	3	65	46
<i>Omalacantha antillensis</i>	0	0	0	1
<i>Eriphia gonagra</i>	9	20	2	0
<i>Eurypanopeus ater</i>	22	29	50	24
<i>Panopeus occidentalis</i>	14	9	0	3
<i>Panopeus</i> sp.	0	0	41	36
<i>Panopeus</i> sp. 2	0	0	1	0
<i>Ozius reticulatus</i>	8	0	0	0
<i>Pilumnus sayi</i>	3	3	1	9
<i>Pachygrapsus transversus</i>	42	112	14	7
<i>Alpheus bouvieri</i>	6	7	0	0
<i>Alpheus malleator</i>	0	1	0	0
<i>Synalpheus curacaoensis</i>	8	11	0	9
<i>Synalpheus fritzmuelleri</i>	4	10	1	0
<i>Lysmata wurdemanni</i>	0	76	0	0



ANEXO II
PRESENCIA Y AUSENCIA DE ESPECIES

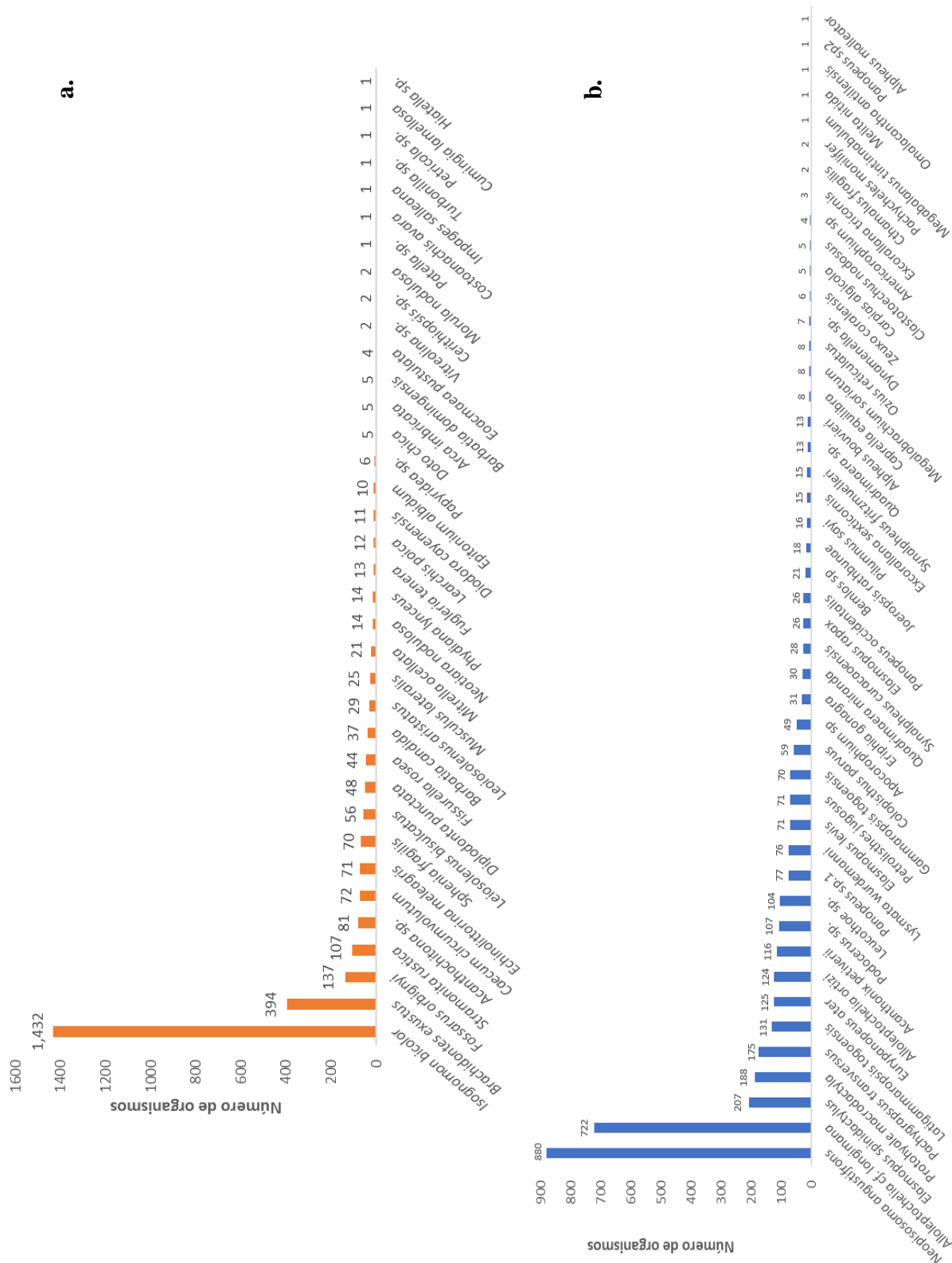
Especies	junio	agosto	febrero	abril
<i>Lepidochitona bullocki</i>	X	X	X	X
<i>Eoacmaea pustulata</i>	X	X	X	
<i>Patella</i> sp.	X			
<i>Diodora cayenensis</i>	X	X		X
<i>Fissurella rosea</i>	X	X	X	X
<i>Echinolittorina meleagris</i>	X	X	X	X
<i>Caecum circumvolutum</i>	X	X	X	X
<i>Vitreolina</i> sp.	X			X
<i>Fossarus orbigny</i>	X	X	X	X
<i>Cerithiopsis</i> sp.			X	X
<i>Epitonium albidum</i>			X	X
<i>Costoanachis avara</i>				X
<i>Mitrella ocellata</i>		X	X	X
<i>Morula nodulosa</i>	X			X
<i>Stramonita rustica</i>	X	X	X	X
<i>Neotiarra nodulosa</i>			X	X
<i>Impages salleana</i>		X		
<i>Learchis poica</i>				X
<i>Phidiana lynceus</i>			X	X
<i>Doto chica</i>				X
<i>Turbonilla</i> sp.		X		
<i>Arca imbricata</i>	X	X		
<i>Barbatia domingensis</i>	X	X	X	
<i>Fugleria tenera</i>	X	X		
<i>Barbatia candida</i>	X	X	X	
<i>Brachidontes exustus</i>	X	X	X	X
<i>Leiosolenus aristatus</i>	X	X	X	
<i>Leiosolenus bisulcatus</i>	X	X	X	X
<i>Musculus lateralis</i>			X	X
<i>Isognomon bicolor</i>	X	X	X	X
<i>Diplodonta punctata</i>	X	X	X	X
<i>Petricola</i> sp.			X	
<i>Papyridea</i> sp. 1		X		
<i>Cumingia lamellosa</i>			X	
<i>Sphenia fragilis</i>	X	X	X	X
<i>Hiatella</i> sp.	X			
<i>Chthamalus fragilis</i>	X	X		
<i>Megabalanus tintinnabulum</i>			X	
<i>Leucothoe</i> sp.			X	X
<i>Bemlos</i> sp.			X	X



<i>Caprella equilibra</i>			X	X
<i>Podocerus</i> sp.			X	X
<i>Americorophium</i> sp.	X			
<i>Apocorophium</i> sp.			X	X
<i>Gammaropsis togoensis</i>			X	X
<i>Latigammaropsis togoensis</i>	X	X	X	X
<i>Melita nitida</i>		X		
<i>Elasmopus levis</i>			X	X
<i>Elasmopus rapax</i>	X		X	X
<i>Elasmopus spinidactylus</i>	X	X		
<i>Quadrimaera miranda</i>	X		X	X
<i>Quadrimaera</i> sp. 1	X		X	X
<i>Protohyale macrodactyla</i>	X	X	X	X
<i>Joeropsis rathbunae</i>			X	X
<i>Carpias</i> sp.			X	X
<i>Colopisthus parvus</i>	X	X		X
<i>Excorallana sexticornis</i>	X	X	X	X
<i>Excorallana tricornis</i>				X
<i>Dynamenella</i> sp.	X		X	X
<i>Condrochelia ortizi</i>	X		X	X
<i>Alloleptocheilia longimana</i>	X	X	X	X
<i>Zeuxo coralensis</i>	X		X	
<i>Clastocheilus nodosus</i>		X		
<i>Megalobrachium soriatum</i>	X	X		
<i>Neopisosoma angustifrons</i>	X	X		
<i>Pachycheilus monilifer</i>		X		
<i>Petrolisthes jugosus</i>	X	X	X	X
<i>Acanthonix petiverii</i>	X	X	X	X
<i>Omalacantha antillensis</i>				X
<i>Eriphia gonagra</i>	X	X	X	
<i>Eurypanopeus ater</i>	X	X	X	X
<i>Panopeus occidentalis</i>	X	X		X
<i>Panopeus</i> sp.1			X	X
<i>Panopeus</i> sp. 2			X	
<i>Ozius reticulatus</i>	X			
<i>Pilumnus sayi</i>	X	X	X	X
<i>Pachygrapsus transversus</i>	X	X	X	X
<i>Alpheus bouvieri</i>	X	X		
<i>Alpheus malleator</i>		X		
<i>Synalpheus curacaoensis</i>	X	X		X
<i>Synalpheus fritzmuelleri</i>	X	X	X	
<i>Lysmata wurdemanni</i>		X		



ANEXO III
ABUNDANCIA POR ESPECIE



Especies de crustáceos

Figura 12. Abundancia total por especie (a. Moluscos; b. Crustáceos)

ANEXO IV
NÚMERO DE ESPECIES POR FAMILIA

Familias de moluscos	Número de especies	Familias de crustáceos	Número de especies
Arcidae	4	Maeridae	5
Mytilidae	4	Porcellanidae	5
Fissurellidae	2	Panopeidae	4
Columbellidae	2	Alpheidae	4
Muricidae	2	Corophiidae	2
Facelinidae	2	Photidae	2
Acanthochitonidae	1	Corallanidae	2
Eoacmaeidae	1	Leptocheiliidae	2
Patellidae	1	Chthamalidae	1
Littorinidae	1	Balanidae	1
Caecidae	1	Leucothoidae	1
Eulimidae	1	Aoridae	1
Planaxidae	1	Caprellidae	1
Cerithiopsidae	1	Podoceridae	1
Epitoniidae	1	Melitidae	1
Mitridae	1	Hyalidae	1
Terebridae	1	Joeropsididae	1
Dotidae	1	Janiridae	1
Pyramidellidae	1	Cirolanidae	1
Pteriidae	1	Sphaeromatidae	1
Ungulinidae	1	Tanaididae	1
Veneridae	1	Epiplatidae	1
Cardiidae	1	Mithracidae	1
Semelidae	1	Mennipidae	1
Myidae	1	Oziidae	1
Hiatellidae	1	Pilumnidae	1
		Grapsidae	1
		Lysmatidae	1



ANEXO V
GLOSARIO

A

- Abundancia relativa** Proporción de individuos de cada especie con relación al total que conforman una comunidad.
- Anidador** Se clasifican como anidadores a los organismos pertenecientes a la criptofauna que no hacen perforaciones en sustratos rocosos, pero que sí aprovechan los espacios horadados por otros organismos. También se les conoce como oportunistas. Los principales grupos anidadores son esponjas, moluscos, poliquetos, crustáceos, equinodermos y peces.
- Antropogénico** De origen humano. Adjetivo que hace referencia a un conjunto de efectos producidos por actividades humanas en el medio ambiente.
- Autótrofo** Organismo capaz de generar su propio alimento a partir de sustancias inorgánicas.

B

- Basalto** Roca ígnea (volcánica), compuesta por plagioclasa, piroxenos y olivino.
- Bentos** Comunidad formada por organismos que habitan el fondo marino.
- Bioconcrecencia** Capa calcárea que se va agregando sobre la roca volcánica por la acumulación de arena, minerales y la acción de organismos incrustantes tales como algas, anélidos y moluscos.
- Biodiversidad** Diversidad biológica o variedad de vida. Abarca la variedad de plantas, animales, hongos y microorganismos que viven en un espacio determinado, a su variabilidad genética, a los ecosistemas de los cuales forman parte y a los paisajes o regiones donde se ubican. El término incluye los procesos



ecológicos y evolutivos que se dan a nivel de genes, especies, ecosistemas y paisajes.

Biomasa Abreviatura de masa biológica. Término que hace referencia a la cantidad y peso de materia viva producida por plantas, animales, hongos o bacterias.

Biso Secreción en forma de filamentos que produce una glándula del pie de moluscos bivalvos. Funciona como una estructura fijadora a sustratos.

C

Caparazón Estructura rígida, de origen calcáreo u óseo que protege total o parcialmente el cuerpo de tortugas, crustáceos y otros animales.

Celomado Animales que presentan un celoma verdadero, es decir, una cavidad del mesodermo que se forma durante el desarrollo embrionario. Los animales celomados son triblásticos, es decir, poseen tres diferentes capas de tejido: endodermo, mesodermo y ectodermo.

Comunidad Grupo de poblaciones de diferentes especies que comparten un mismo tiempo y espacio.

Composición En ecología, el término composición específica se refiere cada una de las especies que forman parte de una comunidad.

Criptofauna Se refiere a los animales que se mimetizan y/o esconden en el sustrato mediante su coloración, aspecto o comportamiento. A su vez, pueden clasificarse como horadoras o anidadoras, dependiendo si generan oquedades en la roca o sólo llegan a ocupar los espacios disponibles.

Concha Caparazón calcáreo que protege el cuerpo de la mayoría de los moluscos. Se origina como producto de la secreción del epitelio superficial del manto. Posee tres capas denominadas 1)



periostraco, constituida por conquiolina, 2) mesostraco y 3) endostraco de naturaleza calcárea.

D

- Densidad relativa** Relación que existe entre número de organismos por unidad de área.
- Detritívoro** Tipo de alimentación de determinados seres vivos que se basa en el consumo de materia orgánica en descomposición.

E

- Ecdisis** También conocida como muda, es el proceso por el cual los artrópodos se despojan de la capa externa de su cuerpo, ya sea cutícula o exoesqueleto, para permitir el crecimiento del animal durante su desarrollo a la etapa adulta.
- Epifauna** Organismos que habitan sobre el sedimento y asea anclados a él, o bien, con capacidad de desplazarse libremente.
- Errante** Organismo que va de un lugar a otro, sin emplazamiento fijo. En ecología, adjetivo que hace referencia a organismos que pueden desplazarse libremente.
- Especie biológica** Unidad básica de clasificación biológica. Conjunto de organismos con características similares que son capaces de reproducirse y producir descendencia fértil.
- Estacionalidad** Variación periódica y predecible de las épocas del año.
- Estructura** En ecología, la estructura de una comunidad hace referencia a la composición específica, su abundancia y su patrón de distribución en un área determinada, además puede hacer referencia a la red de interacciones entre todos los componentes, bióticos y abióticos de la comunidad.
- Ecosistema** Sistema constituido por una comunidad de organismos (factores bióticos) y el medio en el que viven (factores abióticos).



Epifauna Conjunto de organismos que viven en la superficie de las rocas, ya sea adheridos o moviéndose libremente sobre ellas.

F

Frecuencia Número de veces que aparece algo durante un periodo de tiempo determinado. En este estudio, número de veces que aparece cada una de las especies a lo largo de los muestreos.

G

Grupo funcional Clasificación ecológica de organismos basada en sus requerimientos alimenticios básicos (autótrofos y heterótrofos).

H

Hábitat Conjunto de factores físicos y geográficos que inciden en el desarrollo de una especie o población.

Heterótrofo Organismo incapaz de generar su propio alimento y que se nutre de sustancias elaboradas por otros seres vivos.

Horadador En ecología, organismo que perfora o penetra un sustrato y forma un hueco en él.

I

Infauna Conjunto de organismos que viven entre las partículas de sedimento en el medio acuático, donde pueden construir madrigueras y túneles para su protección.

Intermareal Zona costera que se encuentra sometida al ritmo diario de las mareas. Esta zona queda completamente sin agua durante mareas bajas y totalmente sumergida en mareas altas.

Invertebrado Organismo que carece de columna vertebral ni poseen un esqueleto interno articulado

L



Larva veliger	Larva plantónica de vida libre, característica de moluscos, entre ellos, gasterópodos y bivalvos marinos.
Larva trocófora	Estado larvario de vida libre, característica de la mayoría de moluscos, briozoarios, braquiópodos, y anélidos marinos.
Larva nauplio	Primera larva en el desarrollo de los crustáceos. Pasa por cuatro o cinco subestadios de desarrollo, seguidos por otras etapas larvarias como zoea, mysis y megalopa.

M

Manto	Parte del cuerpo de los moluscos que cubre la masa visceral. Su epitelio superficial secreta la concha de los mismos.
Marea	Movimiento periódico de ascenso y descenso del nivel del mar, debido a fuerzas de atracción que ejercen el Sol y la Luna sobre la Tierra.
Metapoblación	Conjunto de diferentes poblaciones separadas espacialmente, pero que no se encuentran aisladas, sino que mantienen una interconexión por medio de emigraciones e inmigraciones de organismos entre ellas.
Morfotipo	Grupo de organismos morfológicamente similares entre sí y que no puede diferenciarse a simple vista en sus taxones respectivos.

N

Norte	También conocido como frente frío, es un desplazamiento de dos masas de aire con diferente temperatura y/o contenido de vapor de agua, provocando nubosidad y tormentas.
--------------	--

O

Oleaje	Fluctuación del nivel del mar debido a la acción de las olas desplazadas a través de la superficie de mares, océanos, ríos y lagos.
---------------	---



P

Playa	Extensión casi plana de arena o rocas en la orilla del mar, río o lago.
Pleistoceno	Primer época del periodo Cuaternario, que se extiende desde 1.8 millones de años hasta .01 millones de años atrás.
Población	Conjunto de organismos de la misma especie que comparten un mismo tiempo y espacio.
Protostomado	Animal que tiene como característica particular, la formación de la boca a partir del blastoporo
Propiedad emergente	Atributos de una comunidad que pueden medirse a través de diversos parámetros ecológicos, tales como riqueza, abundancia, diversidad, estructura y composición.

R

Rádula	Estructura quitinosa ubicada en la base de la boca de los moluscos que les permite raspar su alimento.
Rel. Interespecífica	También conocidas como interacciones interespecíficas, son relaciones que se establecen entre especies diferentes dentro de una comunidad. Pueden ser de diferentes tipos: competencia, simbiosis, mutualismo, parasitismo, depredación o neutralismo
Rel. Intraespecífica	También conocidas como interacciones intraespecíficas, se refiere a las relaciones establecidas entre organismos pertenecientes a la misma especie. La competencia por espacio y alimento son comunes en este tipo de interacción.
Riqueza específica	Número total de especies de un área determinada.

S

Sedentario	En ecología, ser vivo que se caracteriza por llevar una vida con poco desplazamiento sobre el sustrato.
-------------------	---



Servicio ecosistémico Beneficios que el hombre obtiene de los ecosistemas. Pueden ser clasificados como directos o indirectos. Los primeros se caracterizan por ofrecer provisiones como agua, alimento y otros materiales. Los indirectos se relacionan con el funcionamiento de los ecosistemas, tales como los ciclos del agua y de nutrientes, etc.

Sésil Organismo que vive sujeto a un sustrato y que carece de mecanismos de locomoción.

Submareal En el litoral, la zona submareal se caracteriza por permanecer siempre por debajo del límite inferior de la bajamar.

Supramareal Zona litoral que se encuentra sobre el límite más alto de la pleamar.

V

Valva Cobertura rígida de origen calcáreo, secretado por el manto de algunos moluscos.

Variación estacional Oscilaciones cíclicas, a corto plazo de duración menor o igual a un año.

Z

Zona costera También llamado zona litoral, es la zona de interacción o transición entre el ambiente marino y el terrestre.

Zona Rocosa Intermareal (ZRI) Zona litoral que se encuentra sometida al ritmo diario de las mareas, caracterizada por un sustrato duro.

Zonación Clasificación por zonas tomando en cuenta factores biológicos, físicos o geológicos.



ANEXO VI
RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE VARIANZA

Abundancia de moluscos

Mes; LS Means (Spreadsheet11) Current effect: $F(3, 12)=1.4722$, $p=.27156$ Effective hypothesis decomposition

	Mes	Abundancia - Mean	Abundancia - Std.Err.	Abundancia - -95.00 %	Abundancia - +95.00 %	N
1	Junio	185.5000	65.53975	42.7012	328.2988	4
2	Agosto	131.0000	65.53975	-11.7988	273.7988	4
3	Febrero	275.5000	65.53975	132.7012	418.2988	4
4	Abril	92.0000	65.53975	-50.7988	234.7988	4

Univariate Tests of Significance for Abundancia (Spreadsheet11) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition

	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Intercept	467856.0	1	467856.0	27.22969	0.000215
Mes	75886.0	3	25295.3	1.47221	0.271564
Error	206182.0	12	17181.8		

Abundancia de crustáceos

Mes; Unweighted Means (Spreadsheet5) Current effect: $F(3, 12)=.38651$, $p=.76475$ Effective hypothesis decomposition

	Mes	Abundancia - Mean	Abundancia - Std.Err.	Abundancia - -95.00 %	Abundancia - +95.00 %	N
1	Junio	237.2500	78.23006	66.8013	407.6987	4
2	Agosto	203.5000	78.23006	33.0513	373.9487	4
3	Febrero	293.7500	78.23006	123.3013	464.1987	4
4	Abril	182.2500	78.23006	11.8013	352.6987	4

Univariate Tests of Significance for Abundancia (Spreadsheet5) Sigma-restricted parameterization Effective hypothesis decomposition

	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Intercept	840430.6	1	840430.6	34.33164	0.000077
Mes	28385.2	3	9461.7	0.38651	0.764752
Error	293757.2	12	24479.8		

Riqueza de Moluscos

Mes; LS Means (Spreadsheet1) Current effect: $F(3, 12)=4.9682$, $p=.01813$ Effective hypothesis decomposition

Mes	Riqueza - Mean	Riqueza - Std.Err.	Riqueza - -95.00 %	Riqueza - +95.00 %	N



1	Junio	12.75000	1.278834	9.96366	15.53634	4
2	Agosto	10.75000	1.278834	7.96366	13.53634	4
3	Febrero	17.50000	1.278834	14.71366	20.28634	4
4	Abril	13.00000	1.278834	10.21366	15.78634	4

Univariate Tests of Significance for Riqueza (Spreadsheet1) Sigma-restricted parameterization
Effective hypothesis decomposition

	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Intercept	2916.000	1	2916.000	445.7580	0.000000
Mes	97.500	3	32.500	4.9682	0.018129
Error	78.500	12	6.542		

Tukey HSD test; variable Riqueza (Spreadsheet1) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests
Error: Between MS = 6.5417, df = 12.000

Mes	{1} - 12.750	{2} - 10.750	{3} - 17.500	{4} - 13.000
1 Junio		0.692965	0.089685	0.999054
2 Agosto	0.692965		0.013288	0.612702
3 Febrero	0.089685	0.013288		0.112727
4 Abril	0.999054	0.612702	0.112727	

Riqueza de Crustáceos

Mes; LS Means (Spreadsheet1) Current effect: F(3, 12)=4.7042, p=.02148 Effective hypothesis decomposition

Mes	Riqueza - Mean	Riqueza - Std.Err.	Riqueza - -95.00 %	Riqueza - +95.00 %	N
1 Junio	16.75000	2.064078	12.25276	21.24724	4
2 Agosto	10.75000	2.064078	6.25276	15.24724	4
3 Febrero	18.00000	2.064078	13.50276	22.49724	4
4 Abril	21.50000	2.064078	17.00276	25.99724	4

Univariate Tests of Significance for Riqueza (Spreadsheet1) Sigma-restricted parameterization
Effective hypothesis decomposition

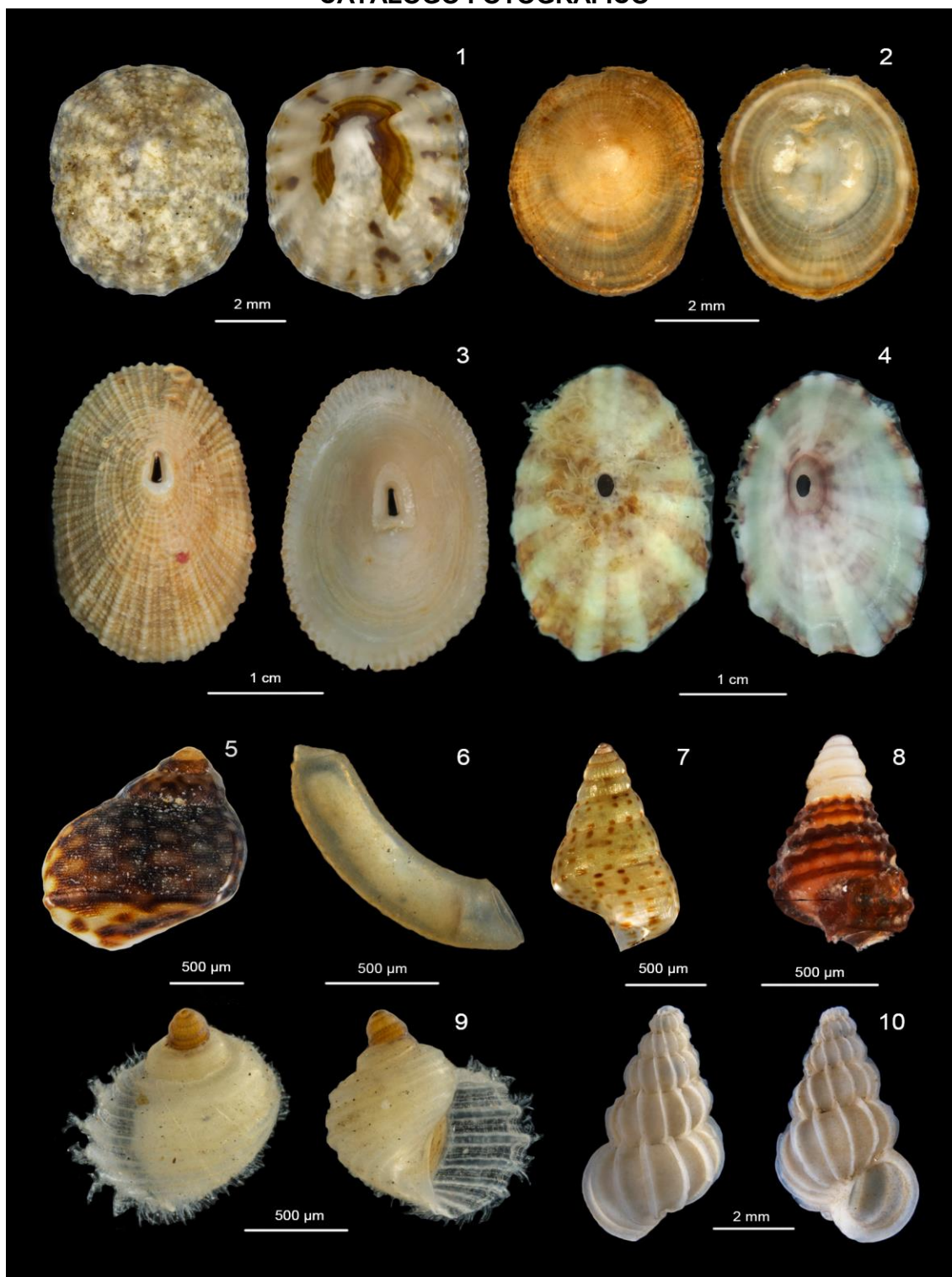
	SS	Degr. of - Freedom	MS	F	p
Intercept	4489.000	1	4489.000	263.4132	0.000000
Mes	240.500	3	80.167	4.7042	0.021482
Error	204.500	12	17.042		

Tukey HSD test; variable Riqueza (Spreadsheet1) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests
Error: Between MS = 17.042, df = 12.000

Mes	{1} - 16.750	{2} - 10.750	{3} - 18.000	{4} - 21.500
1 Junio		0.222347	0.972575	0.400803
2 Agosto	0.222347		0.113560	0.014479
3 Febrero	0.972575	0.113560		0.639000
4 Abril	0.400803	0.014479	0.639000	

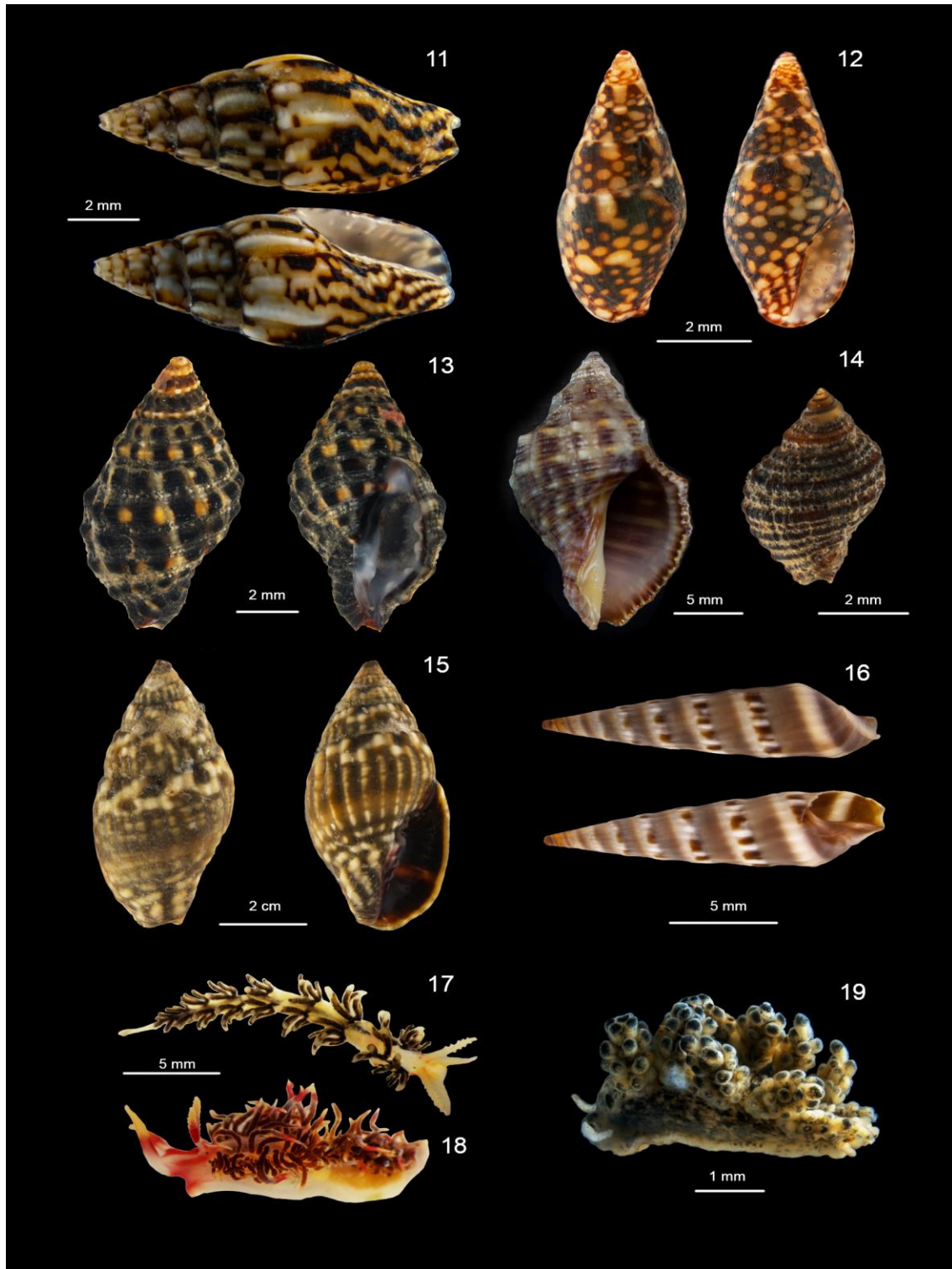


ANEXO VII
CATÁLOGO FOTOGRÁFICO



1. *Eoacmaea pustulata* 2. *Patella* sp. 3. *Diodora cayenensis* 4. *Fissurella rosea* 5. *Echinolittorina meleagris* 6. *Caecum circumvolutum* 7. *Vitreolina* sp. 8. *Cerithiopsis* sp. 9. *Fossarus orbigny*
10. *Epitonium albidum*.





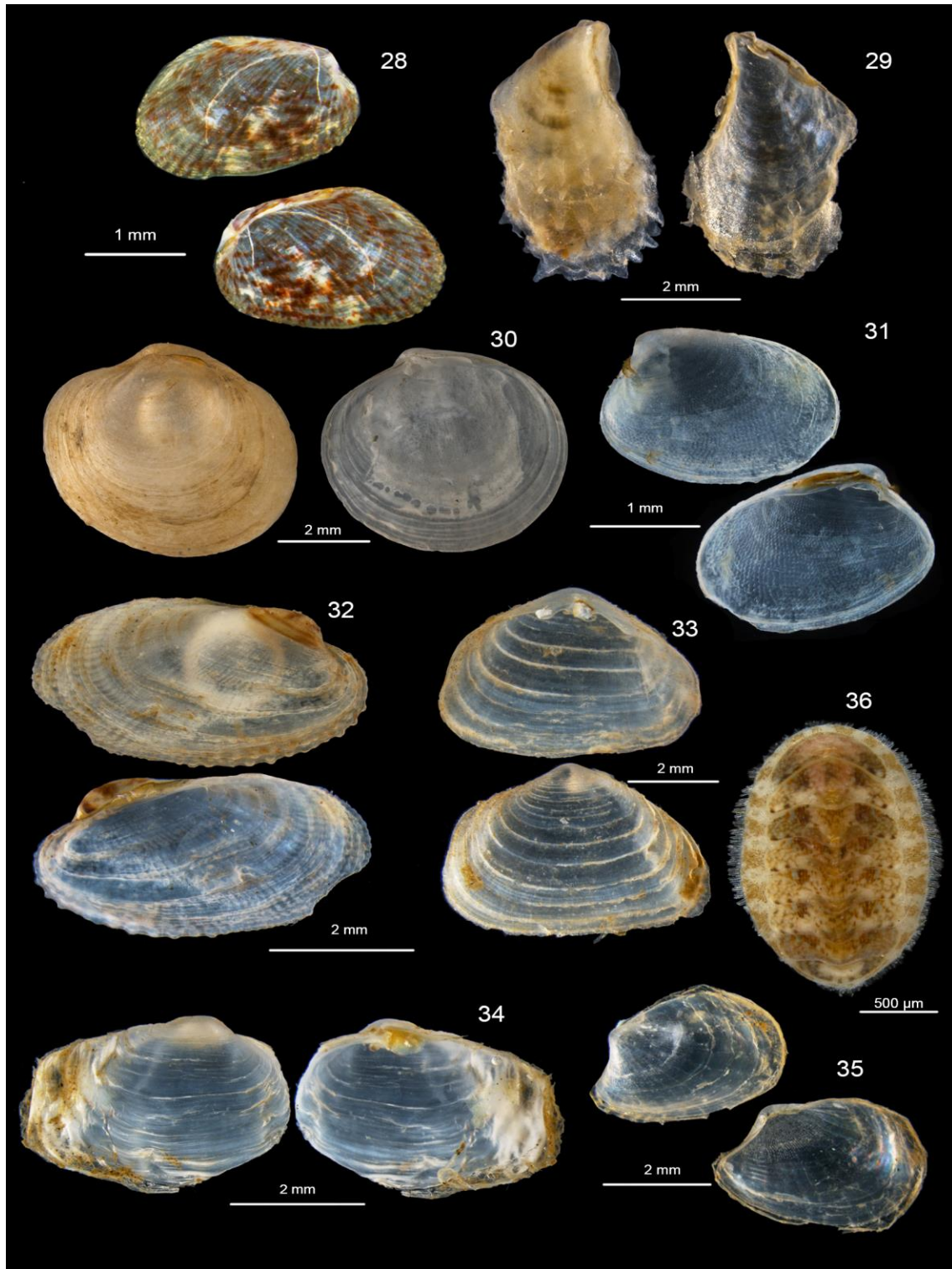
11. *Costoanachis avara* 12. *Mitrella ocellata* 13. *Morula nodulosa* 14. *Stramonita rustica*
 15. *Neotiara nodulosa* 16. *Impages salleana* 17. *Learchis poica* 18. *Phidiana lynceus* 19. *Doto*
chica.





20. *Turbonilla* sp. 21. *Arca imbricata* 22. *Barbatia domingensis* 23. *Fugleria tenera* 24. *Barbatia candida* 25. *Brachidontes exustus* 26. *Leiosolenus aristatus* 27. *Leiosolenus bisulcatus*.





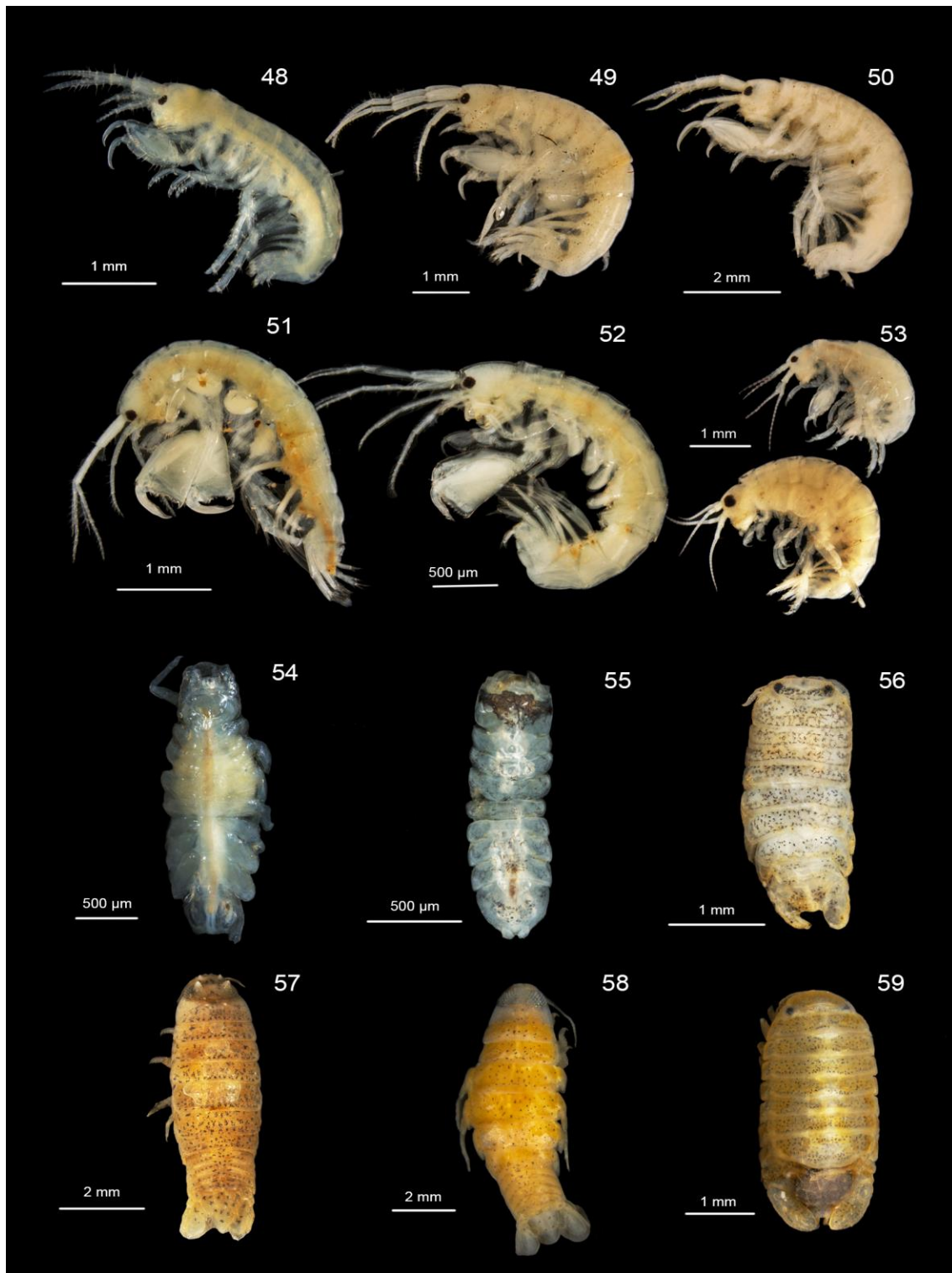
28. *Musculus lateralis*. 29. *Isognomon bicolor* 30. *Diplodonta punctata* 31. *Petricola* sp.
 32. *Papyridea* sp. 33. *Cumingia lamellosa* 34. *Sphenia fragilis* 35. *Hiatella* sp. 36. *Lepidochitona bullocki*.





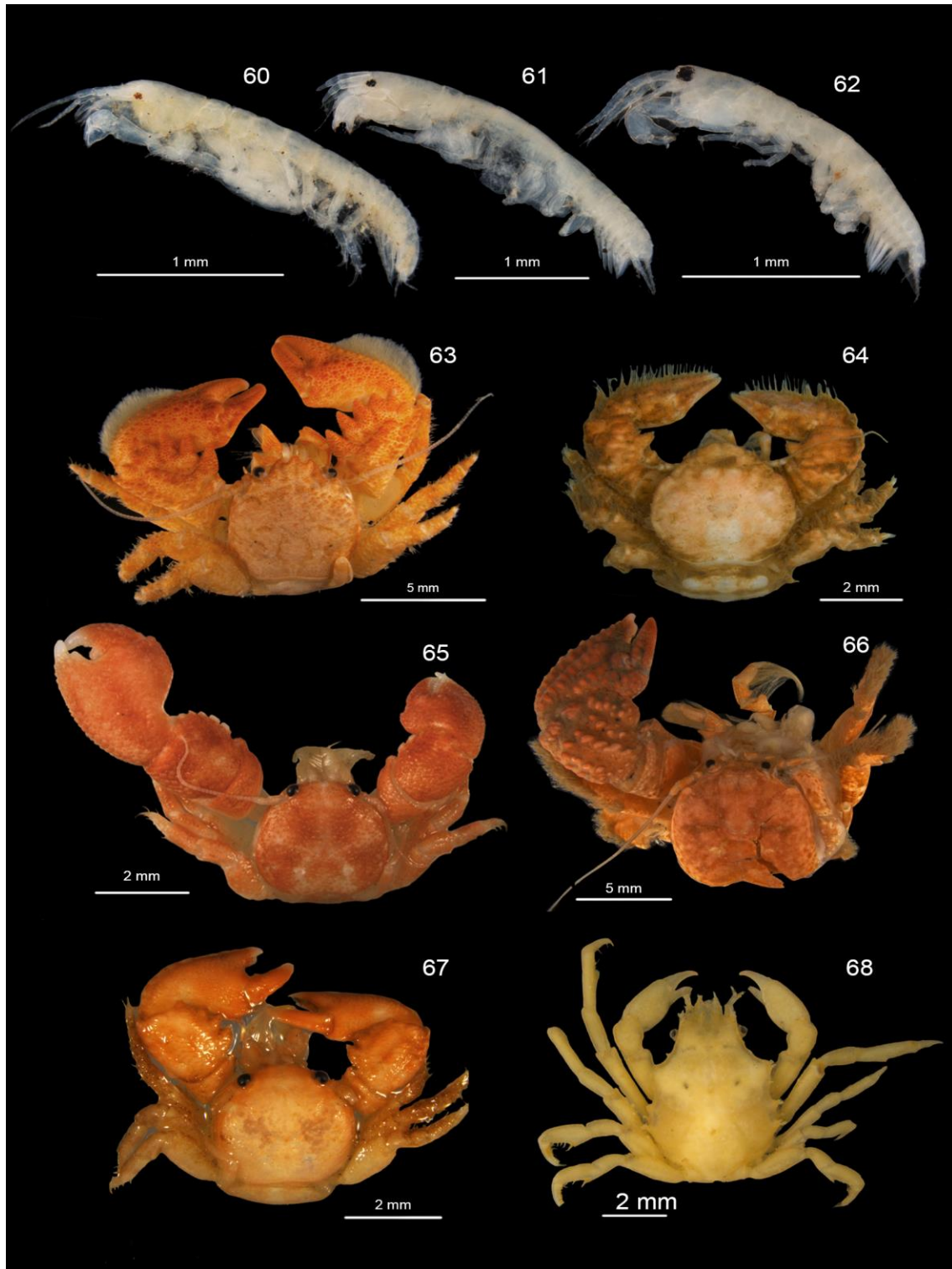
37. *Chthamalus fragilis* 38. *Megabalanus tintinnabulum* 39. *Leucothoe* sp. 40. *Bemlos* sp. 41. *Caprella equilibra* (Macho arriba, hembra abajo) 42. *Podocerus* sp. 43. *Americorophium* sp. 44. *Apocorophium* sp. 45. *Gammaropsis togoensis* 46. *Latigammaropsis togoensis* 47. *Melita nitida*.





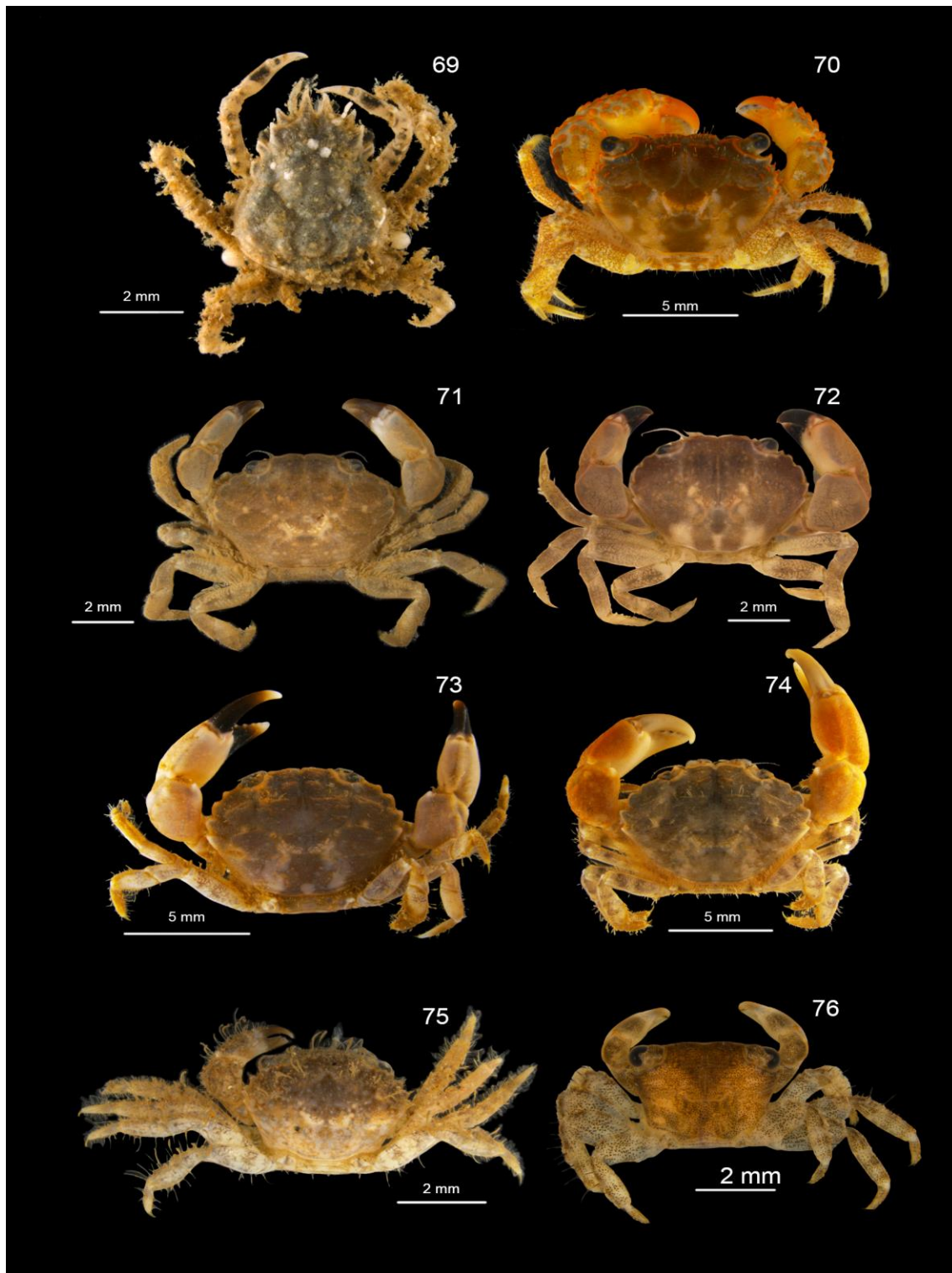
48. *Elasmopus levis* 49. *Elasmopus rapax* 50. *Elasmopus spinidactylus* 51. *Quadrimaera miranda*
 52. *Quadrimaera* sp. 53. *Protohyale macrodactyla* (Macho arriba, hembra abajo) 54. *Carpias* sp.
 55. *Joeropsis rathbunae* 56. *Colopisthus parvus* 57. *Excorallana sexticornis* 58. *Excorallana*
tricornis 59. *Dynamenella* sp.





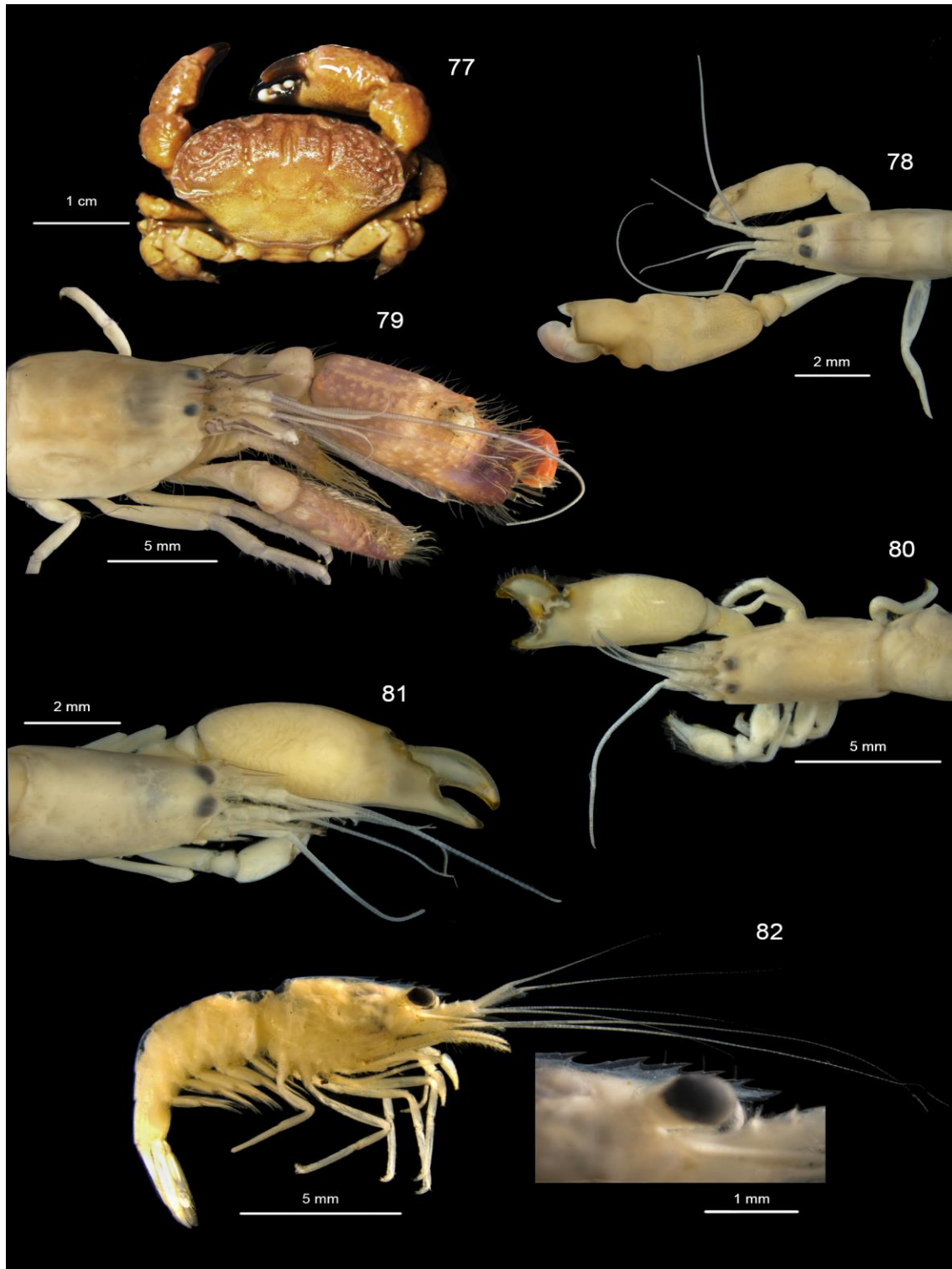
60. *Zeuxo coralensis* 61. *Alloleptocheilia longimana* 62. *Condrochelia ortizi* 63. *Clastotoechus nodosus* 64. *Megalobrachium soriatum* 65. *Neopisosoma angustifrons* 66. *Pachycheles monilifer* 67. *Petrolisthes jugosus* 68. *Acanthonix petiverii*.





69. *Omalacantha antillensis* 70. *Eriphia gonagra* 71. *Eurypanopeus ater* 72. *Panopeus occidentalis*
73. *Panopeus* sp.1 74. *Panopeus* sp.2 75. *Pilumnus sayi* 76. *Pachygrapsus transversus*.





77. *Ozius reticulatus* 78. *Alpheus bouvieri* 79. *Alpheus malleator* 80. *Synalpheus curacaoensis*
81. *Synalpheus fritzmuelleri* 82. *Lysmata wurdemanni*.

