

Variación espacio-temporal de moluscos y macroalgas en sustratos rocosos intermareales en la bahía de Mazatlán

Cristina Vega *, Celia Olabarria ** & José Luis Carballo *

Resumen

Variación espacio-temporal de moluscos y macroalgas en sustratos rocosos intermareales en la bahía de Mazatlán. El objetivo de este estudio fue describir y comparar las asociaciones de moluscos y macroalgas en cuatro ecosistemas intermareales rocosos de la bahía de Mazatlán, Pacífico de México. Se recolectaron un total de 90 especies de moluscos y 47 especies de macroalgas. La mayor abundancia de moluscos y macroalgas se presentó en marzo de 1998, con 88 individuos/m² y 18.53 g/m², respectivamente. El mayor número de especies de moluscos se registró en octubre de 1998 con 66 especies mientras que en noviembre de 1998 se registró el mayor número de especies de macroalgas con 33 especies. Las especies más abundantes de moluscos fueron *Barleia alderi*, *Fartulum* sp., *Tricolia perforata*, *Cerithium menkei*, y de macroalgas fueron *Agardhiella tenera*, *Amphiroa misakiensis* y *Caulerpa sertularoides*. La estructura de estos agregados varió espacial y temporalmente. La composición de moluscos fue diferente en las cuatro localidades y también presentó mayor heterogeneidad temporal que las macroalgas, las cuales fueron más parecidas entre sí. Las diferencias espaciales entre las

Abstract

Spatio-temporal variation of mollusks and macroalgae in intertidal rocky substrates in Mazatlán Bay. The aim of this study was to describe and to compare the mollusk and macroalgae assemblages in four intertidal tropical shores from Mazatlán Bay, Mexican Pacific. A total of 90 species of mollusks and 47 of macroalgae were collected. The highest abundance of mollusks and macroalgae was reported in March, 1998, with 88 individual/m² and 18.53 g/m², respectively. The highest species richness of mollusks and macroalgae was registered in October, 1998, with 66 species, and November, 1998 with 33 species, respectively. *Barleia alderi*, *Fartulum* sp., *Tricolia perforata*, *Cerithium menkei* were the most abundant mollusk species, and *Agardhiella tenera*, *Amphiroa misakiensis*, *Caulerpa sertularoides* were the most abundant macroalgae. The structure of these groups varied in space and in time. The mollusk composition was different in the four localities, and they presented higher temporal heterogeneity than macroalgae, which were more similar among them. The spatial differences found between mollusks and macroalgae assemblages were due to the dominance of a few mollusk species,

Résumé

L'espace-temps la variation de mollusques et de macroalgues en intertidale substrats rocheux dans la baie de Mazatlán. L'objectif de cette étude a été de décrire et de comparer les associations de mollusques et macroalgues dans quatre zones inter-marées rocheuses tropicales de la Baie de Mazatlán, Pacifique du Mexique. On a récolté 90 espèces de mollusques et 47 espèces de macroalgues. La plus grande abondance de mollusques (88 individus/m²) et macroalgues (18.53 g/m²) s'est présentée en mars 1998. Le plus grand nombre d'espèces de mollusques (66 espèces) a été enregistré en octobre 1998. De même, le plus grand nombre d'espèces de macroalgues (33 espèces) on a été enregistré en novembre 1998. Les espèces de mollusques les plus abondantes ont été *Barleia alderi*, *Fartulum* sp., *Tricolia perforata* et *Cerithium menkei*. De même, les espèces de macroalgues les plus abondantes ont été *Agardhiella tenera*, *Amphiroa misakiensis* et *Caulerpa sertularoides*. La structure de ces ensembles a varié spatialement et temporairement. La composition de mollusques a été différente dans les quatre localités et a présenté une plus grande hétérogénéité temporaire que les

* Unidad Académica Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida Joel Montes Camarena s/n, Mazatlán, Sinaloa, México. Tel: 669-99852845 al 48. Fax: 669-99813688
Correos electrónicos: cristina@ola.icmyl.unam.mx, jlcarballo@ola.icmyl.unam.mx

** Departamento de Ecología e Biología Animal, Área Ecología, Universidad de Vigo, Campus Lagoas-Marcosende, 36200 Vigo, Pontevedra, España
Correo electrónico: colabarria@uvigo.es

asociaciones de moluscos y macroalgas fueron principalmente debidas a la dominancia de unas pocas especies de moluscos, que utilizan a las macroalgas como alimento y refugio. Esto sugiere que los procesos que afectan a las comunidades macroalgales a lo largo de la bahía de Mazatlán son diferentes u operan a diferentes escalas espacio-temporales que aquellos que afectan a las comunidades de moluscos. La correlación negativa entre la abundancia de macroalgas y moluscos herbívoros sugiere que el ramoneo de los moluscos podría estar afectando a la comunidad de algas.

which are known that use macroalgae as food and refuge. This suggests that processes affecting macroalgal assemblages along Mazatlán Bay are different or operate at different spatio-temporal scales than those affecting mollusk assemblages. There was a significant negative correlation between macroalgae and mollusk herbivores abundance, which suggests that a possible grazing pressure on macroalgae by mollusks.

macroalgues, lesquelles ont été plus semblables entre eux. Les différences spatiales entre les associations de mollusques et macroalgues ont été dues principalement à la dominance de quelques espèces de mollusques qui utilisent macroalgues comme aliment et refuge. Ceci suggère que les processus qui affectent les communautés de macroalgues de la baie de Mazatlán sont différents ou opèrent à différentes échelles spatio-temporelles que ceux qui affectent les communautés de mollusques. La corrélation négative entre l'abondance de macroalgues et mollusques herbivores suggère que le pâturage des mollusques pourrait affecter la communauté d'algues.

Palabras clave: Asociaciones, comunidad, ecología, patrones, ramoneo.

Key words: Assemblages, communities, ecology, grazing, patterns.

Mots clefs: Assemblages, communautés, écologie, le pâturage, les modes.

Introducción

Los ecosistemas rocosos intermareales son ambientes heterogéneos espacio-temporalmente que albergan a una gran variedad de organismos bénticos, como moluscos y macroalgas (Benedetti-Cecchi *et al.* 2001, Olabarria & Chapman 2001, Foster *et al.* 2003). Hay evidencias de que los procesos que generan estas variaciones naturales operan a diferentes escalas de espacio y tiempo (Menge 1976, Dayton & Tegner 1984, Underwood & Chapman 1998). Históricamente, se ha dedicado mucha atención al estudio de la influencia del ambiente físico en las comunidades intermareales (Dayton 1971, Sousa 1984, Bell *et al.* 1997). En este sentido, es un hecho que las variaciones locales en el clima (particularmente generadas por fluctuaciones de olas y mareas) afectan los patrones abióticos tales como la salinidad (Dawes *et al.* 1978), insolación (Littler & Arnold 1980), la temperatura y la desecación (Schonbeck & Norton 1978, Williams & Morritt 1995), los

vientos (Bertness *et al.* 1996) y la exposición al oleaje (McQuaid & Branch 1984).

En el caso de las macroalgas, se han señalado como factores estructuradores muy importantes a los factores físicos locales como la temperatura, la desecación, la sedimentación, el relieve del fondo y la altura de las olas (Kaehler & Williams 1996, Chapman & Underwood 1998, Carballo *et al.* 2002, Ochoa-Izaguirre *et al.* 2002). También ha sido registrado que la depredación por herbívoros genera cambios en la estructura de las comunidades de macroalgas intermareales (Williams 1993, Foster *et al.* 2003). En el caso de comunidades animales, los trabajos se han enfocado principalmente al estudio de factores como la depredación, la competencia, la selección de hábitat, las interacciones bióticas y las perturbaciones antropogénicas (Paine 1966, Underwood 1978, Underwood & Jernakoff 1981, Siegfried *et al.* 1985, Lasiak 1991).

La bahía de Mazatlán es una bahía abierta, localizada al sureste del golfo de California. En

el verano, las aguas tropicales del sur tienen influencia sobre la bahía contrastando con vientos esporádicos que inducen surgencias en el invierno. La región es afectada por tormentas tropicales, generando oleaje que es principalmente recibido de una dirección noroeste-oeste (Anónimo 1998). El transporte litoral dominante en el área es hacia el noroeste, a lo largo de la línea de costa, con movimiento de arena hacia la línea de playa y mar abierto (Montaño & Páez-Osuna 1990). Estas características hacen de la bahía de Mazatlán un área de estudio muy interesante para el estudio de los procesos que afectan a las comunidades intermareales allí asentadas. Aunque se han realizado diversos estudios en el área (e.g. Alonso-Rodríguez *et al.* 2000, Soto-Jiménez *et al.* 2001, Carballo *et al.* 2002, Carballo & Ávila 2005, Carballo 2006), el conocimiento de la variabilidad espacio-temporal de las comunidades bénticas intermareales, así como de los procesos que la generan es aún escasa.

Un primer paso para entender los procesos ecológicos en esta área es conocer los patrones de variación espacio-temporal de los organismos bénticos. El objetivo de este estudio fue describir y comparar las comunidades de moluscos y macroalgas en diferentes ecosistemas intermareales rocosos y a lo largo del tiempo. Además, se examinaron las posibles causas de la variabilidad espacial y temporal.

Material y métodos

Localidades de estudio

El estudio se llevó a cabo en cuatro playas rocosas localizadas a lo largo de la bahía de Mazatlán, Pacífico de México. El clima en el área de estudio es cálido y subhúmedo con veranos lluviosos y con una precipitación media anual de 887.9 mm (Anónimo 2002). El área de estudio comprendió una zona de 15 km, entre Cerro del Crestón (E1) (23°10'N; 106°26'W) y Punta Cerritos (E4) (23°16'N; 106°30'W) (Fig. 1). Las localidades E1 y E2 se consideran áreas expuestas. Las localidades E3

y E4 estuvieron apartadas de la ciudad de Mazatlán (a unos 15 km de distancia), ubicadas en zonas protegidas y cercanas a plataformas arenosas. La localidad E1 estuvo localizada a 300 m de un desagüe de aguas negras. Las localidades E2 y E4 recibieron descargas moderadas de arena gruesa re-suspendida por la turbulencia del agua en invierno. Las características de las localidades de muestreo fueron las siguientes: E1 es una pendiente suave, expuesta a la costa orientada hacia el oeste; E2 estuvo en la costa expuesta, con una pendiente muy pronunciada, también orientada al oeste; E3 estuvo ubicada sobre una pendiente suave cercana a una plataforma arenosa, orientada hacia el este, E4 estuvo en una pendiente suave de plataforma rocosa arenosa orientada hacia el noroeste.

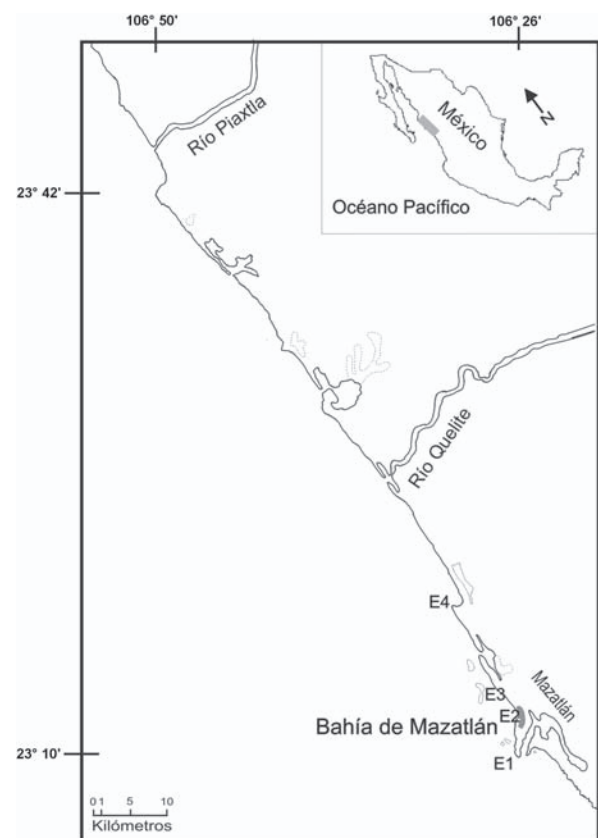


Figura 1. Localidades del área de estudio.

Recolección de muestras

El muestreo cuantitativo se realizó de acuerdo al área mínima calculada en un estudio preliminar (Carballo *et al.* 2002). Para el muestreo se dispuso de tres transectos y en cada uno de ellos se extrajeron al azar cuatro cuadrantes (0.25 m²) sin que se solaparan, intentando abarcar desde la zona media de marea hasta la zona inferior, para dar un total de 3 m² de área de muestreo en cada localidad. Las muestras fueron tomadas raspando con una espátula la superficie de cada cuadrante. Posteriormente, los organismos recolectados fueron llevados al laboratorio. Las macroalgas fueron examinadas bajo un microscopio estereoscópico para su clasificación. Para calcular la biomasa (g peso seco/m²), todas las macroalgas fueron secadas en una estufa a 60°C hasta que se obtuvo un peso constante. Los moluscos estudiados fueron los que quedaron en una malla de 0.5 mm al ser tamizados a través de ésta, fueron almacenados en tubos con alcohol al 70% y después identificados a nivel de especie cuando fue posible. Los moluscos fueron contados para obtener la densidad de las especies. La clasificación y determinación de las especies se realizó utilizando bibliografía especializada, para moluscos: Bartsch (1910, 1920), Baker *et al.* (1928, 1938), Olsson (1961), Keen (1971) y Skoglund (1992, 1994); y para macroalgas: Setchell & Gardner (1920, 1924), Dawson (1949, 1954, 1956, 1961, 1962a, 1962b, 1963), Hollenberg & Dawson (1961), Joly (1967) Abbott & Hollenberg (1976), Abbott (1983) y Wynne (1986).

Para determinar si los patrones espaciales eran consistentes en el tiempo, el muestreo se realizó cuatro veces (noviembre 1997, marzo 1998, julio 1998 y octubre 1998). Las muestras se tomaron en la misma localidad, en el mismo sitio, en cada época de muestreo.

Análisis de los datos

Se utilizaron métodos univariantes y multivariantes para el análisis de los datos biológicos. También se llevaron a cabo técnicas multivariantes no-paramétricas usando el

programa estadístico PRIMER (Clarke & Warwick 1994). Las matrices de similitud fueron construidas usando el índice de Bray-Curtis, previa transformación de los datos mediante la raíz cuarta de la abundancia y biomasa de las especies, para homogeneizar el orden de magnitud entre valores. Se usó un análisis de ordenación nMDS (non-metric multidimensional scaling) para originar ordenaciones bidimensionales. Las especies principales responsables de la disimilitud entre localidades de muestreo fueron identificadas utilizando el programa de computación SIMPER (Clarke 1993). La significancia y origen de las diferencias entre las localidades y épocas de muestreo fueron analizadas usando un análisis de similitud ANOSIM (Clarke 1993), que evalúa la significancia de las diferencias entre agrupaciones predefinidas de las réplicas (tres en nuestro caso) contra una serie de simulaciones azarosas. Se utilizó el índice de heterogeneidad (R_i) basado en valores R ANOSIM (Carballo *et al.* 2002):

$$R_i = R_t/N$$

donde R_t es el total (suma) de todos los R obtenidos en la comparación de pares para un nivel de significancia particular en un tiempo dado (i) y N es el número máximo de pares comparados para un número dado de localidades (n); N = n(n-1)/2. Este índice mide la dispersión entre las cuatro localidades de muestreo en cada época de muestreo. El índice varía de 0 a 1 (alta heterogeneidad). Es alto cuando hay una variabilidad espacial alta entre los diferentes asentamientos. Es muy útil para marcar comparaciones espacio-temporales entre los diferentes asentamientos (Carballo *et al.* 2002).

El índice de diversidad de Shannon-Wiener fue calculado para cada muestra y su variación entre las diferentes épocas y localidades fue analizado por un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías. La época y la localidad fueron factores al azar con cuatro niveles. La homogeneidad de las varianzas fue

examinada usando la prueba de Cochran y los datos fueron transformados con el logaritmo para eliminar la heterogeneidad entre varianzas. El ANDEVA fue seguido por la prueba a posteriori de la prueba Student-Newman-Keuls (SNK tests). Además, se utilizó un ANDEVA de dos vías para comprobar si había variación espacial y temporal en la distribución de las especies que contribuyen más en la discriminación entre localidades y épocas. También se realizaron correlaciones de Pearson entre las abundancias de las comunidades de moluscos y macroalgas, para determinar si existe relación entre estas comunidades.

Resultados

Moluscos

Se recolectaron un total de 12,272 individuos

pertenecientes a 90 especies: 66 gasterópodos, nueve bivalvos y nueve quitones. Los gasterópodos fueron los más abundantes (~69%), seguido de los bivalvos (~30%) y los quitones (~2%). Las especies más comunes y abundantes fueron *Fartulum* sp., *Barleeia alderi* (Carpenter, 1857), *Cerithium menkei* Carpenter, 1857, *Siphonaria maura* Sowerby, 1835, *Tricolia perforata* (Philippi, 1848), *Parviturbo conceptionensis* (Lowe, 1935) y *Parvanachis pygmaea* (Sowerby, 1832). Todas estas especies estuvieron presentes en todas las localidades, pero sus abundancias variaron fuertemente de localidad a localidad y en el tiempo.

El mayor número de especies se presentó en octubre de 1998 (66 especies) mientras que el menor se presentó en noviembre de 1997 (43 especies). El mayor número de individuos se registró en marzo y julio de 1998 (Tabla I). Los individuos de las especies más abundantes

Tabla I. Abundancia media de las especies más importantes por época y por localidad. Los moluscos están representados en individuos/m² y las macroalgas en g/m². El valor entre paréntesis representa la desviación estándar.

Moluscos	Localidad				Época			
	E1	E2	E3	E4	Nov '97	Mar '98	Jul '98	Oct '98
<i>Barleeia alderi</i>	49 (21)	128 (46)	74 (19)	24 (7)	67 (18)	88 (35)	85 (56)	35 (14)
<i>Cerithium menkei</i>	0	20 (13)	46 (16)	4 (2)	31 (20)	15 (17)	4 (4)	20 (12)
<i>Fartulum</i> sp.	14 (7)	33 (19)	130 (63)	248 (83)	111 (75)	132 (75)	157 (103)	24 (12)
<i>Parvanachis pygmaea</i>	0	2 (1)	6 (4)	7 (3)	2 (1)	2 (2)	6 (4)	6 (3)
<i>Parviturbo conceptionensis</i>	4 (2)	14 (7)	1(1)	3 (3)	0	11 (5)	3 (2)	7 (7)
<i>Siphonaria maura</i>	2 (1)	2 (0.4)	20 (9)	39(15)	9 (9)	19 (11)	9 (5)	25 (20)
<i>Tricolia perforata</i>	0	0	2 (1)	45(26)	0	11 (13)	27 (31)	8 (7)
Macroalgas								
<i>Agardhiella tenera</i>	9.14 (10.55)	7.06 (8.16)	0	0	16.2 (10.9)	0	0	0
<i>Amphiroa misakiensis</i>	18.38 (8.18)	22.5 (8.16)	5.43 (4.46)	3.27 (0.98)	8.6 (4)	18.51 (9)	12.62 (9.8)	9.85 (7.2)
<i>Caulerpa sertularioides</i>	0	0.27 (0.31)	11.67 (5.52)	8.51 (3.8)	0.54 (0.34)	3.44 (2)	7.04 (4.7)	9.44 (5.4)
<i>Chaetomorpha antennina</i>	6.13 (2.27)	10.06 (3.91)	0	0				
<i>Hypnea pannosa</i>	1.06 (0.99)	1.18 (0.82)	4.96 (2.14)	2 (1.4)	0.02 (0.02)	2.48 (1.5)	1.81 (1.2)	4.85 (1.6)
<i>Padina durvillaei</i>	1.49 (1.3)	1.34 (0.73)	2.04 (1.52)	7.51 (3.84)	0.11 (0.6)	6.3 (3.4)	4.02 (1.2)	1.95 (1.9)
<i>Ulva lactuca</i>	9.19 (6.13)	5.43 (4.8)	0	0.02 (0.02)	0.12 (0.13)	0.02 (0.02)	5.65 (5.25)	4.43 (1.28)

como *B. alderi* y *Parviturbo conceptionensis* tuvieron su valor máximo en marzo de 1998, mientras que *T. perforata* y *Fartulum* sp., fueron más abundantes en julio de 1998.

Macroalgas

Se recolectaron un total de 47 especies de macroalgas (~6,573 g/m²). Las algas rojas fueron las más dominantes en cuanto a espacio ocupado (31 especies), seguidas de las algas verdes (11 especies) y las algas pardas (cinco especies). Las algas rojas *Agardhiella tenera* (Schmitz, 1886), *Amphiroa misakiensis* Yendo, 1902 e *Hypnea pannosa* Agardh, 1822 representaron ~42% de la biomasa, seguidas del alga verde *Caulerpa sertularoides* (Howe, 1905) (~11% de biomasa) y el alga parda *Padina durvillaei* Bory, 1827 (~7% de biomasa). La abundancia de estas especies varió entre localidades y en el tiempo. Por ejemplo, *Agardhiella tenera* presentó la mayor abundancia en la localidad E1 y sólo apareció en noviembre de 1997 (Tabla I), mientras que *Amphiroa misakiensis* estuvo presente en todo el periodo de estudio. El mayor número de especies se registró en noviembre de 1997 (33 especies), mientras que el menor se registró en marzo de 1998 (25 especies). La mayor biomasa de algas se presentó en marzo de 1998, siendo *A. misakiensis* y *P. durvillaei* las más representativas de la época.

Estructura de las comunidades

La diversidad de los moluscos no mostró variación espacial y/o temporal (Localidad: $F_{3,9} = 0.68, p > 0.05$; Tiempo: $F_{3,9} = 2.58, p > 0.05$). En contraste, la diversidad de las macroalgas mostró cambios espaciales significativos (Localidad: $F_{3,9} = 4.21, p < 0.05$). La diversidad en las localidades E1 y E4 fue más alta que las localidades E3 y E2 (prueba SNK: $E1 = E4 > E2 = E3, p < 0.05$).

Los análisis de varianza de las especies de moluscos y macroalgas más comunes mostraron diferencias significativas en la abundancia media entre localidades y/o épocas. Por ejemplo, *Fartulum* sp. y *C. menkei* mostraron diferencias significativas entre

localidades ($F_{3,9} = 5.29, p < 0.05$; $F_{3,9} = 10.37, p < 0.01$, respectivamente), mientras que *B. alderi* y *S. maura* mostraron diferencias significativas entre épocas ($F_{3,9} = 4.38, p < 0.05$; $F_{3,9} = 5.56, p < 0.01$, respectivamente). La macroalga *A. misakiensis* mostró diferencias significativas entre épocas ($F_{3,9} = 6.86, p < 0.01$), mientras que *C. sertularoides* mostró diferencias significativas entre localidades ($F_{3,9} = 3.34, p < 0.05$). La abundancia media de *A. tenera* varió significativamente entre localidades, pero los patrones no fueron consistentes en el tiempo, e.g. interacción tiempo por localidad ($F_{9,32} = 2.72, p < 0.01$).

El análisis de ordenación nMDS reveló diferencias considerables en la estructura de las comunidades de moluscos entre localidades; agrupándose las localidades E1 y E2, separadas claramente de las localidades E3 y E4, que a su vez estaban agrupadas (Fig. 2A). Las muestras de la localidad E4 se agruparon aparte de las muestras de la localidad E3. Aunque las localidades E1 y E2 estuvieron separadas una de la otra, hubo gran variabilidad entre localidades, e.g. alta variabilidad entre réplicas, esto sugiere la existencia de fuentes relevantes de variación entre estos grupos (Fig. 2A). En contraste, las comunidades macroalgales de las localidades E3 y E4 estuvieron en un mismo grupo y claramente separadas de las muestras de las localidades E1 y E2 (Fig. 2B).

De acuerdo al análisis ANOSIM, se detectaron diferencias significativas entre localidades y épocas en las comunidades de moluscos y macroalgas (Tabla II). En las comunidades de moluscos se detectaron diferencias significativas entre todos los pares de localidades analizadas. En las comunidades macroalgales, las comparaciones pareadas mostraron diferencias significativas entre todos los pares de localidades, excepto entre E1 versus E2 y E3 versus E4, que no difirieron significativamente. La estructura de la comunidad varió significativamente entre las diferentes épocas. La estructura de la comunidad de moluscos mostró sus máximas diferencias en marzo y octubre de 1998. La

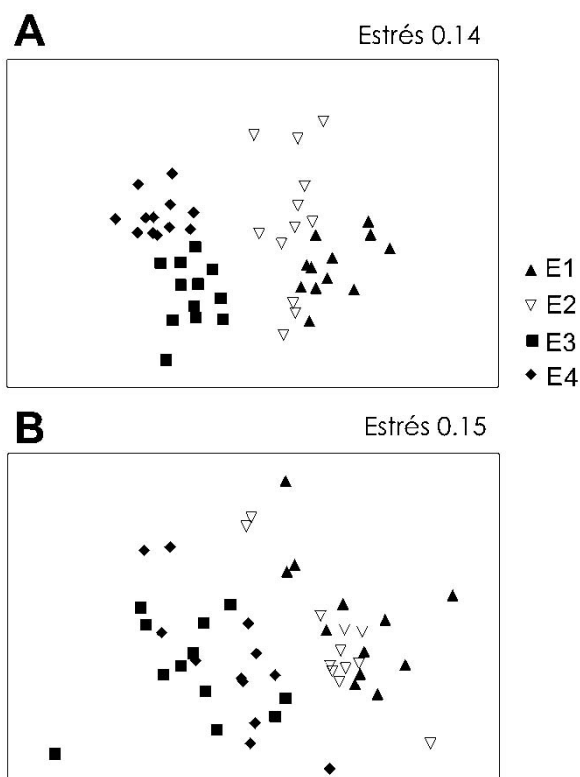


Figura 2. Ordenación Multi-dimensional (nMDS) de las muestras de las localidades E1, E2, E3 y E4. Estos análisis estuvieron basados en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre las localidades E1, E2, E3 y E4 en noviembre 97, marzo 98, julio 98 y octubre 98. A; comunidades de moluscos, B; comunidades de macroalgas.

estructura de la comunidad de las macroalgas, en noviembre de 1997, fue significativamente diferente del resto de las épocas de muestreo (Tabla II). La comunidad de macroalgas presentó un índice menor de heterogeneidad (R_i) en el tiempo que las comunidades de moluscos (Fig. 3). Estos resultados sugieren que hubo una mayor variabilidad espacial entre las comunidades de moluscos que las comunidades de macroalgas. La heterogeneidad espacial (ver R_i) en las comunidades macroalgales incrementó muy ligeramente hasta alcanzar el valor más alto en octubre de 1998. Sin embargo, la heterogeneidad espacial en las comunidades de moluscos siguió un patrón diferente con el

valor más alto en marzo de 1998 y octubre de 1998.

El análisis SIMPER permitió identificar las especies responsables de las diferencias observadas (Tablas III, IV). El análisis de las comunidades de moluscos reveló diferencias en las disimilitudes entre localidades en un intervalo de 57.23% a 66.49%, dentro de las disimilitudes mínima y máxima obtenidas entre las localidades E1 y E2 y entre las localidades E3 y E4, respectivamente. En el caso de las comunidades macroalgales, el análisis SIMPER reveló grandes diferencias en las disimilitudes entre localidades (71.34% - 89.27%) (Tabla IV). En general, las diferencias en ambas comunidades fueron debidas principalmente a la importancia relativa de algunas especies dominantes, en vez de a los cambios en la composición de las comunidades de localidad a localidad.

Las diferencias entre las comunidades de moluscos son debidas principalmente a las poblaciones de cuatro especies de gasterópodos: *Fartulum* sp., *B. alderi*, *C. menkei* y *S. maura*. Por ejemplo, *Fartulum* sp. y *B. alderi* fueron extremadamente abundantes en la localidad E3, pero raras en E1. En contraste, la abundancia de estas especies fue muy similar entre las localidades E1 y E2, y las localidades E3 y E4. Las comunidades macroalgales de las cuatro localidades fueron diferentes principalmente por las poblaciones de *Amphiroa misakiensis*, *Agardhiella tenera*, *C. sertularoides*, *Chaetomorpha antennina* (Bory

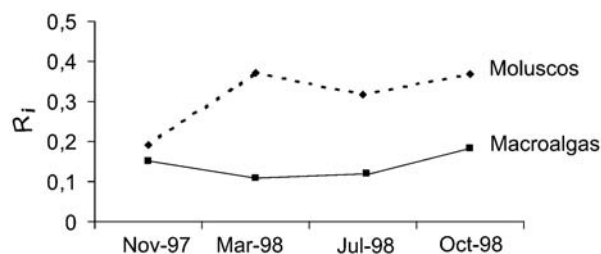


Figura 3. Análisis de heterogeneidad de las comunidades de moluscos y macroalgas (índice de heterogeneidad, R_i) entre las épocas de muestreo.

Tabla II. ANOSIM cruzado de dos vías. Valores de R para la prueba global entre localidades y épocas, y resultados de las pruebas pareadas. Los asteriscos significan el valor de p (*= p<0.05 y **= p<0.001).

Moluscos					
Prueba Global			Prueba Global		
R	Localidad		R	Tiempo	
R Global (localidades) = 0.779**	E1-E2	0.509*	R Global (tiempo) = 0.546**	Noviembre 97-marzo 98	0.509*
	E1-E3	0.972*		Noviembre 97-julio 98	0.694**
	E1-E4	0.963**		Noviembre 97-octubre 98	0.454
	E2-E3	0.667*		Marzo-julio 98	0.657**
	E2-E4	0.806**		Marzo-octubre 98	0.704**
	E3-E4	0.759*		Julio-octubre 98	0.491
Macroalgas					
Prueba Global			Prueba Global		
R	Localidad		R	Tiempo	
R Global (localidades) = 0.469**	E1-E2	0.014	R Global (tiempo) = 0.343**	Noviembre 97-marzo 98	0.454**
	E1-E3	0.523*		Noviembre 97-julio 98	0.685**
	E1-E4	0.843**		Noviembre 97-octubre 98	0.69**
	E2-E3	0.565*		Marzo 98-julio 98	0.185
	E2-E4	0.657**		Marzo 98-octubre 98	0.134
	E3-E4	0.218		Julio 98-octubre 98	0.023

1849) Kütz, *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753 y *P. durvillaei*. Por ejemplo, *U. lactuca* fue muy abundante en la localidad E1 y *A. misakiensis* fue extremadamente abundante en las localidades E1, E2, pero muy rara en la localidad E4 (Tabla I). En la mayoría de los casos, estas observaciones no fueron consistentes en el tiempo (ver comunidad de moluscos). A pesar de que las comunidades de los moluscos fueron significativamente diferentes entre época de muestreo, no hay un patrón claro (Tabla II). Las fluctuaciones en las poblaciones de los gasterópodos *Fartulum* sp., *B. alderi*, *C. menkei*, *S. maura* y *T. perforata* fueron los principales factores responsables de las diferencias detectadas a lo largo del tiempo. Por ejemplo, *T. perforata* fue mucho más

abundante en marzo y julio de 1998, mientras que *C. menkei* fue muy abundante en noviembre de 1997 (Tabla I). Las comunidades macroalgales, en noviembre de 1997, fueron significativamente diferentes de las otras épocas de muestreo debido a los cambios en la producción de *A. misakiensis* y *A. tenera* (Tabla II). La primera especie fue rara en noviembre de 1997, mientras que la segunda fue extremadamente abundante en la misma época (Tabla I).

La correlación de Pearson mostró una correlación negativa significativa entre la biomasa de las macroalgas y los moluscos herbívoros ($r = -0.248$, $p < 0.05$) indicando que los moluscos ejercen algún tipo de presión negativa sobre las macroalgas.

Tabla III. Resultados del análisis SIMPER. Porcentajes de disimilitud entre localidades y porcentaje de disimilitud media (dm) de las especies de moluscos. %= porcentaje de disimilitud.

Especies de moluscos	%	Especies de moluscos	%
E1 versus E2	(dm = 57.23)	Noviembre 97 versus marzo 98	(dm = 57.23)
<i>Barleeia alderi</i>	15.63	<i>Fartulum</i> sp.	14.15
<i>Fartulum</i> sp.	8.47	<i>Barleeia alderi</i>	9.56
<i>Cerithium menkei</i>	7.17	<i>Cerithium menkei</i>	7.93
E1 versus E3	(dm =65.20)	<i>Syphonaria maura</i>	6.08
<i>Fartulum</i> sp.	12.54	<i>Tricolia perforata</i>	3.84
<i>Cerithium menkei</i>	10.63	Noviembre 97 versus julio 98	(dm =65.20)
<i>Barleeia alderi</i>	7.07	<i>Fartulum</i> sp.	17.18
<i>Syphonaria maura</i>	5.48	<i>Barleeia alderi</i>	10.63
E2 versus E3	(dm = 60.26)	<i>Cerithium menkei</i>	7.56
<i>Fartulum</i> sp.	13.48	<i>Tricolia perforata</i>	5.01
<i>Barleeia alderi</i>	11.48	<i>Syphonaria maura</i>	4.66
<i>Cerithium menkei</i>	8.88	Marzo 98 versus julio 98	(dm =60.26)
<i>Syphonaria maura</i>	5.64	<i>Fartulum</i> sp.	18.39
E1 versus E4	(dm = 61.77)	<i>Barleeia alderi</i>	13.79
<i>Fartulum</i> sp.	20.67	<i>Tricolia perforata</i>	7.15
<i>Syphonaria maura</i>	7.70	<i>Syphonaria maura</i>	5.76
<i>Barleeia alderi</i>	6.34	<i>Cerithium menkei</i>	5.04
E2 versus E4	(dm = 60.68)	Noviembre 97 versus octubre 98	(dm = 61.77)
<i>Fartulum</i> sp.	20.39	<i>Fartulum</i> sp.	11.83
<i>Barleeia alderi</i>	11.58	<i>Barleeia alderi</i>	7.90
<i>Siphonaria maura</i>	7.53	<i>Cerithium menkei</i>	7.85
E3 versus E4	(dm = 66.49)	<i>Syphonaria maura</i>	6.35
<i>Fartulum</i> sp.	20.39	Marzo 98 versus octubre 98	(dm = 60.68)
<i>Cerithium menkei</i>	9.39	<i>Fartulum</i> sp.	13.87
<i>Barleeia alderi</i>	7.53	<i>Barleeia alderi</i>	10.26
<i>Syphonaria maura</i>	5.33	<i>Syphonaria maura</i>	6.96
		<i>Cerithium menkei</i>	6.48
		<i>Tricolia perforata</i>	4.98
		Julio 98 versus octubre 98	(dm = 66.49)
		<i>Fartulum</i> sp.	14.87
		<i>Barleeia alderi</i>	9.88
		<i>Tricolia perforata</i>	6.43
		<i>Syphonaria maura</i>	6.27
		<i>Cerithium menkei</i>	5.97

Discusión

El resultado más destacado es que la estructura de la comunidad de moluscos varió significativamente entre las localidades y a lo largo del tiempo, en incluso dentro de una misma localidad, *e.g.* variabilidad entre réplicas en la localidad E2 (Fig. 2A).

Esta alta heterogeneidad espacial puede ser causada por procesos que operan a gran escala (entre localidades) y a pequeña escala (microespacial). A gran escala las diferencias en las características físicas de las localidades consideradas, tales como la pendiente o el grado de exposición, origina diferencias en la estructura de las comunidades de especies

intermareales (e.g. Bell *et al.* 1997, Benedetti-Cecchi *et al.* 2001, De Biasi *et al.* 2003, Adami *et al.* 2004). Perturbaciones tales como la depositación de arena, desechos de aguas negras, también ejercen influencia en los patrones espaciales de las especies (e.g. Taylor & Littler 1982, Littler *et al.* 1983, Underwood 1996, Méndez 2002). A pequeña escala, procesos biológicos como depredación, competencia por espacio, entre otras, pudieran ser los responsables de la variación espacial (Lively *et al.* 1993, Thrush *et al.* 1997).

Lo más interesante de nuestros resultados es que las diferencias fueron debidas principalmente a la variación en la abundancia de *B. alderi*, *Fartulum* sp., *T. perforata*, *C. menkei* y *S. maura*. Todas estas especies, excepto *S. maura*, son microgasterópodos, e.g. gasterópodos con una talla menor a 2 mm como adultos, los cuales se alimentan de algas coralinas, algas rojas, diatomeas o de epifitas pequeñas. Los antecedentes indican que las comunidades de microgasterópodos son muy heterogéneas a escalas espaciales muy pequeñas (Olabarria & Chapman 2001), y los resultados sugieren que parte de la variación espacio-temporal de los moluscos se debe a la disponibilidad de las algas que constituyen su fuente de alimento y resguardo (Underwood 1980, Underwood & Jernakoff 1981, Underwood *et al.* 1983, Dean *et al.* 1989, Williams 1994, Cervin & Åberg 1997).

A diferencia con los moluscos, las macroalgas constituyeron agregados más homogéneos espacialmente (E1 similar a E2, y E3 similar a E4, Fig. 2B). Las diferencias espaciales fueron debidas principalmente a las macroalgas rojas *Amphiroa misakiensis*, *Agardhiella tenera* y *H. pannosa*, a las macroalgas verdes *C. sertularoides*, *C. antennina* y *U. lactuca* y a la alga parda *P. durvillae*. Por su parte, *A. tenera* y *U. lactuca* fueron muy abundantes en las localidades E1 y E2. En cambio, en las localidades E3 y E4 las más abundantes fueron *C. sertularoides*, *P. durvillae* y *H. pannosa*.

En el caso de las macroalgas, no se detectaron variaciones a pequeña escala (entre réplicas dentro de una misma localidad). Esto

sugiere que los procesos que afectan a las comunidades macroalgales a lo largo de la bahía de Mazatlán son diferentes u operan a diferentes escalas espacio-temporales que aquellos que afectan a las comunidades de moluscos. Las localidades E1 y E2 tuvieron en común que estuvieron localizadas en la zona más expuesta de la bahía, mientras que las localidades E3 y E4 estuvieron situadas en zonas protegidas y cercanas a plataformas arenosas. Sin embargo, los cambios temporales (e.g. noviembre de 1997) difirieron significativamente de las otras épocas de muestreo, debido principalmente a la variabilidad en la abundancia de *A. misakiensis* y *A. tenera*.

La abundancia de las algas en sitios intermareales tropicales varía mucho en relación al tiempo y a la escala espacial (Kaehler & Williams 1996). Las características bióticas, como el ramoneo de los herbívoros, han sido registradas como factores clave en la estructura de las comunidades de algas en sitios intermareales rocosos (Williams 1993, Johnson *et al.* 1997). En este estudio, la presión del ramoneo sobre las algas por los moluscos y erizos, pudieron afectar a las comunidades de algas, ya que hubo una correlación negativa significativa entre la biomasa de las macroalgas y los moluscos herbívoros. De acuerdo con Dungan (1986) el ramoneo por lapas limita la cobertura, el establecimiento y la regeneración de las algas. Otros factores como intensidad del calor, desecación, sedimentación, pendiente del sustrato y contaminación son muy importantes en el desarrollo de las comunidades de macroalgas (e.g. Littler & Murray 1975, Kaehler & Williams 1996, Airolti & Virgilio 1998, Chapman & Underwood 1998). El estrés físico debido a la temperatura del agua y a la insolación, ha sido considerado como el factor principal que afecta la distribución de las macroalgas en los trópicos (Kaehler & Williams 1996, Carballo *et al.* 2002). Además, la variabilidad en las tasas de reclutamiento y de mortalidad post-reclutamiento de playa a playa pudo afectar a las comunidades de algas (Chapman &

Tabla IV. Resultados del análisis SIMPER. Porcentajes de disimilitud entre localidades y porcentaje de disimilitud media (dm) de las especies de macroalgas. %= porcentaje de disimilitud.

Especies de macroalgas	%	Especies de macroalgas	%
E1 versus E2	(dm = 71.34)	Noviembre 97 versus marzo 98	(dm = 84.74)
<i>Amphiroa misakiensis</i>	14.30	<i>Amphiroa misakiensis</i>	17.72
<i>Agardhiella tenera</i>	10.69	<i>Agardhiella tenera</i>	11.61
<i>Chaetomorpha antennina</i>	10.03	<i>Padina durvillaei</i>	10.48
<i>Ulva lactuca</i>	8.40	Noviembre 97 versus julio 98	(dm = 88.29)
E1 versus E3	(dm = 89.27)	<i>Amphiroa misakiensis</i>	13.41
<i>Amphiroa misakiensis</i>	14.27	<i>Caulerpa sertularoides</i>	11.12
<i>Caulerpa sertularoides</i>	10.29	<i>Agardhiella tenera</i>	10.83
<i>Ulva lactuca</i>	8.44	Marzo 98 versus julio 98	(dm = 74.36)
<i>Agardhiella tenera</i>	7.47	<i>Amphiroa misakiensis</i>	15.19
E2 versus E3	(dm = 85.88)	<i>Caulerpa sertularoides</i>	10.32
<i>Amphiroa misakiensis</i>	17.29	<i>Padina durvillaei</i>	9.13
<i>Chaetomorpha antennina</i>	12.57	Noviembre 97 versus octubre 98	(dm = 88.63)
<i>Caulerpa sertularoides</i>	10.34	<i>Amphiroa misakiensis</i>	12.25
<i>Padina durvillaei</i>	7.12	<i>Agardhiella tenera</i>	10.79
E1 versus E4	(dm = 89.12)	<i>Caulerpa sertularoides</i>	10.30
<i>Amphiroa misakiensis</i>	12.86	<i>Amphiroa rigida</i>	5.56
<i>Caulerpa sertularoides</i>	9.487	Marzo 98 versus octubre 98	(dm = 77.41)
<i>Padina durvillaei</i>	8.24	<i>Amphiroa misakiensis</i>	14.15
<i>Ulva lactuca</i>	8.16	<i>Caulerpa sertularoides</i>	9.73
<i>Agardhiella tenera</i>	7.18	<i>Chaetomorpha antennina</i>	8.35
<i>Chaetomorpha antennina</i>	6.71	Julio 98 versus octubre 98	(dm = 78.62)
E2 versus E4	(dm = 85.19)	<i>Amphiroa misakiensis</i>	11.69
<i>Amphiroa misakiensis</i>	16.25	<i>Caulerpa sertularoides</i>	10.98
<i>Chaetomorpha antennina</i>	12.23	<i>Chaetomorpha antennina</i>	7.82
<i>Caulerpa sertularoides</i>	9.02		
<i>Padina durvillaei</i>	8.16		
<i>Agardhiella tenera</i>	6.05		
E3 versus E4	(dm = 78.75)		
<i>Caulerpa sertularoides</i>	16.70		
<i>Padina durvillaei</i>	12.29		
<i>Amphiroa misakiensis</i>	11.59		

Underwood 1998). Sin embargo, aunque los procesos de reclutamiento y pos-reclutamiento son probablemente los que afecten las comunidades de macroalgas en la bahía de Mazatlán, los factores físicos tales como exposición al oleaje y proximidad a plataformas de arena parecen jugar un papel muy importante (Carballo *et al.* 2002).

La variación temporal en las comunidades de macroalgas también se podría explicar por

la variación en la temperatura del agua relacionada con el evento El Niño de 1997-1998. La temperatura del agua entre octubre de 1997 y mayo de 1998 estuvo 5°C por encima de la media anual (Carballo *et al.* 2002). La estructura de la comunidad en noviembre de 1997 fue significativamente diferente de las otras épocas de muestreo (Tabla II). A pesar de que la variación en la heterogeneidad espacial no fue muy marcada, el índice R_i mostró el

valor más bajo en marzo de 1998. Por el contrario, los valores más altos fueron detectados en octubre de 1998, cuando El Niño tuvo su impacto más fuerte (Fig. 3). En otras palabras, las diferencias espaciales entre las comunidades de las cuatro localidades fueron más evidentes en 1997 que en 1998 (Tabla IV). Esto sugiere que los procesos locales (*e.g.* grado de exposición al oleaje, o proximidad a las plataformas arenosas) que determinan la variabilidad espacial de las macroalgas, pudieron ejercer menor influencia de lo esperado debido a la presencia de un proceso a gran escala como es El Niño. Esto, junto con el hecho de que las comunidades macroalgales mostraron valores de R_i más bajos que las comunidades de moluscos, sugiere que un incremento drástico en la temperatura del agua como consecuencia del fenómeno de El Niño pudo haber sido un factor importante en la estructura de la comunidad de macroalgas a lo largo de la bahía de Mazatlán (Kaehler & Williams 1996, Carballo *et al.* 2002).

En conclusión, los resultados proveen evidencia de la variabilidad espacio-temporal en la estructura de las comunidades de moluscos y macroalgas. La comunidad de moluscos mostró mayor heterogeneidad espacial en el tiempo que la comunidad de macroalgas, y fue diferente en cada localidad.

Es importante notar, sin embargo, que las diferencias entre localidades no fueron consistentes en el tiempo, *e.g.* interacción localidad por tiempo. Las diferencias entre localidades fueron principalmente debidas a la relativa importancia de unas pocas especies dominantes, en vez de a cambios en la composición de las comunidades. Esto sugiere que la variabilidad en los procesos de colonización y post-colonización (*e.g.* competencia, depredación, presión por ramoneo, etc.) pueden ser muy importantes en la estructura de las comunidades a lo largo de la bahía de Mazatlán, además de los factores físico-químicos que operan a diferentes escalas de tiempo y espacio.

Agradecimientos

Esta investigación fue apoyada en parte por el proyecto CONACYT-091 PÑ-1297, por la ayuda logística del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UNAM), y por la concesión "Bolsa para estadías fora da Comunidade Autónoma de Galicia" de Xunta de Galicia (Gobierno de Galicia) concedida a C. Olabarria. Asimismo deseamos agradecer a Clara Ramírez su ayuda prestada con la literatura y a Samuel Gómez por la traducción del resumen al francés. Se agradece a cuatro árbitros anónimos la revisión y correcciones realizadas a versiones previas del manuscrito.

Referencias

- Abbott, I.A. & G. Hollenberg. 1976. Marine algae of California. Stanford University Press, 827 pp.
- Abbott, I.A. 1983. Some species of *Gracilaria* (Rhodophyta) from California. *Taxon* 32(4): 561-564.
- Adami, M.L., A. Tablado & J. López-Gappa. 2004. Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny 1846). *Hydrobiologia* 520: 49-59.
- Airoidi, L. & M. Virgilio. 1998. Responses of turf-forming algae to spatial variations in deposition of sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 165: 271-282.
- Alonso-Rodríguez, R., F. Páez-Osuna & R. Cortés-Altamirano. 2000. Trophic conditions and stoichiometric nutrient balance in subtropical waters influenced by municipal sewage effluents in Mazatlan Bay (SE Gulf of California). *Marine Pollution Bulletin* 40: 331-339.
- Anónimo. 1998. Datos estadísticos climáticos del observatorio meteorológico de Mazatlán, Sinaloa, México. Comisión Nacional del Agua, Servicio Meteorológico Nacional.
- Anónimo. 2002. Anuario estadístico. Gobierno del Estado de Sinaloa. Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática, 503 pp.
- Baker, F., G.D. Hanna & A.M. Strong. 1928. Some Pyramidellidae from the Gulf of California. *Acad. Sci. Ser.* 417(7): 205-246.
- Baker, F., G.D. Hanna & A.M. Strong. 1938. Some Mollusca of the families Cerithiopsidae, Cerithiidae and Cyclostrematidae from the Gulf of California and adjacent waters. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 23(15): 217-244.
- Bartsch, P. 1910. The West American mollusks of the genus *Alaba*. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 39(1781): 153-418.
- Bartsch, P. 1920. The West American mollusks of the families Rissoellidae and Synceratidae, and the Rissoid genus *Barleeia*. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 58(2331):

- 159-176.
- Bell, R.G., T.M. Hume, T.J. Dolphin, M.O. Green & R.A. Walters. 1997. Characterization of physical environmental factors on an intertidal sandflat, Manukau Harbour, New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 216: 11-31.
- Benedetti-Cecchi, L., F. Rindi, I. Bertocci, F. Bulleri & F. Cinelli. 2001. Spatial variation in development of epibenthic assemblages in a coastal lagoon. *Est. Coast. Shelf Sci.* 52: 659-668.
- Bertness, M.D., G.S. Gaines, & R.A. Wahle. 1996. Wind-driven settlement patterns in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137: 103-110.
- Carballo, J.L. 2006. Effect of natural sedimentation on the structure of tropical rocky sponge assemblages. *Ecoscience* 13(1): 119-130.
- Carballo, J.L. & E. Ávila. 2005. Population dynamics of a mutualistic interaction between the sponge *Haliclona caerulea*, and the red alga *Jania adherens*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 279: 93-104.
- Carballo, J.L., C. Olabarría & T. Garza-Osuna. 2002. Analysis of four macroalgal assemblages along the Pacific Mexican Coast during and after the 1997-98 El Niño. *Ecosystems* 5: 749-760.
- Cervin, G. & P. Åberg. 1997. Do littorinids affect the survival of *Ascophyllum nodosum* germlings? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 218: 35-47.
- Chapman, M.G. & A.J. Underwood. 1998. Inconsistency and variation in the development of rocky intertidal algal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 224: 265-289.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18: 117-143.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Nat. Environ. Res. Council. U.K.*, 123 pp.
- Dawes, C.J., R.E. Moon & M.A. Davis. 1978. The photosynthetic and respiratory rates and tolerances of benthic algae from a mangrove and salt marsh estuary: a comparative study. *Est. Coast. Shelf Sci.* 6: 175-185.
- Dawson, E.Y. 1949. Resultados preliminares de un reconocimiento de las algas marinas de la costa Pacífica de México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 9: 215-255.
- Dawson, E.Y. 1954. Marine red alga of Pacific Mexico. Part 2. Cryptonemelies (cont.). *Allan Hancock Pac. Exped.* 17(2): 241-397.
- Dawson, E.Y. 1956. How to know the Seaweeds. *Brown Co. Publishers, Dubuque, Iowa*, 197 pp.
- Dawson, E.Y. 1961. Marine red alga of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. *Pacific Naturalist* 2: 191-343.
- Dawson, E.Y. 1962a. Marine red alga of Pacific Mexico. Pp: 1-105, *In: Allan Hancock Pac. Exped.* 26, part. 1. Ceramiales. Los Angeles, California. The University of Southern California Press.
- Dawson, E.Y. 1962b. Marine red alga of Pacific Mexico. 1-207 pp. *In: Allan Hancock Pac. Exped.* 26, part 7. Ceramiales: Ceramiaceae, Delesseriaceae. Los Angeles, California. The University of Southern California Press.
- Dawson, E.Y. 1963. Marine red alga of Pacific Mexico. Part 8. Ceramiales: Dasyacaee, Rhodomelaceae. *Nova Edwigia* 6: 401-481.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41: 351-389.
- Dayton, P.K. & M.J. Tegner. 1984. Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. *Science* 224: 283-285.
- De Biasi, A.M., L. Benedetti-Cecchi, L. Pacciardi, E. Maggi, S. Vaselli & I. Bertocci. 2003. Spatial heterogeneity in the distribution of plants and benthic invertebrates in the lagoon of Orbetello (Italy). *Oceanologica Acta* 26: 39-46.
- Dean, T.A., K. Thiesn & S.L. Lagos. 1989. Survival of juvenile giant kelp: the effects of demographic factors, competitors, and grazers. *Ecology* 70: 483-495.
- Dungan, M.L. 1986. Three way interactions: barnacles, limpets and algae in a Sonoran desert rocky intertidal zone. *The American Naturalist* 127(3): 292-316.
- Foster, M.S., E.W. Nigg, L.M. Kiguchi, D.D. Hardin & J.S. Pearse. 2003. Temporal variation and succession in an algal-dominated intertidal assemblage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 289: 15-39.
- Hollenberg, G.H. & E.Y. Dawson. 1961. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 5. The genus *Polysiphonia*. *Pacific Naturalist* 2: 345-375.
- Johnson, M.P., M.T. Burrows, R.G. Hartnoll & S.J. Hawkins. 1997. Spatial structure on moderately exposed rocky shores: patch scales and the interactions between limpets and algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 160: 209-215.
- Joly, A.B. 1967. Géneros de algas marinas de la costa Atlántica de Latino-América. *Editorial Universidad de Sao Paulo, Sao Paulo*, 461 pp.
- Kaehler, S. & G.A. Williams. 1996. Distribution of algae on tropical rocky shores: spatial and temporal patterns of non-coraline encrusting algae in Hong Kong. *Marine Biology* 125: 177-187.
- Keen, M.A. 1971. *Seashells of Tropical West America (marine mollusks from Baja California to Peru)*. Houghton Mifflin Company, Boston, 104 pp.
- Lasiak, T.A. 1991. The susceptibility and/or resilience of rocky littoral molluscs to stock depletion by the indigenous coastal people of Transkei, Southern Africa. *Biological Conservation* 56: 245-264.
- Littler, M.M. & K.E. Arnold. 1980. Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretative problems. *Aquatic Botany* 8: 141-156.
- Littler, M.M. & S.N. Murray. 1975. Impact of sewage on the distribution, abundance and community

- structure of rocky intertidal macroorganisms. *Marine Biology* 30:277-291.
- Littler, M.M., D.R. Martz & D.S. Littler. 1983. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11: 129-139.
- Lively, C.M., P.T. Raimondi & L.F. Delph. 1993. Intertidal community structure: space-time interactions in the Gulf of California. *Ecology* 74(1): 162-173.
- McQuaid, C.D. & G.M. Branch. 1984. Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of faunal and floral biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 145-151.
- Méndez, N. 2002. Annelid assemblages in soft bottoms subjected to human impact in the Uriás Estuary (Sinaloa, Mexico). *Oceanologica Acta* 25: 139-147.
- Menge, B.A. 1976. Organisation of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46(4): 355-393.
- Montaño, Y. & F. Páez-Osuna. 1990. Estudio preliminar del régimen hidráulico del Puerto de Mazatlán, Sinaloa, México. *Geofísica Internacional* 29: 237-247.
- Ochoa-Izaguirre, M.J., J.L. Carballo & F. Páez-Osuna. 2002. Qualitative changes in macroalgal assemblages under two contrasting climatic conditions in a subtropical estuary. *Botánica Marina* 45: 130-138.
- Olabarria, C. & M.G. Chapman. 2001. Comparison of patterns of spatial variation of microgastropods between two contrasting intertidal habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220: 201-211.
- Olsson, A.A. 1961. Mollusks of the Tropical Eastern Pacific. Paleontological Research Institute, Ithaca, Nueva York, 574 pp.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 303-313.
- Schonbeck, M. & T.A. Norton. 1978. Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 31: 303-313.
- Setchell, W. & N. Gardner. 1920. The marine algae of the Pacific Coast of North America. Part. II. Chlorophyceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 8(2): 139-374.
- Setchell, W. & N. Gardner. 1924. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The marine algae. *Proc. Calif. Acad. Sci. (ser. IV)* 12(29): 695-949.
- Siegfried, W.R., P.A.R. Hockey & A.A. Crowe. 1985. Exploitation and conservation of brown mussel stocks by coastal people of Transkei. *Environmental Conservation* 12: 91-104.
- Skoglund, C. 1992. Additions to the Panamic Province gastropod (Mollusca) literature 1971 to 1992. *The Festivus* 24: 1-168.
- Skoglund, C. 1994. Additions to the Panamic Province bivalve (Mollusca) literature 1971 to 1990. *The Festivus* 22: 1-63.
- Soto-Jimenez, M., F. Páez-Osuna & F. Morales-Hernández. 2001. Selected trace metals in oysters (*Crassostrea iridescens*) and sediments from the discharge zone of the submarine sewage outfall in Mazatlan Bay (southeast Gulf of California): chemical fractions and bioaccumulation factors. *Environmental Pollution* 114: 357-370.
- Sousa, W.P. 1984. Intertidal mosaic: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65: 1918-1935.
- Taylor, P.R. & M.M. Littler. 1982. The roles of compensatory mortality, physical disturbance, and retention substrate in the development and organization of a sand-influenced, rocky-intertidal community. *Ecology* 63: 135-146.
- Thrush, S.F., D.C. Schneider, P. Legendre, R.B. Whitlatch, P.K. Dayton, J.E. Hewitt, A.H. Hines, V.J. Cummings, S.M. Lawrie, J. Grant, R.D. Pridmore, S.J. Turner & B.H. McArdle. 1997. Scaling-up from experiments to complex ecological systems: where to next? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 216: 243-254
- Underwood, A.J. 1978. An experimental evaluation of competition between three species of intertidal prosobranch gastropods. *Oecologia* 33: 185-202.
- Underwood, A.J. 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia* 46: 201-213.
- Underwood, A.J. 1996. Detection, interpretation, prediction and management of environmental disturbances: some roles in marine ecology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 200: 1-27.
- Underwood, A.J. & M.G. Chapman. 1998. Spatial patterns of distribution on intertidal invertebrates. *Oecologia* 107: 212-224.
- Underwood, A.J. & P. Jernakoff. 1981. Effects of interactions between algae and grazing gastropods on the structure of a low-shore intertidal algal community. *Oecologia* 48: 221-233.
- Underwood, A.J., E.J. Denley & M.J. Moran. 1983. Experimental analyses of the structure and dynamics of mid-shore rocky intertidal communities in New South Wales. *Oecologia* 56: 202-219.
- Williams, G.A. 1993. Seasonal variation in algal species richness and abundance in the presence of molluscan herbivores on a tropical rocky shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 167: 261-275.
- Williams, G.A. 1994. The relationship between shade and molluscan grazing in structuring communities on a moderately-exposed tropical rocky shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 178: 79-95.
- Williams, G.A. & D. Morritt. 1995. Habitat partitioning and thermal tolerance in a tropical limpet, *Cellana grata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 124: 89-103.
- Wynne, M.J. 1986. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical Western Atlantic. *J. Bot.* 64: 2239-2281.

Recibido: 12 de abril de 2007.
Aceptado: 21 de abril de 2008.