



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Estructura y diversidad del ensamblaje de bivalvos
en bahía de Mazatlán, México, con énfasis en el
estudio del crecimiento y reproducción
de *Donax punctatostratus***

**Tesis
que para obtener el grado de**

**Doctora en Ciencias en Biosistemática, Ecología
y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

María del Carmen Esqueda González

Director

Dr. Eduardo Ríos Jara

Zapopan, Jalisco

15 de julio de 2015



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Doctorado en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Estructura y diversidad del ensamblaje de bivalvos
en Bahía de Mazatlán, México, con énfasis en el
estudio del crecimiento y reproducción
de *Donax punctatostriatus*.

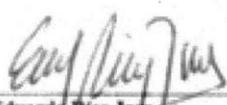
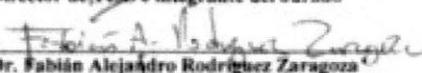
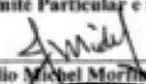
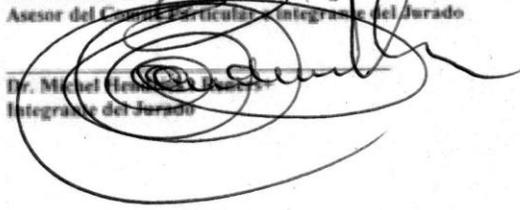
Por

María del Carmen Esqueda González

Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de:

Doctora en Ciencias en Biosistemática, Ecología y
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

| | |
|---|----------------|
|  _____ Dr. Eduardo Ríos Jara Director de Tesis e integrante del Jurado | _____ Fecha |
|  _____ Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado | _____ Fecha |
|  _____ Dr. Ernesto López Urbán Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado | _____ Fecha |
|  _____ Dr. Jesús Emilio Michel Morán Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado | _____ Fecha |
|  _____ Dr. Michel Hernández Integrante del Jurado | _____ Fecha |

Dedicado a

Paul Esqueda González

AGRADECIMIENTOS

Primeramente agradezco a mi fortaleza, mis padres José Manuel Esqueda y María González fueron cómplices para llevar este trabajo hasta el final. A ustedes y a mi hermano José Manuel, gracias por financiar parte de este proyecto.

Al Dr. Eduardo Ríos Jara director de este proyecto, gracias por su apoyo constante, paciencia, dedicación y sobre todo darme su confianza para llevar a cabo esta meta. Que aún no termina...

A mis sinodales los doctores Emilio Michel Morfin, Ernesto López Uriarte, Fabián Rodríguez Zaragoza y Michel Hendrickx Reners, agradezco su buena disposición para mejorar este trabajo, sus consejos, su paciencia... ¡Gracias por ser parte de este logro!

Del Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura, del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara:

A los Biólogos Alejandra Cueto, David López García, Giovanna Amaya, Irving Ramírez por su ayuda constante en el trabajo de laboratorio.

A mis compañeros y amigos Arturo Santos Crespo, Aurora Martínez, Ceciel Navarro Caravantes, Daniel Godard Piazza, Rafael Negrete Mónico, Vladimir Pérez da Silva por ayudarme en los muestreos en Mazatlán.

Agradezco enormemente a mis amigos Arizbeth Alonso Domínguez, Dafne Bastida Izaguirre, Cristian Galván Villa, Manuel Ayón Parente, Norma Barrientos Lujan, por su ayuda en los muestreos, en el laboratorio y sus sugerencias para mejorar este trabajo.

A Lupita Robles Jarero gracias por darme un espacio en tu cubículo, por enseñarme a estimar la productividad primaria y sobre todo tu apoyo constante para que terminará la tesis.

A mis amigos y compañeros de LEMA Eduardo Juárez, Ildelfonso Enciso y Martín Pérez gracias por todo y por siempre.

Del Laboratorio de Invertebrados Bentónicos (LIB) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México:

Al Dr. Michel Hendrickx Reners por facilitar el equipo SCUBA y la embarcación para poder realizar los muestreos en la bahía, además de permitirme usar su laboratorio para el procesamiento de las muestras.

A José Salgado Barragán, gracias infinitas por tu apoyo en los muestreos, en el laboratorio, eres parte esencial en este trabajo. Pepe sin ti no se hubiera alcanzado la cuota mínima de almejas.

Al contraamaestre Juan Toto, por acompañarnos en los muestreos del submareal y estar siempre de buen humor para ayudarnos.

A la Dra. Nuria Méndez Ubach del LIB II, por las facilidades prestadas en tu laboratorio para filtrar el agua de mar. Gracias por recibirme siempre con una sonrisa Nury.

A las Drs. María Ana Tovar Hernández y Eva Visauta Girbau por su ayuda incondicional en la recolecta de las almejas en isla de la Piedra.

Del Laboratorio de Histopatología, del Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A. C. Unidad Mazatlán:

Agradezco a la Dra. María Cristina Chávez Sánchez, por admitirme en su laboratorio y realizar una parte importante de este trabajo, la histología de las almejas.

A la M. en C. Selene Abad Rosales por su valiosa ayuda en el procesamiento de las muestras histológicas. Gracias por estar siempre dispuesta a apoyarme cuando no me salían los cortes.

A mi amiga Estela Ibarra, gracias por darme asilo en tu casa y apoyarme cuando necesitaba estar en el CIAD.

Del museo de Historia Natural de Santa Bárbara, de la Universidad de California:

Al Dr. Paul Valentich Scott por su invaluable ayuda en la validación de las especies presentadas en este trabajo, su disponibilidad para darme consejos y ser un buen amigo.

A los que de manera desinteresada se sumaron a la causa para alcanzar la cuota de almejas quincenal, en isla de la Piedra: Arturo Ferrer, Luis Fernando Sauma Castillo, Paulina Salgado, Paul Esqueda y seguramente a ti que se me olvido poner tu nombre.

También agradezco a la Dra. Laura Guzmán Dávalos coordinadora del posgrado BEMARENA en el CUCBA, por todo su apoyo durante mi formación.

Agradezco a la Universidad de Guadalajara por darme otra vez la oportunidad de obtener un grado académico. Además de financiar parte de este trabajo.

Al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología por haberme otorgado el apoyo económico para concluir este proyecto.

ÍNDICE

| | Página |
|--|--------|
| AGRADECIMIENTOS | i |
| LISTA DE FIGURAS | vi |
| LISTA DE CUADROS | x |
| LISTA DE ANEXOS | xii |
| PRÓLOGO | xiv |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 1 |
| OBJETIVOS | 6 |
| Objetivo general..... | 6 |
| Objetivos particulares..... | 6 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 7 |
| BAHÍA DE MAZATLÁN | 7 |
| Descripción de las localidades del intermareal..... | 8 |
| Descripción de las localidades del submareal somero..... | 9 |
| Localidades en la bahía de Mazatlán..... | 11 |
| ISLA DE LA PIEDRA | 12 |
| Localidades de la isla de la Piedra..... | 13 |
| CAPÍTULO I. COMPOSICIÓN DE ESPECIES, RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN DE MOLUSCOS BIVALVOS MARINOS DE LA BAHÍA DE MAZATLÁN, SINALOA, MÉXICO | 14 |
| Resumen..... | 14 |
| Introducción..... | 16 |
| Materiales y métodos..... | 18 |
| Resultados..... | 21 |
| Discusión..... | 23 |
| CAPÍTULO II. ESTRUCTURA DEL ENSAMBLAJE DE BIVALVOS Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES EN PLAYAS ROCOSAS DE BAHÍA DE MAZATLÁN, MÉXICO | 44 |
| Resumen..... | 44 |
| Introducción..... | 46 |

| | |
|---|------------|
| Materiales y métodos..... | 48 |
| Resultados..... | 53 |
| Discusión..... | 57 |
| CAPÍTULO III. ANÁLISIS EN MULTI-ESCALAS ESPACIALES DE LA DIVERSIDAD DE BIVALVOS DE BAHÍA DE MAZATLÁN, MÉXICO..... | 77 |
| Resumen..... | 77 |
| Introducción..... | 79 |
| Materiales y métodos..... | 83 |
| Resultados..... | 85 |
| Discusión..... | 90 |
| CAPÍTULO IV. CRECIMIENTO Y RELACIONES BIOMÉTRICAS DE <i>Donax punctatostriatum</i>, EN UNA PLAYA DEL SUR DE SINALOA, MÉXICO.. | 112 |
| Resumen..... | 112 |
| Introducción..... | 114 |
| Materiales y métodos..... | 117 |
| Resultados..... | 120 |
| Discusión..... | 121 |
| CAPÍTULO V. CICLO GAMETOGÉNICO DE <i>Donax punctatostriatum</i> (BIVALVIA: DONACIDAE) EN UNA PLAYA ARENOSA DEL SUR DE SINALOA, MÉXICO..... | 138 |
| Resumen..... | 138 |
| Introducción..... | 140 |
| Materiales y métodos..... | 143 |
| Resultados..... | 145 |
| Discusión..... | 148 |
| CONCLUSIONES GENERALES..... | 166 |
| LITERATURA CITADA..... | 172 |

LISTA DE FIGURAS

| | Página |
|---|--------|
| Figura A. Localidades del intermareal y submareal somero en la bahía de Mazatlán, México..... | 10 |
| Figura B. Área de estudio (línea puntuada) donde se llevó a cabo la recolecta de la almeja <i>Donax punctatostriatus</i> en la Isla de la Piedra, México..... | 13 |
| Figura I.1. Curvas de acumulación de especies observada y esperada, con índices no paramétricos Chao2, Jackknife 1 y Jackknife 2, en los tres ambientes de la bahía de Mazatlán (a-c). Las curvas fueron contruídas con 10,000 iteraciones sin reemplazo..... | 30 |
| Figura I.2. Curvas de acumulación de especies observada y esperada, con índices no paramétricos Chao2, Jackknife 1 y Jackknife 2, en las cuatro localidades de la bahía de Mazatlán (a-d). Las curvas fueron contruídas con 10,000 iteraciones sin reemplazo..... | 31 |
| Figura I.3. Distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) y su variación ($\Lambda+$) del ensamblaje de bivalvos en las cuatro localidades (a y b), en los tres ambientes (c y d) y en las localidades por ambiente (e y f) en la bahía de Mazatlán. Las líneas continuas muestran los intervalos de confianza al 95% y la línea discontinua muestra los valores de $\Delta+$ y $\Lambda+$. La significancia estadística de $\Delta+$ y $\Lambda+$ fue evaluada usando 1,000 permutaciones. Abreviaciones igual que el cuadro I.3..... | 32 |
| Figura I.4. <i>Crassinella</i> aff. <i>pacifica</i> . Largo= 4.92mm. A= exterior de la valva derecha; B= exterior de la valva izquierda; C= interior de la valva derecha; D= interior de la valva izquierda; D= vista dorsal de ambas valvas juntas. Escala=1mm. Isla Venados, bahía de Mazatlán, México. LEMA-BI-14. Crédito de fotografía: Paul Valentich-Scott..... | 33 |
| Figura II.1. Curvas de acumulación de especies espacial (4 muestreos x 4 localidades x 3 ambientes) en la bahía de Mazatlán, México. a) Estimadores no paramétricos; b) Rareza de especies; c) N1, especies abundantes ($e^{H'}$); d) N2, especies muy abundantes ($1/\lambda$)..... | 64 |
| Figura II.2. Figura II.2. Variación de la riqueza (S), número de individuos (N), la equidad de Pielou (J'), diversidad de Shannon (H') y la dominancia de Gini-Simpson (λ). a-e son la variación promedio entre localidades, f-j son la variación entre los ambientes y k-o son la variación entre los ambientes a través de las ----- | |

| | Página |
|--|--------|
| localidades. Las líneas verticales representan la desviación estándar. En la interacción, la línea solida es intermareal superior (IS), líneas segmentadas es intermareal inferior (II) y las líneas punteadas es submareal somero (SS). CM = Casa del Marino, IV = Isla Venados, LP = Los Pinos, OA = Olas Altas..... | 65 |
| Figura II.3. Dendrograma de Similaridad de Bray Curtis y NMDS, con ligamiento de grupos promedio para las localidades por ambientes de la bahía de Mazatlán. OA = Olas Altas; LP = Los Pinos; CM = Casa del Marino; IV = isla Venados; I (1,2) = intermareal; S (3,4) = submareal somero..... | 66 |
| Figura III.1. Esquema de los diferentes niveles jerárquicos del modelo para la partición aditiva y multiplicativa de los bivalvos de la bahía de Mazatlán. La escala más baja se añade al siguiente nivel jerárquico (i.e. diversidad gama (γ) = $\alpha_1 + \beta_1 + \alpha_2 + \beta_2$; $\gamma = \alpha_1 \times \beta_1 \times \alpha_2 \times \beta_2$) (modelo adaptado de Gering, <i>et al.</i> , 2003 y Chandy <i>et al.</i> , 2006). IM = intermareal; SS = submareal somero..... | 99 |
| Figura III.2.- Particiones de la diversidad de bivalvos en las localidades del intermareal de la bahía de Mazatlán, México. Las significancias estadísticas entre los valores observados (OB) y esperados (ES), se muestran a la derecha del grafico (*= $p < 0.0001$; ns=no diferencias significativas). PA = partición aditiva; q0 = riqueza de especies; q1 = especies abundantes; q2 = especies muy abundantes..... | 100 |
| Figura III.3.- Particiones de la diversidad de bivalvos en las localidades del submareal somero de la bahía de Mazatlán, México. Las significancias estadísticas entre los valores observados (OB) y esperados (ES), se muestran a la derecha del grafico (*= $p < 0.0001$; ns=no diferencias significativas). PA = partición aditiva; q0 = riqueza de especies; q1 = especies abundantes; q2 = especies muy abundantes..... | 101 |
| Figura III.4. Partición de la diversidad de bivalvos en los ambientes de la bahía de Mazatlán, México. Las significancias estadísticas entre los valores observados (OB) y esperados (ES), se muestran a la derecha del grafico (*= $p < 0.0001$; ns=no diferencias significativas). PA= partición aditiva; q0= riqueza de especies; q1= especies abundantes; q2= especies muy abundantes..... | 102 |
| Figura IV.1. Distribución de frecuencias de tallas del total de individuos (Nov. 2008 a Jun. 2010) de la almeja coquina <i>Donax punctatostratus</i> colectados en la isla de la Piedra, Sinaloa, México..... | 126 |
| Figura IV.2. Distribución de frecuencia de tallas mensual de la almeja coquina <i>Donax punctatostratus</i> , en la isla de la Piedra, Sinaloa, México..... | 127 |

| | Página |
|--|--------|
| Figura IV.3. Porcentaje de reclutamiento mensual de la almeja <i>Donax punctatostratus</i> , en isla de la Piedra, Sinaloa, México..... | 128 |
| Figura IV.4. Relación largo-peso para el total de los individuos de la almeja coquina <i>Donax punctatostratus</i> en la isla de la Piedra, Sinaloa, México..... | 129 |
| Figura V.1. Individuos indiferenciados (largo=8.85 mm) de la almeja <i>Donax punctatostratus</i> , en la isla de la Piedra, Sinaloa. al= alvéolo; cg= células goniales; fm= fibras musculares; fn= fagocitos nutritivos..... | 155 |
| Figura V.2. Estadios de madurez gonadal de las hembras de la almeja <i>Donax punctatostratus</i> , en la isla de la Piedra, Sinaloa. Estadios y tallas: a) 0, L7.60mm; b) I, L8.09mm; c) II, L9.12mm; d) III, L10.95mm; e) IV, L18.10mm; f) V, L17.68mm. fm= fibras musculares; n= núcleo; nc= nucléolo; oc= ovocitos; og= ovogonias; or= óvulos en reabsorción; ov= óvulo; ovr= óvulos remanentes; pa= pared alveolar. a, b= 40x; c - e = 250x; f = 10x..... | 156 |
| Figura V.3. Estadios de madurez gonadal de los machos de la almeja <i>Donax punctatostratus</i> , en la isla de la Piedra, Sinaloa. Estadios y tallas: a) 0, L9.70mm; b) I, L8.30mm; c) II, L20.14mm; d) III, L15.76mm; e) IV, L19.94mm; f) V, L23.69mm. cr= células en reabsorción; ec= espermatocitos; em= espermátides; ep= espermatogonia; er= espermatozoides remanentes; ez= espermatozoides; lm= lumen; tc= tejido conjuntivo. a, b, e = 40x; c, d=25x; f = 10x..... | 157 |
| Figura V.4. Estadios de madurez de la almeja coquina <i>Donax punctatostratus</i> , de la isla de la Piedra, Sinaloa. 0) virginal; I) madurez inicial; II) madurez avanzada; III) maduro; IV) desovado parcial; V) desovado..... | 158 |
| Figura V.5. Talla de primera madurez sexual (L ₅₀) de <i>Donax punctatostratus</i> , en isla de la Piedra, Sinaloa. a) hembras, b) machos, c) ambos sexos..... | 159 |
| Figura V.6. Ciclo gametogénico de la almeja coquina <i>Donax punctatostratus</i> (ambos sexos) en isla de la Piedra, Sinaloa. I) Madurez inicial; II) madurez avanzada; III) maduro; IV) desovado parcial; V) desovado..... | 160 |
| Figura V.7. Cambios de las variables ambientales (a) temperatura y (b) fotoperiodo, y los porcentajes de (c) reclutamiento (almejas de >11mm) y de (d) madurez (estadios III y IV de ambos sexos) de <i>Donax punctatostratus</i> durante el periodo de estudio en isla de la Piedra, Sinaloa. * = 25% del número de almejas..... | 161 |

Figura V.8. Parásito (tremátodo) en la gónada de la almeja *Donax punctatostratus*, en la isla de la Piedra, Sinaloa. Longitud=13.33mm. al= alvéolo; pa= pared alveolar; tc= tejido conectivo; vo= ventosa oral; vv= ventosa ventral, fechas señalando las ventosas. a) 10x; b) 40x..... 162

LISTA DE CUADROS

| | Página |
|--|--------|
| Cuadro A. Coordenadas geográficas de las localidades del intermareal y submareal somero de la bahía de Mazatlán, Sinaloa, México..... | |
| Cuadro I.1. Rareza de especies en las cuatro localidades y tres ambientes en la bahía de Mazatlán, México..... | 34 |
| Cuadro I.2. Lista sistemática de especies y métodos de muestreo usados en los diferentes ambientes de la bahía de Mazatlán, México. C=cuadrantes x transectos, A=arrastres, BD=búsqueda directa, I=infaunal, E=epifaunal, S=semi-infaunal, En=endolítico; *=extensión de rango geográfico; **=especies en un ambiente; +=nuevo registro..... | 35 |
| Cuadro I.3. Distribución de especies de bivalvos en las seis localidades en la bahía de Mazatlán. Localidades: OA=Olas Altas, LP=Los Pinos, CM=Casa del Marino, IV= isla Venados, MA=Malecón, ZD=Zona Dorada. Ambientes: IS= intermareal superior, II= intermareal inferior, SS= submareal somero, *= especies exclusivas (especies encontradas en una localidad o ambiente). FA=frecuencia absoluta, por localidad y ambiente (para cada ambiente, el numero de sitios donde había una especie / total de sitios)..... | 38 |
| Cuadro I.4. Número de especies de bivalvos, géneros, familias, superfamilias, orden y superorden registrados en los cuatro localidades de la bahía de Mazatlán, México. Localidades: OA=Olas Altas, LP=Los Pinos, CM=Casa del Marino, IV= isla Venados, MA=Malecón, ZD=Zona Dorada. Ambientes: IS= intermareal superior, II= intermareal inferior, SS= submareal somero..... | 41 |
| Cuadro I.5. Estudios previos en la bahía de Mazatlán, México. *= lista de especies no proporcionada..... | 42 |
| Cuadro II.1. Análisis de varianza univariado (ANOVA) y multivariado permutacional (PERMANOVA) con los factores localidades, ambientes y localidades por ambientes. Localidades: Casa del Marino, isla Venados, Los Pinos, Olas Altas. Ambientes: intermareal superior, intermareal inferior, submareal somero..... | 67 |
| Cuadro II.2. Distribución, densidad promedio (ind/m ²) y diversidad de especies de bivalvos en la bahía Mazatlán, sinaloa. Localidades: OA = Olas Altas, LP = Los Pinos, CM = Casa del Marino, IV = isla Venados. Ambientes: IM = intermareal, SS = submareal somero..... | 68 |

| | Página |
|--|--------|
| Cuadro II.3. Resultados del BIO-ENV con las diez mejores correlaciones entre variables ambientales y biológicas del intermareal y submareal somero en bahía de Mazatlán. Códigos: ρ_s = coeficiente de correlación Spearman, p = valor de p , -CL= clorofila a , TP= temperatura, MO= materia orgánica, TS= tipo de sustrato EO= exposición al oleaje, OX= oxígeno disuelto..... | 71 |
| Cuadro IV.1. Distribución de tallas en la almeja coquina <i>Donax punctatostratus</i> de la isla de la Piedra, Sinaloa, México (Nov. 2008 - Jun. 2010)..... | 130 |
| Cuadro IV.2. Medidas de tendencia central de los datos mensuales (Nov. 2008 - Jun. 2010) de <i>Donax punctatostratus</i> en isla de la Piedra, Sinaloa, México. D.E. = desviación estándar; C.V. = coeficiente de variación..... | 131 |
| Cuadro IV.3. Parámetros de las relaciones peso-largo y biométricas de la coquina <i>Donax punctatostratus</i> en la isla de la Piedra, Sinaloa, México. N = número de individuos; A = alto (mm); An = Ancho (mm); L = largo (mm); P = peso (g); EE = error estándar; IC = intervalos de confianza; * = $p < 0.05$ | 132 |
| Cuadro IV.4. Estimaciones con L máxima fija a 39 mm de los parámetros de crecimiento L_∞ (mm) y K (año ⁻¹) de la almeja <i>Donax punctatostratus</i> , en la isla de la Piedra, Sinaloa, México..... | 133 |
| Cuadro IV.5. Estimaciones de la mortalidad natural (M) para la almeja <i>Donax punctatostratus</i> en la isla de la Piedra, Sinaloa, México..... | 134 |
| Cuadro IV.6. Estadística descriptiva y relaciones biométricas de especies del genero <i>Donax</i> . N = número de individuos; A = alto (mm); An = Ancho (mm); L = largo (mm); P = peso (g); EE = error estándar; IC = intervalos de confianza.... | 135 |
| Cuadro IV.7. Estimaciones de los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy determinados en especies del género <i>Donax</i> | 137 |
| Cuadro V.1. Categorías de madurez gonadal de la almeja <i>Donax punctatostratus</i> , de isla de la Piedra, Sinaloa..... | 163 |
| Cuadro V.2. Número de individuos por estadio de madurez y proporción de sexos de la almeja coquina <i>Donax punctatostratus</i> , de la isla de Piedra, Sinaloa. 0) virginal; I) madurez inicial; II) madurez avanzada; III) maduro; IV) desovado parcial; V) desovado. $X^2_{0.05,1} = 3.84$; * = $p < 0.05$. D.E. = desviación estándar; H = hembra; M = macho..... | 164 |
| Cuadro V.3. Correlación de Pearson entre individuos maduros de la almeja <i>Donax punctatostratus</i> y las variables ambientales de isla de la Piedra, Sinaloa. H-M= ambos sexos; FP= fotoperiodo (horas/luz); T°C= temperatura promedio del agua..... | 165 |

LISTA DE ANEXOS

| | Página |
|--|--------|
| ANEXO A | 43 |
| Artículo: Esqueda-González MC, Ríos-Jara E, Galván-Villa CM, Rodríguez-Zaragoza FA (2014) Species composition, richness, and distribution of marine bivalve molluscs in Bahía de Mazatlan, Mexico. ZooKeys 399: 49–69. doi: 10.3897/zookeys.399.6526..... | 43 |
| ANEXO B | 72 |
| Cuadro 1B. Prueba pareada <i>a posteriori</i> del análisis de varianza univariado (ANOVA) con los factores: localidades, ambientes y localidades por ambientes de la bahía de Mazatlán, Sinaloa. Localidades: Casa del Marino (CM), isla Venados (IV), Los Pinos (LP), Olas Altas (OA). Ambientes: intermareal superior (IS), intermareal inferior (II), submareal somero (SS)..... | 72 |
| Cuadro 2B. Prueba pareada <i>a posteriori</i> del análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) con los factores: localidades, ambientes y localidades por ambientes de la bahía de Mazatlán, Sinaloa. Localidades: Casa del Marino (CM), isla Venados (IV), Los Pinos (LP), Olas Altas (OA). Ambientes: intermareal superior (IS), intermareal inferior (II), submareal somero (SS)..... | 74 |
| Cuadro 3B. Análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) de las localidades de la bahía de Mazatlán. CM= Casa del Marino; IV = Isla Venados; LP = Los Pinos; OA = Olas Altas; AP = abundancia promedio; %CD = porcentaje de contribución a la disimilitud; %CAD = contribución acumulada a la disimilitud; Dis. Prom. = disimilitud promedio entre localidades..... | 75 |
| Cuadro 4B. Análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) de los ambientes de la bahía de Mazatlán. IS = intermareal superior; II = intermareal inferior; SS = submareal somero; AP = abundancia promedio; %CD = porcentaje de contribución a la disimilitud; %CAD = contribución acumulada a la disimilitud; Dis. Prom. = disimilitud promedio entre ambientes..... | 76 |

| | Pagina |
|--|--------|
| ANEXO C | 103 |
| Figura 1C. Curvas de acumulación de especies basada en el esfuerzo de muestreo de las cuatro localidades del intermareal en la bahía de Mazatlán, México. a-d) estimadores no paramétricos; e-h) rareza de especies..... | 103 |
| Figura 2C.- Curvas de acumulación de especies basada en el esfuerzo de muestreo de las cuatro localidades del submareal somero en la bahía de Mazatlán, México. a-d) estimadores no paramétricos; e-h) rareza de especies..... | 104 |
| Figura 3C. Curvas de acumulación de especies basada en el esfuerzo de muestreo en los dos ambientes de la bahía de Mazatlán, México. a, b) Intermareal; c, d) Submareal Somero..... | 105 |
| Figura 4C. Curvas de acumulación de especies basadas en el número de individuos de las cuatro localidades del intermareal en la bahía de Mazatlán, México. () = número total de individuos..... | 106 |
| Figura 5C. Curvas de acumulación de especies basada en el número de individuos de las cuatro localidades del submareal somero en la bahía de Mazatlán, México. () = número total de individuos..... | 107 |
| Cuadro 1C. Esfuerzo de muestreo de las localidades y sus ambientes en la bahía de Mazatlán, México. La información se presenta en área muestreada y entre paréntesis el número de cuadrantes..... | 108 |
| Cuadro 2C. Riqueza de especies y el total de la rareza de especies (uniques, duplicates, singletons y doubletons) de las familias de los bivalvos en cada ambiente de la bahía de Mazatlán. * = ordenado de acuerdo a la riqueza de especies del intermareal..... | 109 |
| Cuadro 3C. Particiones aditiva, multiplicativa, q_1 y q_2 de la diversidad de bivalvos de las localidades en el intermareal y submareal somero de la bahía de Mazatlán. * = $p < 0.0001$ | 110 |
| Cuadro 4C. Particiones aditiva, multiplicativa, q_1 y q_2 de la diversidad de bivalvos del intermareal y submareal somero de la bahía de Mazatlán. Se consideraron dos escalas espaciales (cuadrantes y localidades). * = $p < 0.0001$ | 111 |

PRÓLOGO

Esta tesis aborda la biología y ecología de los moluscos bivalvos de la bahía de Mazatlán, México. El cuerpo de este documento se compone de una introducción general, de objetivos general y particulares, una descripción del área de estudio, y de cinco capítulos. A final del documento se incluyen las conclusiones generales, la literatura citada y los anexos.

Los tres primeros capítulos (I, II, III) se refieren a la ecología del ensamblaje de bivalvos y los dos últimos (IV, V) a la estructura y dinámica poblacional de la almeja coquina *Donax punctatostriatatus*. Este bivalvo fue elegido como caso de estudio para profundizar en la biología y ecología poblacional de una de las especies representativas de la región y por un recurso potencial (actualmente no es explotada) del cual no existe información previa. La organización de los capítulos es la siguiente:

- Primeramente se describe la composición, riqueza y abundancia de los ensamblajes de bivalvos de seis localidades (cuatro playas rocosas y dos arenosas) y tres ambientes característicos de la bahía (intermareal superior, intermareal inferior y submareal somero). En este primer capítulo se analiza también la diversidad taxonómica promedio de las localidades y ambientes, además de la interacción entre éstos. Esto proporcionó información suficiente para reconocer que todos los sitios de la bahía (localidades y ambientes) aportan de forma importante a la diversidad total de bivalvos de la bahía.
- El segundo capítulo comprende de una serie de análisis estadísticos necesarios para conocer a mayor detalle posibles diferencias entre los ambientes. Los resultados demostraron por ejemplo que no existen diferencias entre los dos ambientes del intermareal, por lo que, a partir de este capítulo el ensamblaje de bivalvos fue analizado en dos ambientes (intermareal y submareal somero). Otra contribución importante de este capítulo es la evaluación de la relación entre la composición y abundancia de los bivalvos y algunas de las principales variables ambientales como tipo de sedimento, exposición al oleaje, etc. Este procedimiento proporcionó evidencias para conocer más el efecto de estas variables ambientales sobre los ensamblajes de bivalvos de los diferentes ambientes de la bahía.

- El tercer capítulo es un estudio analítico a mayor detalle de la diversidad de bivalvos a diferentes niveles de organización (escalas espaciales). Esto permitió explorar la contribución de la diversidad de inventario, la diversidad de recambio o reemplazo de especies y la diversidad local y establecer cualitativa y cuantitativamente el nivel con la mayor contribución a la diversidad total de la bahía.
- Para el estudio poblacional de la almeja *D. punctatostriatus*, en el capítulo IV se estimaron las tasas de crecimiento y mortalidad y las relaciones morfométricas. Estos resultados sugieren que esta almeja tiene distinto crecimiento a lo largo de su ciclo vital el cual está relacionado con sus algunos cambios en su hábitat y forma de vida. Además, la almeja tiene un crecimiento rápido y una mortalidad moderada considerando su hábitat de playa arenosa el cual se caracteriza por ser muy hidrodinámico y relativamente inestable.
- Finalmente, el último capítulo está dedicado al estudio de la reproducción de la almeja coquina. En este capítulo se describe la gametogénesis a lo largo de las diferentes épocas del año y se proponen seis estadios de madurez gonadal para esta especie; también se establece la proporción sexual y la talla mínima de madurez, la cual es poco variable entre hembras y machos. También se realiza un análisis de correlación para conocer la influencia de dos variables ambientales (temperatura promedio del agua y fotoperiodo) sobre la proporción de individuos maduros presentes durante el periodo de estudio.

Este trabajo incluye aportaciones importantes al conocimiento de la biología y ecología de los bivalvos de bahía de Mazatlán, basadas no solamente en el uso de diferentes metodologías y enfoques analíticos integrales y actuales sino, en una visión innovadora que no ha sido implementado para el estudio de los ensamblajes de especies de una bahía en particular. El documento se articula mediante apartados (capítulos) que van desde lo descriptivo a lo analítico de manera que los resultados de capítulo sirven de base para los subsiguientes. Por supuesto todo este esfuerzo está sujeto al escrutinio de biólogos especialistas y se podrán desprender quizás más preguntas que respuestas sobre la biología y ecología de los bivalvos de esta región del mundo, lo cual hace aún más interesante su lectura y revisión.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La diversidad biológica o biodiversidad puede ser definida en términos conceptuales como “la variabilidad y abundancia de las especies de una unidad de estudio definida” (Magurran 2004). Actualmente la biodiversidad tiene gran relevancia en las investigaciones donde el propósito central son los inventarios, el número de especies observadas en una determinada área (i.e. riqueza de especies) y su variación espacial y temporal en distintas escalas (local, regional, biogeográfica) (Gaston 2000; Crist *et al.* 2003). Esta información ha sido fundamental para establecer estrategias de manejo y preservación de las comunidades naturales (Stohlgren *et al.* 1995; Gering *et al.* 2003; Hui-Ping *et al.* 2007).

La riqueza de especies es una de las medidas de la biodiversidad más utilizadas ya que es el resultado de las interacciones biológicas y de las condiciones ambientales particulares de la escala estudiada. Sin embargo, la riqueza por sí sola no describe la estructura de los ensamblajes de especies porque el número de individuos por especie varía según el área estudiada (Gray 2000). Es decir, diferentes especies pueden tener distintas abundancias por lo que generalmente existen algunas numéricamente dominantes y otras raras. En los ensamblajes naturales se distinguen escalas de la diversidad denominadas alfa (α), beta (β) y gama (γ) (Jurasinski *et al.* 2009). La diversidad α y γ corresponden a la diversidad de inventario de una escala particular para un tiempo y espacio determinado. De esta manera, la diversidad α puntual corresponde a la registrada dentro de una muestra o hábitat mientras que la diversidad γ corresponde a la de un paisaje integrado por diferentes hábitats (Magurran 2004). La diversidad de inventario se complementa con la diversidad de diferenciación (β), también conocida como tasa de renovación, recambio o reemplazo de especies, esto es, el cambio en la distribución relativa de la riqueza, composición y abundancia de especies a través de dos principales escalas de la diversidad de inventario, que bien puedan ser entre muestras (diversidad β_m) o entre hábitats (diversidad β_h) (Magurran 2004; Lande 1996; Jurasinski *et al.* 2009). Debido a todo esto, es necesario realizar los análisis de la diversidad en multi-escalas espaciales y así tener una mejor representación de los componentes de la diversidad en su escala correspondiente. Esta ha sido una tendencia de muchos estudios sobre biodiversidad en las últimas dos décadas, lo

cual ha permitido un mayor conocimiento porque detallan los patrones de variación espacio-temporal de los ensamblajes de especies (Gering *et al.* 2003).

Los moluscos son uno de los grupos taxonómicos más diversos del ambiente béntico de los océanos (Bouchet, 2007). Por esta razón, han sido objeto de numerosos estudios sobre su diversidad en todo el mundo. En el Pacífico mexicano, estos estudios se han enfocado principalmente a inventarios de especies, a descripciones de su distribución espacial y de la estructura de los ensamblajes de las especies del golfo de California (e.g. Parker 1964; Hendrickx y Toledano-Granados 1994; Hendrickx y Brusca 2002; Hendrickx, *et al.*, 2007; Zamorano y Hendrickx 2007), de algunas bahías de esta misma región (e.g. Coan 1968; Ortiz-Arellano 2005; Avila-Serrano *et al.* 2006; González-Medina *et al.* 2006; Álvarez-Romo *et al.*, 2007); además de localidades del Pacífico central (e.g. Román-Contreras *et al.* 1991; Landa-Jaime y Arciniega-Flores, 1998; Pérez-Peña y Ríos-Jara, 1998; González-Villareal 2005; Ríos-Jara *et al.* 2003, 2008) y del Pacífico sur de México (e.g. Zamorano *et al.* 2008; Ríos-Jara *et al.* 2009).

En el litoral del Pacífico mexicano, la latitud 23°N (i.e. la bahía de Mazatlán) es importante porque precisamente desde la boca del golfo de California y hacia latitudes más sureñas, existe un notable incremento de especies de bivalvos de hábitos infaunales y epifaunales (Roy *et al.* 2000). Esta alta riqueza se ha relacionado con la geomorfología costera irregular (i.e. bahías, islas, ensenadas abiertas y protegidas, arrecifes rocosos, playas rocosas-arenosas y estuarios), y a la dinámica local de las corrientes superficiales ya que es una zona de convergencia de las masas de agua del golfo de California del norte y la corriente Costanera Mexicana desde el sur con la intrusión estacional de la corriente de California (Hendrickx y Brusca 2002; Hendrickx *et al.* 2005; Lavín *et al.*, 2009). El conocimiento sobre los moluscos de la bahía de Mazatlán se ha enfocado principalmente a las especies conspicuas de gasterópodos y bivalvos del ambiente intermareal rocoso (Arreguín-Romero 1982; Sánchez-Vargas 1984; Olabarria *et al.* 2001; Camacho-Montoya *et al.* 2007; Vega *et al.* 2008; Rendón-Díaz 2010) y del submareal rocoso-arenoso (Parker 1963; Orozco-Romo 1980; Sánchez-Vargas 1984). La fauna malacológica de la bahía es importante en términos históricos porque una gran cantidad de las especies que se distribuyen en toda la Provincia Panámica (e.g. desde el Golfo de California hasta el norte

de Perú) fueron registradas por primera vez en esta bahía, y fueron descritas por uno de los taxónomos con mayor contribución al número de especies de toda esta región: Philip Pearsall Carpenter (Palmer 1958).

Es interesante conocer que los especímenes Tipo usados por Carpenter pertenecían originalmente a la colección de conchas marinas de Frederick Reigen, las cuales recolectó en la bahía de Mazatlán entre los años 1848 y 1850 (Palmer, 1958). La colección Reigen fue adquirida por Carpenter y la descripción de las especies aparece en el año de 1857 en el “Catálogo de Mazatlán de Carpenter” (Olsson 1961). Además, con este material se publicó una serie de libros y artículos que fueron considerados en los años 70’s como literatura básica para el estudio de la fauna malacológica (Keen 1971). Carpenter dividió la colección Reigen en varios lotes, por lo que una gran parte de las especies descritas en el Catálogo de Mazatlán se encuentra actualmente en el Museo Británico de Historia Natural mientras que otra parte está en el Instituto Smithsonian en Washington, D.C., en Albany, N.Y. y en Montreal, Canadá (Palmer 1958; Olsson 1961).

El presente trabajo tiene un enfoque innovador porque por primera vez se analiza la diversidad del ensamblaje de bivalvos de una región templada-tropical del Pacífico mexicano, i.e. la bahía de Mazatlán, utilizando métodos actuales como: i) el índice de distinción taxonómica promedio y su variación ($\Delta +$ y $\Lambda +$) para evaluar la variabilidad en la composición y la distribución de las diferentes categorías taxonómicas de las especies; ii) el procedimiento BIO-ENV, para analizar el patrón de correlación entre las variables biológicas (i.e. composición y abundancia) y ambientales (i.e. temperatura, oxígeno disuelto, tipo de sedimento y exposición al oleaje); iii) las particiones aditivas y multiplicativas para reconocer los componentes de la diversidad (α , β , γ) en distintas escalas espaciales. Además, se describe y actualiza la composición taxonómica y riqueza de los bivalvos del intermareal y submareal somero de la bahía, un aspecto particularmente importante en el caso de los bivalvos porque poseen una amplia variedad de formas de vida y explotan un gran número de hábitats, para lo cual se requieren técnicas de muestreo especializadas (cuadrantes por transecto, arrastres con draga del naturalista y búsqueda directa) con el fin de obtener una mejor comprensión de la estructura de los ensamblajes. También se analiza la relación entre la composición y la abundancia de especies con las

principales variables ambientales (i.e., tipo de sedimento, materia orgánica, oxígeno disuelto, temperatura, exposición al oleaje y clorofila *a*) que podrían influir en su distribución vertical y composición. Para esto, se emplearon técnicas de muestreo que probaron ser eficientes y se realizó una revisión detallada de los microhábitats, lo cual aumentó la posibilidad de incluir especies no registradas en estudios previos. Finalmente el estudio de la diversidad de bivalvos en diferentes escalas espaciales (α y γ), sirvió para reconocer la contribución de los componentes de la diversidad y determinar en qué escala el recambio (reemplazo) de especies es más importante (β), y con esto establecer finalmente que nivel tiene la mayor contribución a la diversidad total.

Por otro lado, en este trabajo se hace la mayor contribución hasta el momento realizada sobre la biología y ecología de una especie de la familia Donacidae del Pacífico mexicano, la almeja *Donax punctatostriatus*, la cual es representativa del ensamblaje de bivalvos de la bahía de Mazatlán. Primeramente, se realiza un análisis de las relaciones morfométricas, la tasa de crecimiento, y mortalidad de esta almeja, y se describe un ciclo gametogénico, periodo reproductivo, talla mínima de madurez y proporción sexual. Esta almeja es un bivalvo filtrador suspensívoro que produce heces y pseudo-heces que incrementan el contenido de materia orgánica en el sedimento, facilitando la penetración de la biota infaunal. La acción de enterrarse afecta la estabilidad del sedimento y la disponibilidad de oxígeno. Estos factores condicionan la dinámica y abundancia de la distribución vertical de la macroinfauna (Levinton 2001; Jaramillo *et al.*, 2007).

Los miembros de la familia Donacidae comúnmente se encuentran en las playas arenosas de alta energía de las costas tropicales y templadas (Sastre 1984; Nel *et al.* 2001; Gaspar *et al.*, 2002a; Laudien *et al.* 2003). Por la forma de su concha, los donácidos tienen la habilidad de cavar fácilmente en la arena y así evitar ser desalojados por la acción del oleaje y las corrientes (McLachlan *et al.* 1995; De la Huz *et al.* 2002). No existen estudios previos enfocados en la ecología de especies particulares de donácidos del Pacífico mexicano. En realidad, los trabajos sobre especies de bivalvos de esta región se han enfocado principalmente en las de importancia comercial como el mejillón *Modiolus capax* (Garza-Aguirre y Bückle-Ramírez 1989), la madreperla *Pteria sterna* (Díaz y Bückle-Ramírez 1996), la almeja *Laevicardium elatum* (Villalejo-Fuerte *et al.* 1996), el callo de

hacha *Atrina maura* (Rodríguez-Jaramillo *et al.* 2001; Angel-Pérez *et al.* 2007) y el ostión *Crassostrea corteziensis* (Chávez-Villalba *et al.* 2008). La dinámica poblacional de las especies del género *Donax* ha sido estudiada en otras regiones del mundo e incluyen evaluaciones de las relaciones morfométricas, crecimiento y mortalidad (Rhoads y Pannella 1970; Gaspar *et al.* 2002a, 2002b), el ciclo gametogénico y la época de reproducción (Tirado y Salas 1999; Laudien *et al.* 2001; Gil y Thomé 2004). Aún cuando *D. punctatostriatus* tiene poco interés comercial ya que se utiliza únicamente para autoconsumo local y sus conchas ocasionalmente en la elaboración de artesanías también es cierto que en determinadas épocas del año son abundantes y de talla considerable por lo que representa un recurso potencial importante.

El análisis de las relaciones morfométricas, la tasa de crecimiento, mortalidad, además del ciclo gametogénico, el periodo reproductivo, talla mínima de madurez y proporción sexual de *D. punctatostriatus* será de gran utilidad para entender más sobre su estructura y dinámica poblacional. Además de los factores bióticos (endógenos fisiológicos) y abióticos (exógenos) que influyen sobre la morfología y biología de esta almeja en esta zona donde se distribuye. Con un mayor conocimiento de su biología y ecología podrá considerarse como una especie alternativa para eventualmente realizar propuestas de manejo para la región Pacífico mexicano. Adicionalmente, esta información puede considerarse base de comparación para futuros estudios sobre la estructura y dinámica de otras poblaciones donde se distribuye esta especie.

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la diversidad del ensamblaje de bivalvos en la bahía de Mazatlán y algunos parámetros de crecimiento, mortalidad y las relaciones morfométricas de una población de la almeja *Donax punctatosstriatus*, así como su ciclo reproductivo.

OBJETIVOS PARTICULARES

I.- Describir la composición y abundancia de especies de bivalvos en los principales hábitats de la bahía.

II.- Evaluar la relación del ensamblaje de bivalvos con algunos parámetros ambientales estacionales de la bahía.

III.- Analizar a múltiples escalas espaciales la diversidad de bivalvos intermareales y submareales mediante los métodos de particiones aditivas, multiplicativas y número de Hill.

IV.- Estimar las relaciones morfométricas, la tasa de crecimiento y la mortalidad de la almeja *Donax punctatosstriatus*.

V.- Describir el ciclo reproductivo, proporción sexual, talla mínima de madurez y la gametogénesis de la almeja *D. punctatosstriatus*.

ÁREA DE ESTUDIO

Bahía de Mazatlán. La bahía se localiza en el sureste del golfo de California ($23^{\circ}15' - 23^{\circ}11'N - 106^{\circ}29' - 106^{\circ}25'O$), cubriendo un área de 3,500 hectáreas aproximadamente y la línea de costa alcanza una extensión de 13.5 km (Figura A).

A una distancia de 1.5 km de la costa se encuentran la isla Venados ($23^{\circ} 14' 00'' N - 106^{\circ} 28' 00'' O$) que, junto con las islas Pájaros ($23^{\circ}15'17''N, 106^{\circ}28'41''O$) y Lobos ($23^{\circ}13' 59'' N, 106^{\circ} 27'59''O$), están consideradas como Zona de Reserva Ecológica y Zona de Refugio de Aves Marinas y Migratorias y de Fauna y Flora Silvestre formando parte del Área de Protección de Flora y Fauna “Islas del Golfo de California” conforme al acuerdo publicado en el Diario Oficial de la Federación a partir del 7 de junio del 2001 (van der Heiden 2005). Estas islas se encuentran también dentro de las regiones marinas prioritarias de México, zona clasificada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO 2012).

La bahía pertenece a la ecorregión Cortesiana de la Provincia Pacífico Nororiental Templado-Cálido, entre las ecoregiones: Transición Magdalena y la del Pacífico Tropical Mexicano (Spalding *et al.* 2007). Está influenciada estacionalmente por la corriente de California con aguas frías provenientes del norte, la Contracorriente Nor-Ecuatorial con flujo de aguas cálidas tropicales y las aguas templadas procedentes del mismo golfo de California (Wyrтки 1966; Zamudio *et al.* 2001; Alonso-Rodríguez 2004).

El clima es tropical-subtropical de tipo cálido subhúmedo con lluvias en verano (A(w)) con dos épocas muy marcadas cada año (Bell y Carballo 2008). El periodo lluvioso se presenta de julio a octubre con un promedio anual de 812 mm (INEGI 1994). La temporada de estiaje con poca o nula precipitación pluvial, es de noviembre a junio (Montaño-Ley 1985). La temperatura de la superficie marina oscila entre $13-21^{\circ}C$ en la época de estiaje y de $28-31^{\circ}C$ en la época lluviosa (Wilkinson *et al.*, 2009).

Descripción de las localidades del intermareal

1) Olas Altas (OA). Es una playa semi-protegida, cercana al malecón del mismo nombre, ubicada en “el viejo Mazatlán”. Tiene una extensión rocosa de ~150m con pequeñas zonas de arena media a gruesa. No es muy común la presencia de turistas en la zona (Cuadro A).

2) Los Pinos (LP). Esta playa protegida está contigua a la Facultad de Ciencias del Mar (UAS). Presenta una zona rocosa de aproximadamente 100 m de longitud, con pozas de marea y algunas zonas de arena media a gruesa. Es frecuente la presencia del turismo y gente local.

3) Casa del Marino (CM). A esta playa se le llamo así, por estar colindante a La Casa del Marino, un inmueble que fue oficina de correos. Esta playa es semiprottegida a expuesta, una gran parte es rocosa con pequeñas secciones arenosas (fina a media), tiene una extensión de aproximadamente 250 m.

4) Isla Venados (IV). También se le conoce con el nombre isla de en Medio. Tiene una longitud aproximada de 1.8 km y una superficie aproximada de 54 ha. Es la más grande de las tres islas que se encuentran en la bahía. El lado este de la isla tiene una playa protegida de arena media a gruesa de aproximadamente 850 m de longitud y de 30-60 m de anchura. Hacia la parte norte de la playa se encuentra una playa rocosa (200 m) con pozas de marea y canto rodado.

5) El Malecón (MA). Es una playa dinámica, expuesta de arena media a gruesa y canto rodado. Tiene una extensión de 400 m. Se encuentra en el sector urbano de la ciudad de Mazatlán y es frecuentemente visitada por turistas y gente local.

6) Zona Dorada (ZD). Es una playa protegida de arena media a fina con una extensión de 300 m. Se localiza en la zona hotelera en frente del restaurante Chili's Pepper y es frecuente por los turistas.

Descripción de las localidades del submareal somero

Todas las localidades del submareal somero se ubicaron adyacentes a las playas del intermareal (Cuadro A). En general el sustrato de todos estos sitios se compone de arena fina y gruesa, áreas de arrecifes rocosos y fragmentos de concha. En las localidades de Isla Venados y Los Pinos además se encuentran pequeños parches de coral vivo.

Cuadro A. Coordenadas geográficas de las localidades del intermareal y submareal somero de la bahía de Mazatlán, Sinaloa.

| Localidad | Intermareal | Submareal somero |
|----------------------|-------------------------------|-----------------------------|
| | Latitud N – Longitud O | Latitud N – Longitud O |
| Olas Altas (OA) | 23°11'41.89'', 106°25'38.87'' | 23°11'45.1'', 106°25'41'' |
| Casa del Marino (CM) | 23°12'21.07'', 106°25'44.48'' | 23°12'19.7'', 106°25'47.3'' |
| Los Pinos (LP) | 23°12'30.40'', 106°25'44.95'' | 23°12'34.9'', 106°25'39.8'' |
| Isla Venados (IV) | 23°14'18.02'', 106°27'56.70'' | 23°13'55.5'', 106°27'43.1'' |
| El Malecón (MA) | 23°13'42.36'', 106°25'51.88'' | 23°13'37.2'', 106°25'51.4'' |
| Zona Dorada (ZD) | 23°15'31.30'', 106°27'53'' | 25°15'30.09'', 106°27'5.4'' |

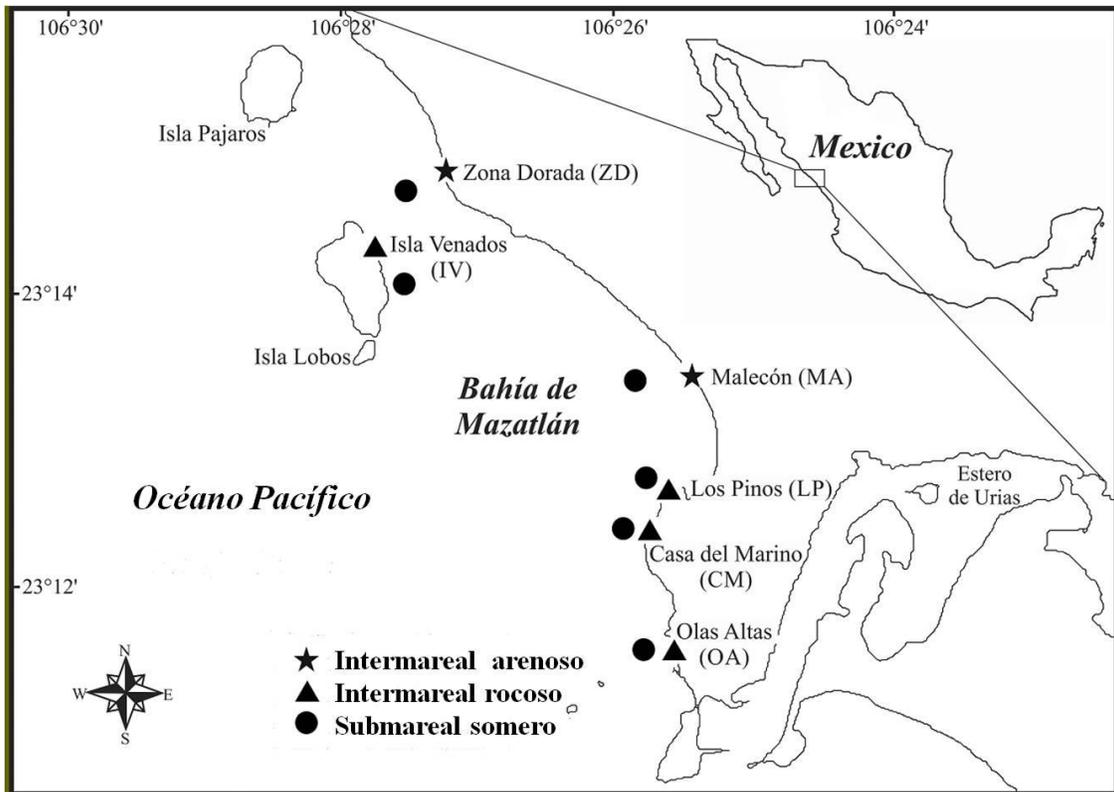


Figura A. Localidades del intermareal y submareal en la bahía de Mazatlán, México.

LOCALIDADES EN LA BAHÍA DE MAZATLÁN

INTERMAREAL ROCOSO



Isla Venados



Olas Altas

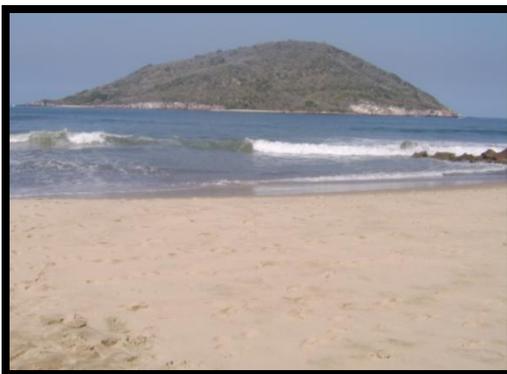


Casa del Marino



Los Pinos

INTERMAREAL ARENOSO



Zona Dorada



El Malecón

Playa isla de la Piedra. Esta playa arenosa se localiza al sur del puerto de Mazatlán, Sinaloa, (23°11'10.97''N - 106°24'38.39''O; 23°11'13.06''N - 106°24'21.81''O) (Figura B). Esta playa es extensa con una pendiente suave. El tamaño medio de las partículas del sedimento es de 0.29 mm (arena fina), con arena más gruesa (>3.0 mm). Con estas características se clasifica como una playa disipativa (McLachlan *et al.* 1993; Rodil *et al.* 2012). Se encuentra en una zona semiprotegida, con gran influencia de la exposición al oleaje y las mareas; se trata de una playa muy dinámica de alta energía con recambio importante de sedimentos durante el ciclo anual (Montaño-Ley 1985).

El clima de la zona es tropical y subtropical de tipo cálido subhúmedo con precipitaciones durante el verano (A(w)) (media anual 34.8 mm), y las máximas precipitaciones son a mediados de septiembre (media anual 206.18 mm). La temperatura media anual es de 24°C, los meses más cálidos son de julio a septiembre con una media de 28 °C. Se presentan vientos predominantes provenientes del oeste y noroeste con una velocidad de 2.6 a 3.5 m/seg. El área es afectada por tormentas tropicales y huracanes que se forman en el Pacífico Nororiental, principalmente en los meses de julio a octubre (Montaño-Ley 1985).

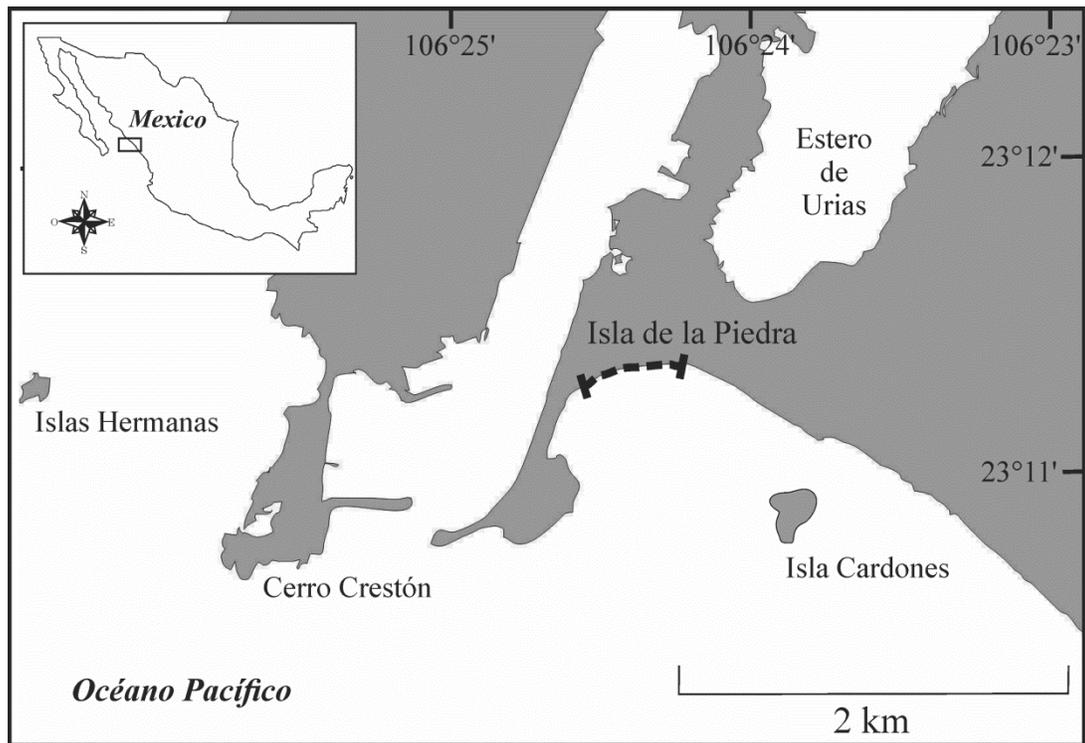


Figura B. Área de estudio (línea puntuada) donde se llevo a cabo la recolección de la almeja *Donax punctatostriatus* en la isla de la Piedra, México.

LOCALIDAD ISLA DE LA PIEDRA



CAPÍTULO I

COMPOSICIÓN DE ESPECIES, RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN DE MOLUSCOS BIVALVOS MARINOS DE LA BAHÍA DE MAZATLÁN, SINALOA, MÉXICO

Research article: Species composition, richness, and distribution of marine bivalve molluscs in bahía de Mazatlán, México. Publicado en: ZooKeys 399:43-69.

RESUMEN

Se describe la composición y la distribución de los moluscos bivalvos de los ambientes intermareal rocoso y arenoso, y submareal somero de la bahía de Mazatlán, México. La fauna de bivalvos de la bahía está representado por 89 especies repartidas en 28 familias, incluyendo 37 nuevos registros y cuatro extensiones de rango: *Lithophaga hastasia*, *Adula soleniformis*, *Mactrellona subalata* y *Strigilla ervilia*. El número de especies aumenta desde el intermareal superior (44), e inferior (53) al submareal somero (76), pero sólo 11 (17%) tienen una amplia distribución en la bahía (es decir, se encuentra en todos los sitios de muestreo y ambientes). Los ensamblajes de bivalvos están compuestos por cuatro principales formas de vida: 27 especies epifaunales, 26 infaunales, 16 semi-infaunales y 20 endolíticas. Un análisis de distinción taxonómica identificó los sitios de muestreo y los ambientes que más contribuyen a la diversidad taxonómica (categorías: especies a suborden) de la bahía. El presente trabajo se incrementó significativamente (31%) a 132 especies de los inventarios anteriores de bivalvos de bahía de Mazatlán. Estas especies representan el 34% de la diversidad de bivalvos del sur del golfo de California y aproximadamente el 15% de la región del Pacífico Oriental Tropical.

Palabras clave: Mollusca, Bivalvos, Distinción taxonómica, bahía de Mazatlán, Pacífico mexicano.

ABSTRACT

We describe the composition and distribution of bivalve molluscs from the sandy and rocky intertidal and the shallow subtidal environments of Bahia de Mazatlan, Mexico. The bivalve fauna of the bay is represented by 89 living species in 28 families, including 37 new records and four range extensions: *Lithophaga hastasia*, *Adula soleniformis*, *Mactrellona subalata*, and *Strigilla ervilia*. The number of species increases from the upper (44) and lower intertidal (53) to the shallow subtidal (76), but only 11 (17%) have a wide distribution in the bay (i.e., found in all sampling sites and environments). The bivalve assemblages are composed of four main life forms: 27 epifaunal species, 26 infaunal, 16 semi-infaunal, and 20 endolithic. A taxonomic distinctness analysis identified the sampling sites and environments that contribute the most to the taxonomic diversity (species to suborder categories) of the bay. The present work increased significantly (31%) to 132 species previous inventories of bivalves of Bahia de Mazatlan. These species represent 34% of the bivalve diversity of the southern Golfo de California and approximately 15% of the Eastern Tropical Pacific region.

Keywords

Mollusca, Bivalves, Taxonomic distinctness, Bahia de Mazatlan, Mexican Pacific

INTRODUCCIÓN

El conocimiento sobre los moluscos en la bahía de Mazatlán localizada en el Pacífico mexicano se ha enfocado principalmente a las especies conspicuas de gasterópodos y bivalvos del ambiente intermareal rocoso (Arreguín-Romero 1982; Sánchez-Vargas 1984; Olabarria *et al.* 2001; Camacho-Montoya *et al.* 2007; Vega *et al.* 2008; Rendón-Díaz 2010) y del submareal rocoso-arenoso (Parker 1963; Orozco-Romo 1980; Sánchez-Vargas 1984). Estos trabajos reportan en conjunto 83 especies de bivalvos. Sin embargo, este inventario es limitado ya que en el Pacífico mexicano se encuentran muchas formas infaunales, semi-infaunales y endolíticas (Keen 1971; Keen y Coan 1974; Hendrickx y Toledano-Granados 1994; Hendrickx y Brusca 2002; Ríos-Jara *et al.* 2008), las cuales no han sido aún reportadas en la bahía. Por ejemplo, Parker (1964) registró 380 especies de bivalvos solamente en el golfo de California, posteriormente Coan (1968) registró 75 especies en bahía de los Ángeles, localizada en la porción norte del golfo; en el trabajo de Hendrickx *et al.* (2007) aumentó la riqueza de especies a 565; Keen (1971), enlistó 567 especies para la Provincia Panámica, y recientemente Coan y Valentich-Scott (2012) incrementaron a 890 las especies de bivalvos del Pacífico Este Tropical.

De acuerdo a Bouchet *et al.* (2002), la riqueza de especies de moluscos ha sido con frecuencia subestimada en los estudios ecológicos, principalmente debido a una insuficiente cobertura de la heterogeneidad espacial y en el esfuerzo de muestreo. Esto es particularmente importante en el caso de los bivalvos debido a que poseen una amplia variedad de formas de vida y explotan un gran número de hábitats, que requieren técnicas de muestreo especializadas. Por lo tanto, una consideración especial se debe dar a la complejidad del ambiente y de las técnicas de muestreo a fin de obtener una mejor comprensión de la estructura de los ensamblajes.

Muchos estudios sobre la biodiversidad marina han utilizado curvas de acumulación de especies (i.e., rarefacciones basadas en muestras sucesivas) para evaluar el esfuerzo de muestreo. Esta técnica indica cuando un gran porcentaje de especies es suficientemente grande, con un número definido de muestras con respecto a un número total teórico de especies esperadas de una comunidad dada (Magurran 2004). La evaluación del esfuerzo de

muestreo es particularmente importante en el caso de las asociaciones de moluscos, que a menudo contienen un gran número de especies raras, incluyendo únicas (registradas en una sola muestra) (Bouchet *et al.* 2002) y especies duplicadas (registradas en dos muestras). Por lo tanto, el uso de diferentes estimadores no paramétricos ha sido recomendado cuando muchas especies únicas y duplicadas se encuentran en una amplia serie de muestras, ya que estos estimadores permiten detectar características complementarias de las comunidades (Escalante-Espinoza 2003; Magurran 2004).

La biodiversidad marina se ha evaluado con el enfoque de la distinción taxonómica (Warwick y Light 2002; Clarke y Gorley 2006), la cual que integra la riqueza de especies y todas las categorías taxonómicas de un ensamblaje de especies. La distinción taxonómica promedio mide el grado en que las especies en una muestra son taxonómicamente relacionadas, esto es, la distancia taxonómica promedio entre todos los pares de especies a través de un árbol taxonómico. Este análisis determina el grado de ciertos grupos taxonómicos contribuyen a la diversidad total de un determinado ambiente o sitio utilizando sólo datos de presencia-ausencia de especies, y es insensible a las diferencias en el esfuerzo y técnicas de muestreo utilizados en diferentes escalas (Clarke y Warwick 1999).

La evaluación de la biodiversidad a escala regional es en ocasiones difícil, pero la distinción taxonómica facilita su medición (Warwick y Light 2002). Además, los índices de distinción taxonómica promedio ($\Delta +$ y $\Lambda +$) son una herramienta fácil de usar para medir la biodiversidad en las escalas de tiempo y espacio (Warwick y Clarke 1998), como se confirma en estudios sobre las comunidades de peces (Roger *et al.* 1999), las comunidades macrobentónicas (Mistri *et al.* 2000), los nematodos marinos (Clarke y Warwick 2001), los ensamblajes de moluscos de conchas vacías (Warwick y Light 2002; Smith 2008), organismos de agua dulce (Heino *et al.* 2005), e insectos acuáticos (Heino *et al.* 2008).

La bahía de Mazatlán se encuentra en la parte sureste del golfo de California. La alternancia de temporadas cálidas y templadas de esta región crea condiciones que favorecen el desarrollo de una biota marina muy diversa compuesta por especies del golfo de California y las subprovincias biogeográficas del Pacífico mexicano (Brown y Lomolino, 1998). En este trabajo se describe la composición taxonómica de las

comunidades de bivalvos que habitan en el ambiente intermareal y submareal somero (profundidades 3-10 m) de cuatro playas rocosas y dos arenosas de la bahía de Mazatlán. Los especímenes fueron recolectados con diversas técnicas de muestreo y durante las diferentes estaciones del año para obtener una buena representación de las especies epifaunales, infaunales, semi-infaunales y endolíticas de la bahía. Las curvas de acumulación de especies se utilizaron para evaluar el esfuerzo de muestreo realizado durante el período de estudio y para predecir el número total teórico esperado de especies en estos ambientes. Se provee un análisis comparativo de los inventarios previos en la bahía, los nuevos registros y las extensiones de distribución geográfica. Finalmente, la composición taxonómica se analiza con el índice de distinción taxonómica promedio y su variación ($\Delta +$ y $\Lambda +$) para evaluar la variabilidad en la composición y la distribución de las diferentes categorías taxonómicas de las especies.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio. Ver las características de la bahía y de las localidades del intermareal y submareal somero en la sección de área de estudio.

Trabajo de Campo. Se establecieron seis localidades a lo largo de la bahía de Mazatlán, cuatro en playas rocosas y dos en playas arenosas expuestas y protegidas a la acción del oleaje. Se consideraron tres ambientes en cada localidad, el intermareal superior (IS) y el intermareal inferior (II), además del submareal somero (SS) (3-10 m) adyacente a cada playa. Las zonas del intermareal se dividieron de acuerdo a la zonación natural de los invertebrados bentónicos (Perés 1982; Sánchez-Vargas 1984; Esqueda *et al.* 2000).

Diferentes técnicas de muestreo (cuadrantes por transectos, dragados y búsquedas directas) se aplicaron durante cuatro expediciones en diciembre de 2008 y en marzo, junio y agosto del 2009. Los transectos (15 m de largo) fueron paralelos a la línea de costa, dos en cada ambiente (IS, II, SS) de cada playa. De dos a cuatro ($\bar{x} = 3$) cuadrantes (0.5 m^2) fueron colocados equidistantes a lo largo de cada transecto y todos los bivalvos encontrados en cada cuadrante se identificaron *in situ* o fueron recolectados para su identificación

taxonómica en el laboratorio. En el submareal somero se realizaron los muestreos mediante el buceo SCUBA. El esfuerzo total de muestreo fue de 126 cuadrantes (63 m²) en el intermareal rocoso y 52 cuadrantes (26 m²) en el intermareal arenoso. Se utilizó un total de 90 cuadrantes (45 m²) en el ambiente submareal somero de todas las playas. Además, con el fin de incrementar el inventario de los bivalvos, los especímenes que se encontraron en las zonas adyacentes a los cuadrantes fueron también identificados *in situ* o recogidas durante las búsquedas directas en los ambientes intermareal y submareal. Los dragados (24) se llevaron a cabo en la zona submareal somero (8-15 m de profundidad) de las seis playas, utilizando una draga del naturalista (tamaño de malla = 2.5 cm, copo de malla = 1.3 cm) (English *et al.* 1997) durante 15 minutos a una velocidad aproximada de 2 nudos.

Trabajo de laboratorio. En este trabajo se consideraron únicamente los especímenes recolectados vivos. Los especímenes endolíticos (i.e. habitan dentro de piedras u otros sustratos duros) se obtuvieron rompiendo rocas, conchas, fragmentos de coral, los tubos de poliquetos y rodolitos. Los especímenes epifaunales (i.e. especies adheridas a un sustrato duro) se obtuvieron por raspado de la superficie de rocas. Los semi-infaunal (i.e. parcialmente enterrados en el sedimento, pero que sobresalen por encima de ella) y los infaunales (i.e. los que viven enterrados en el sedimento) se obtuvieron tamizando el sedimento arenoso (Levinton 2001). Un estéreo-microscopio se utilizó para el examen de sustratos blandos y duros en busca de ejemplares de <10 mm. Las siguientes referencias fueron usadas para la identificación taxonómica de los bivalvos: Abbott (1974), Keen (1971), Morris (1980) y Coan y Valentich-Scott (2012). Para reconocer los nuevos registros de bivalvos en la bahía y actualizar el inventario de especies, se revisaron los registros de bivalvos en la bahía de Mazatlán de los últimos 50 años (Parker 1963; Keen 1971; Orozco-Romo 1980; Arreguín-Romero 1982; Sánchez-Vargas 1984; Skoglund 2001; Olabarria *et al.*, 2001; Hendrickx *et al.*, 2005; Camacho-Montoya *et al.*, 2007; Rendón-Díaz 2010; Coan y Valentich-Scott, 2012).

La frecuencia absoluta de cada especie en cada ambiente y localidad fue estimada mediante el cálculo de la proporción entre el número de sitios donde las especies fueron registradas y el número total de sitios. Se estableció una colección de referencia con toda la información curatorial, la cual fue depositada en el Laboratorio de Ecosistemas Marinos y

Acuicultura (LEMA) del Departamento de Ecología de la Universidad de Guadalajara, México.

Análisis de los datos. Para evaluar el esfuerzo de muestreo se consideraron únicamente los especímenes recolectados con el método de cuadrantes por transecto en el intermareal de las playas rocosas y los sitios del submareal somero adyacente. Se realizaron curvas de acumulación de especies observadas basándose en el número de especies por cuadrante. La riqueza esperada se calculó mediante los estimadores no paramétricos Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2. Las curvas se construyeron con 10,000 iteraciones sin remplazo basados en las muestras para cada localidad y ambiente, empleando el programa EstimateS V8 (Colwell 2006).

Para realizar el análisis de distinción taxonómica (Clarke y Gorley 2006), se construyeron matrices de presencia y ausencia de especies usando la información obtenida con las técnicas de cuadrantes por transecto, arrastres y búsqueda directa en las localidades de Olas Altas, Los Pinos, Casa del Marino e Isla Venados. Se integró una matriz de agregación taxonómica con seis niveles taxonómicos (especie, género, familia, superfamilia, orden y superorden), empleando como referencia el trabajo de Coan y Valentich-Scott (2012) para las categorías de especie a familia y el de Bouchet y Rocroi (2010) para las categorías de superfamilia a superorden. Estas categorías taxonómicas fueron ponderadas de acuerdo a lo sugerido por Warwick y Clarke (1995) de la siguiente manera: w1, especies dentro del mismo género; w2, especies dentro de la misma familia pero en diferentes géneros; w3, especies dentro de la misma superfamilia pero en diferentes familias; w4, especies dentro del mismo orden pero en diferentes superfamilias, y así sucesivamente. La distinción taxonómica promedio (Δ^+) y su variación (Λ^+) se estimaron para cada localidad, ambiente y localidad por ambiente. Para ello se construyeron modelos con intervalos de confianza del 95%, donde la significancia estadística de Δ^+ y Λ^+ se probó con 1000 iteraciones con el programa PRIMER + PERMANOVA v6 (Clarke y Gorley 2006).

RESULTADOS

Curvas de acumulación de especies. Las curvas de acumulación de especies mostraron una tendencia hacia la asíntota en todos los ambientes (Figura I.1.). La representatividad de las especies observadas con respecto a los estimadores Chao 2, Jackknife 1 y 2 estuvieron dentro de un intervalo de 64 a 80%, siendo siempre Jackknife 1 el que estimó la riqueza esperada más baja mientras que Jackknife 2 estimó los valores más altos. Las curvas de acumulación de especies mostraron una tendencia similar en todas las localidades y la asíntota fue más evidente (Figura I.2.). La representatividad de la riqueza de especies observada varió entre 64 y 85%, siendo nuevamente Jackknife 2 el estimador con valores más altos de riqueza esperada. Las localidades de Los Pinos y Casa del Marino obtuvieron la mayor representatividad de especies ($\geq 79\%$) mientras que Olas Altas tuvo la menor (68-73%). En cuanto a la rareza de especies se obtuvieron un gran número de especies únicas (entre 12-17 especies) y duplicadas (entre 6-9 especies) en los tres ambientes y las cuatro localidades (cuadro I.1.).

Riqueza, composición y distribución de especies. Se recolectaron 21,694 individuos vivos que corresponden a 28 familias, 55 géneros y 89 especies (Cuadro I.2.). Las familias más diversas fueron Mytilidae (14 especies), Veneridae (10) y Arcidae (8). Diez familias (35%) incluyeron solamente una especie. El número de especies aumento desde el intermareal superior (44) e inferior (53) hacia el submareal somero (76). Además, el número de especies exclusivas de estos ambientes fue de 7, 4 y 18, respectivamente. La riqueza de especies fue similar en el submareal somero adyacente de todas las playas (28-36), excepto en Isla Venados (55), la cual tuvo el mayor número de especies restringidas a esta isla (7) (Cuadro I.3.).

La revisión de las especies recolectadas en los sustratos duro y arenosos permitió identificar al menos 11 especies de bivalvos con un tamaño comprendido entre 5 y 10 mm: *Crassinella coxa*, *C. nuculiformis*, *Liralucina approximata*, *Ctena mexicana*, *Kellia suborbicularis*, *Neolepton subrigonum*, *Nutricula cf humilis*, *Pitar cf omissa*, *Sphenia fragilis*, *Chioneryx squamosa*, y *Transenella cf puella*. Únicamente tres especies fueron

recolectadas en el intermareal arenoso: las almejas *Strigilla cicercula*, *S. dichotoma* y *Donax punctatostratus*.

Con la técnica de cuadrantes por transecto se registró un número mayor de especies en el submareal somero (64 especies) comparativamente con las técnicas de arrastre (42 especies) y la búsqueda directa (38 especies). Sin embargo, la composición de especies obtenidas por cada técnica fue diferente ya que algunas fueron solamente recolectadas mediante cuadrantes por transecto (10 especies), arrastres (7 especies) o búsqueda directa (1 especie). Se registraron también diferentes formas de vida, 26 especies infaunales, 16 semi-infaunales, 27 epifaunales y 20 endolíticas. Las especies endolíticas se encontraron en diferentes sustratos duros como: rocas sedimentarias, corales, tubos de poliqueto, conchas de bivalvos y rodolitos. Sólo el bivalvo perforador de roca *Parapholas calva* fue encontrado exclusivamente dentro de rocas sedimentarias, y el resto de las especies en dos o más tipos de sustratos duros.

Con el presente inventario se consiguieron 37 nuevos registros para la Bahía de Mazatlán y cuatro ampliaciones de distribución geográfica: *Lithophaga hastasia*, *Adula soleniformis*, *Mactrellona subalata* y *Strigilla ervilia* (Cuadro I.1.). Doce especies (13.5%) de las 89 especies encontradas tuvieron una amplia distribución en la bahía (e.g., se encontraron en seis localidades), y 11 se registraron en los tres ambientes: *Acar rostratae*, *Carditamera affinis*, *Gragariella coactata*, *Hiatella arctica*, *Lithophaga aristata*, *L. plumula*, *Leisolenus spatiosus*, *Ostrea conchaphila*, *Saccostrea palmula*, *Striostrea prismatica* y *Sphenia fragilis*. No obstante, un número considerable de especies (27) resultó ser exclusivo de uno de los ambientes de una localidad. De acuerdo a la frecuencia absoluta, nueve especies fueron recurrentes en los tres ambientes de cinco o seis localidades: *Acar rostratae*, *Arcopsis solida*, *Brachidontes adamsianus*, *Carditamera affini*, *Isognomon janus*, *Ostrea conchaphila*, *Plicatulostrea anomioides*, *Saccostrea palmula* y *Striostrea prismática* (Cuadro I.3.).

La distribución de las distintas formas de vida de bivalvos en la bahía de Mazatlán permitió detectar algunos patrones de acuerdo a los tipos de sustrato y ambientes de cada playa. En el intermareal superior e inferior prevalecieron las formas epifaunales (12-17 especies), seguidas de las endolíticas (1-8 especies); el número de especies infaunales fue

muy similar en las seis localidades (4-5 especies), excepto en Isla Venados. En el submareal somero, al igual que el intermareal, predominaron las especies epifaunales (10-22), seguidas de las especies con ámbitos endolíticas (7-14), infaunales (3-8) y semi-infaunales (2-10) (Cuadro I.3.).

Distinción taxonómica. El análisis de la distinción taxonómica reveló información complementaria sobre el ensamblaje de bivalvos registrados en las localidades y sus ambientes. Los valores de Δ^+ de Los Pinos y Olas Altas se encuentran dentro del canal de probabilidad (intervalos de confianza al 95%, $p > 0.05$), indicando una mayor contribución a la diversidad taxonómica promedio de la bahía de Mazatlán. Sin embargo, los valores de Δ^+ de las cuatro localidades estuvieron dentro del canal de probabilidad lo que sugiere que son significativamente representativas del ensamblaje de bivalvos de la bahía (Figuras I.3a.-b.). Por otro lado, en el análisis por ambientes los valores de la Δ^+ del **SS** y los valores de Δ^+ del **IS** y **SS** cayeron dentro del canal de confianza, cercano al promedio del inventario taxonómico de la bahía. En cuanto a los valores de Δ^+ solamente el intermareal inferior fue estadísticamente diferente al modelo construido (Figuras I.3c.-d.).

Finalmente, estos resultados se complementaron con la combinación de las localidades por ambientes. La mayoría de las localidades se encuentran dentro del canal de probabilidad de Δ^+ ($p > 0.05$), excepto el **IS** de Olas Altas y el **II** de Los Pinos e Isla Venados (Figura I.3e.). En cuanto a los valores de Δ^+ de todas las localidades y sus ambientes, están dentro del canal, es decir, todos los sitios contribuyen ampliamente a la diversidad total de la bahía (Figura I.3f., Cuadro I.4.).

DISCUSIÓN

El presente trabajo incremento significativamente (31%) el número de especies de bivalvos conocidos dentro de la bahía de Mazatlán, con un total actualizado de 132 especies que incluye 37 registros nuevos (Cuadro I.5.). De acuerdo a estas cifras, la bahía contribuye el 34% de la diversidad de bivalvos del sureste del golfo de California donde se han reportado 390 especies (Hendrickx *et al.* 2007) y aproximadamente el 15% de la región del Pacífico

este tropical (890 especies) (Coan y Valentich-Scott 2012). La estrategia de muestreo intensivo aplicada durante este estudio contribuyó considerablemente a la minuciosidad del inventario. En el ambiente submareal, la draga Van Veen y la red de arrastre habían sido utilizadas en los estudios previos, pero fallaban en la recolecta de muchas formas de vida, principalmente los individuos de hábitos epifaunales y endolíticos, que se obtuvieron con el buceo SCUBA en todos los sitios de la bahía. Además, el número de especies previamente registrado en el ambiente intermareal (9-19), usando únicamente una técnica de muestreo, ya sea sólo cuadrantes, cuadrantes por transectos o búsqueda directa (Arreguín-Romero 1982; Sánchez-Vargas 1984; Camacho-Montoya *et al.* 2007; Vega *et al.* 2008; Rendón-Díaz 2010) fue bajo, comparado con las 63 especies recolectadas en ese ambiente en este estudio, con el uso de una combinación de técnicas durante las cuatro expediciones de muestreo en ciclo anual. El patrón de distribución de bivalvos en los dos ambientes principales de la bahía, el intermareal y submareal somero, también se amplía con los registros de ocho especies que se habían recolectado anteriormente sólo en el submareal y en este trabajo se registraron por primera vez en el ambiente intermareal de la bahía: *Caryocorbula biradiata*, *C. nasuta*, *Donax gracilis*, *Gregariella coarctata*, *Strigilla cicercula*, *S. dichotoma* y *Parvilucina aproximata* (Orozco-Romo 1980; Sánchez-Vargas 1984). También 16 especies de bivalvos en el submareal somero habían sido registradas solamente en el intermareal (Arreguín-Romero 1982; Sánchez-Vargas 1984; Olabarría *et al.* 2001; Camacho-Montoya *et al.* 2007; Rendón-Díaz 2010).

Nuestro estudio contribuyó a un aumento sustancial en el número de especies infaunales (29%) y endolíticos (23%); muchas de estas formas de vida (67%) no habían sido localizadas previamente en la bahía. Esto es particularmente importante ya que, frecuentemente, la riqueza de especies de moluscos ha sido subestimada en estudios ecológicos, debido a dos principales factores que separadamente o combinados, contribuyen a inventarios incompletos (Bouchet *et al.* 2002). El primer factor es la inadecuada cobertura de la heterogeneidad espacial, debido a las inapropiadas técnicas de muestreo. Esas limitaciones pueden excluir especies especializadas que viven en un área limitada o específica del hábitat. El segundo factor es la sobrevaloración a los macromoluscos (i.e. recolectando solamente individuos conspicuos), pues los trabajos que

incluyen inventarios de especies tienden a enfocarse en organismos grandes (≥ 10 mm) e ignoran a los más pequeños. Una de las causas de la exclusión de moluscos de < 10 mm es la dificultad para su determinación taxonómica. Adicionalmente, podríamos señalar también que las principales causas de la exclusión de moluscos pequeños en los trabajos ecológicos es la omisión de la revisión de los sedimentos donde es común encontrar algunos bivalvos de este intervalo de tallas. Por lo tanto, era importante hacer frente a estos factores para un inventario más completo de los bivalvos.

Se registran extensiones del ámbito geográfico para cuatro especies conocidas en otras regiones de la costa del Pacífico Oriental: *Lithophaga hastasia* (Bahía de Banderas, Jalisco hasta el Perú); *Strigilla ervilia* (Bahía Tenacatita, Jalisco a Salinas Ecuador); *Mactrellona subalata* (La Peñita, Nayarit hasta Tumbes, Perú) y *Adula soleniformis* (El Lagartillo, Los Santos, Panamá a Paita, Perú) (Coan y Valentich-Scott 2012).

Es importante señalar que durante el trabajo de campo se colectaron un total de 83 especies adicionales, no reportadas en el presente estudio debido a que no se encontraron especímenes vivos, las cuales fueron identificadas a partir de piezas conchiliológicas en buen estado. La mayoría de estas especies (64) no han sido registradas en estudios previos en la bahía, de manera que si se considera el listado total de especies (vivas + conchas vacías), el inventario correspondería a 196 especies. Aunque en muchos trabajos ecológicos incluyen a las conchas vacías de moluscos asumiendo que son parte de la comunidad regional (Warwick y Light 2002; Smith 2008), a escala local (i.e. localidades, ambientes) muchos autores los excluyen, argumentando que las conchas vacías pueden ser transportadas por corrientes e invertebrados (i.e. cangrejos ermitaños) o ambos, así que su presencia puede ser incidental y no hay garantías que esas conchas vacías sean parte de la comunidad en el periodo de recolecta (Bouchet *et al.* 2002). Entonces, en una escala regional (i.e. bahía de Mazatlán), este inventario (196 especies) incluye conchas vacías y especímenes vivos puede ser tomado en consideración. Sin embargo, puesto que la composición del ensamblaje se describe aquí de una manera más detallada y se asoció con sitios de muestreo y ambientes específicos, se decidió excluir las conchas vacías y definir el ensamblaje de los bivalvos de forma conservadora usando sólo los especímenes

vivos asociados con un rango de distribución vertical estrecho que incluye dos ambientes interconectados de la bahía: el intermareal y el submareal somero (<10 m profundidad).

Cabe mencionar algunas implicaciones que se presentaron en la determinación taxonómica de cinco bivalvos que se clasificaron como “cf.” (del latín confer que significa “comparar con”, esto es, taxón similar al indicado). Los especímenes se encontraron en etapa juvenil (*Chama* cf. *frondosa*, *Semele* cf. *bicolor*, *Nutricula* cf. *humilis* y *Pitar* cf. *omissa*). Las claves y fotografías contenidas en la literatura básica como Keen (1971) y Coan y Valentich-Scott (2012) son exclusivas de individuos adultos lo cual dificultó su ubicación taxonómica. Sin embargo estos bivalvos presentaban ciertos rasgos distintivos que permitieron sugerir que son cercanas a estas especies. Los especímenes de *Crassinella* aff. *pacifica* (aff., abreviación de “afinidad a”, ó “cercanamente relacionada a”) recolectados en la localidad de Isla Venados, algunos individuos presentaron todas las características de la especie, aunque algunos de ellos mostraron una pequeña variación en el pico (beak) que no corresponde al taxón. Por lo cual para fines prácticos en este trabajo todos los individuos recolectados en todas las localidades se nombraron como *C.* aff. *pacifica*. No obstante estos individuos necesitarán una revisión más minuciosa para descartar una posible especie nueva (Figura I.4A.-E.).

Algunos especímenes del ostión de roca *Striostrea prismatica* no presentaron las lamelas gruesas en la parte externa de la concha, característica distintiva de la especie. En lugar de ese rasgo, exhibían espinas tubulares como las que presenta *Ostrea tubulifera*. Estas estructuras están situadas en la periferia externa de la concha, pero las características de la parte interna si corresponden a las de *S. prismatica*. Si se considera sólo el análisis de los rasgos morfológicos, esto se puede explicar como una hibridación entre ambas especies, un fenómeno muy común entre los ostiones (Leitao *et al.* 2007), ó corresponde a una forma inusual de la especie, o a variaciones ontogénicas. Solamente un análisis genético podría resolver su verdadera identidad.

De acuerdo a las diferentes proyecciones obtenidas con las curvas de acumulación de especies, el número total de especies esperado es de 32% para el intermareal y de 57% en el submareal somero, el más alto número de especies actualmente recolectado. Esta

diferencia tan grande se debió al gran número de especies raras registradas y es un buen estimador del número de especies que se espera en estos ambientes en la bahía de Mazatlán. Aun así, las curvas de acumulación de especies permitieron comprobar que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para calcular el número teórico total de especies de bivalvos de la bahía.

Aunque se utilizaron diferentes técnicas de muestreo en los ambientes representativos de la bahía, el esfuerzo de muestreo se estimó sólo con la técnica de cuadrantes por transecto. Por lo tanto, no se demostró satisfactoriamente si todas las especies de bivalvos que habitan en la bahía fueron recolectadas en este estudio. Algunos bivalvos pueden tener ocurrencias estacionales u ocasionales, la intensidad del muestreo no garantiza que serán registradas, lo cual se refleja en el resultado del esfuerzo de muestreo (Figuras I.1.- 2.).

La alta biodiversidad marina del golfo de California se ha relacionada a su geomorfología costera muy irregular y altamente variable (i.e. bahías y ensenadas abiertas y protegidas, playas rocosas y arenosas, estuarios y numerosas islas), la dinámica local de las corrientes superficiales y la heterogeneidad del fondo marino (Hendrickx y Brusca 2002; Hendrickx *et al.* 2005). De acuerdo con Roy *et al.* (2000), existe un notable incremento de especies de bivalvos de hábitos infaunales y epifaunales en el litoral Pacífico Nororiental, entre las latitudes 5°N (Punta Paita, Perú) y los 23°N (bahía de Mazatlán, México). La riqueza de bivalvos del golfo de California ha sido documentada por Parker (1964), quien registro 380 especies, por Hendrickx *et al.* (2007) con 565 especies, y por Zamorano y Hendrickx (2007) con 137 especies. Por lo tanto, la bahía de Mazatlán tiene aproximadamente 23% de las especies de bivalvos reportadas para esta región. Coan (1968) registró 75 especies de bivalvos en Bahía de los Ángeles BC, la cual tiene un tamaño similar a la bahía de Mazatlán y se localiza en la porción norte del golfo de California. Muchos de esos bivalvos de la bahía de los Ángeles son infaunales asociados a sustratos areno-limosos que prevalecen en esta bahía. La revisión a detalle de la fauna malacológica de estas dos bahías reveló que son muy diferentes con solamente 12 especies compartidas. De acuerdo a Hendrickx *et al.* (2007), la diversidad de invertebrados generalmente tiende a decrecer del sur a norte en el golfo de California. Actualmente, estos autores documentaron

una reducción del número de especies de bivalvos a lo largo de un gradiente latitudinal sur-a-norte del golfo. La región se considera generalmente como templado-cálido con una combinación de elementos de dos provincias y ecorregiones adyacentes: la Ecoregión Cortesiana, en el extremo sur de la provincia Pacífico Noreste templado-cálida y la Ecoregión del Pacífico Tropical Mexicano, en la parte norte de la provincia Pacífico Oriental Tropical (Spalding *et al.* 2007).

Las características que presenta la franja costera de la bahía de Mazatlán ofrecen una gran variedad de hábitats que albergan una gran cantidad de especies de bivalvos. Varios estudios en la costa del Pacífico mexicano han demostrado que las elevadas riqueza y diversidad de especies de los bivalvos y sus diferentes formas de vida están relacionadas con la heterogeneidad del sustrato, la exposición al oleaje y la variedad del tamaño de las partículas de sedimento en los ambientes intermareal y submareal somero (Parker 1964; Esqueda *et al.* 2000; González-Medina *et al.* 2006; Hendrickx *et al.* 2007; Ríos-Jara *et al.* 2008; Vega *et al.* 2008; López-Uriarte *et al.* 2009). La bahía de Mazatlán presenta islas, arrecifes rocosos, pequeñas agregaciones de corales, playas rocosas y arenosas que incrementan la heterogeneidad y la disponibilidad de hábitats marinos. Además, existen dos épocas bien definidas a lo largo del ciclo anual, la temporada seca y la temporada lluviosa, con cambios importantes en la productividad primaria, nutrientes y el fitoplancton (Alonso-Rodríguez 2004). Esta heterogeneidad ambiental favorece la presencia de numerosas especies de bivalvos de distintas formas de vida, y contrasta con la escasa riqueza observada por Parker (1963), en áreas de la bahía con mayores profundidades (> 10 m) en las que se presentan principalmente fondos suaves más homogéneos (Orozco-Romo 1980).

El análisis de los datos obtenidos con la combinación de tres técnicas de muestreo fue una ventaja, ya que la distinción taxonómica promedio no es afectado por las distintas técnicas y por el esfuerzo de muestreo (Warwick y Clarke 2001; Leonard *et al.* 2006). Con este método se pudo identificar las localidades y los ambientes que, de acuerdo a su composición taxonómica, se encuentran dentro del canal de probabilidad del 95% de distinción taxonómica promedio (Δ^+) y su variación (Λ^+). Su inclusión dentro del canal de probabilidad indica que tienen una buena representatividad de la diversidad taxonómica de la bahía.

En este estudio, la combinación de las localidades y ambientes proporcionó mejores valores de Δ^+ y Λ^+ cuando las playas rocosas y el submareal somero adyacente fueron tomados en consideración. Esto es porque los tres ambientes son claramente distintos uno de otro y todas las localidades contribuyeron a la diversidad taxonómica de la bahía. Por ejemplo, las localidades de Isla Venados y Casa del Marino tuvieron el mayor número de taxones de bivalvos en el submareal somero, mientras que Los Pinos e Isla Venados en el intermareal inferior y Olas Altas en el intermareal superior. Teóricamente, las poblaciones con una diversidad genética alta tienen un gran potencial evolutivo y una mayor capacidad para adaptarse a los cambios de las condiciones ambientales (Price 2002). Son necesarios estudios comparativos entre regiones, clados y grupos funcionales para entender más ampliamente la diversidad taxonómica del ensamblaje de bivalvos de la bahía de Mazatlán.

El presente trabajo demostró que el ensamblaje de bivalvos de la bahía de Mazatlán, está bien representado por diversas formas de vida (epifaunales, infaunales, semi-infaunales y endolíticas) en todas las localidades estudiadas. La Isla Venados es una zona protegida por dos instituciones gubernamentales, esto es significativo ya que presentó una riqueza de especies alta y un gran número de especies exclusivas. La bahía es un destino popular para los turistas y los esfuerzos orientados a la preservación de sus ecosistemas y especies son esenciales, incluyendo aquellos bivalvos de importancia económica como el ostión de roca *Striostrea prismatica* y la madre perla *Pinctada mazatlanica*. Esta última especie se encuentra en la categoría de “protegida” por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010).

La información del ensamblaje de bivalvos de la bahía de Mazatlán debe ser complementada con análisis que incluyan una evaluación de la diversidad α , γ y β para conocer su contribución a diferentes escalas espaciales. También se requiere describir la relación de la estructura del ensamblaje de bivalvos con algunas variables ambientales locales y estacionales de la bahía. Estos análisis aportarán un marco completo para entender aspectos de la ecología de estos bivalvos, lo cual es esencial para futuros estudios sobre la conservación de la bahía.

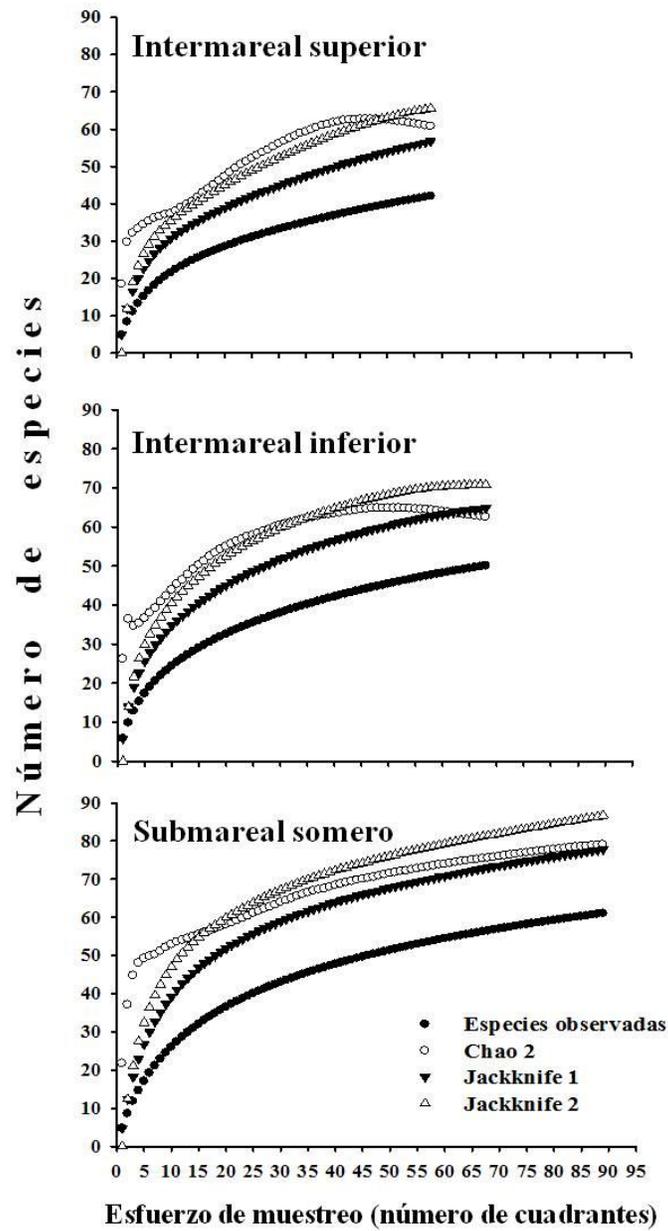


Figura I.1. Curvas de acumulación de especies observada y esperada, con índices no paramétricos Chao2, Jackknife 1 y Jackknife 2, en los tres ambientes de la bahía de Mazatlán (a-c). Las curvas fueron construidas con 10,000 iteraciones sin reemplazo.

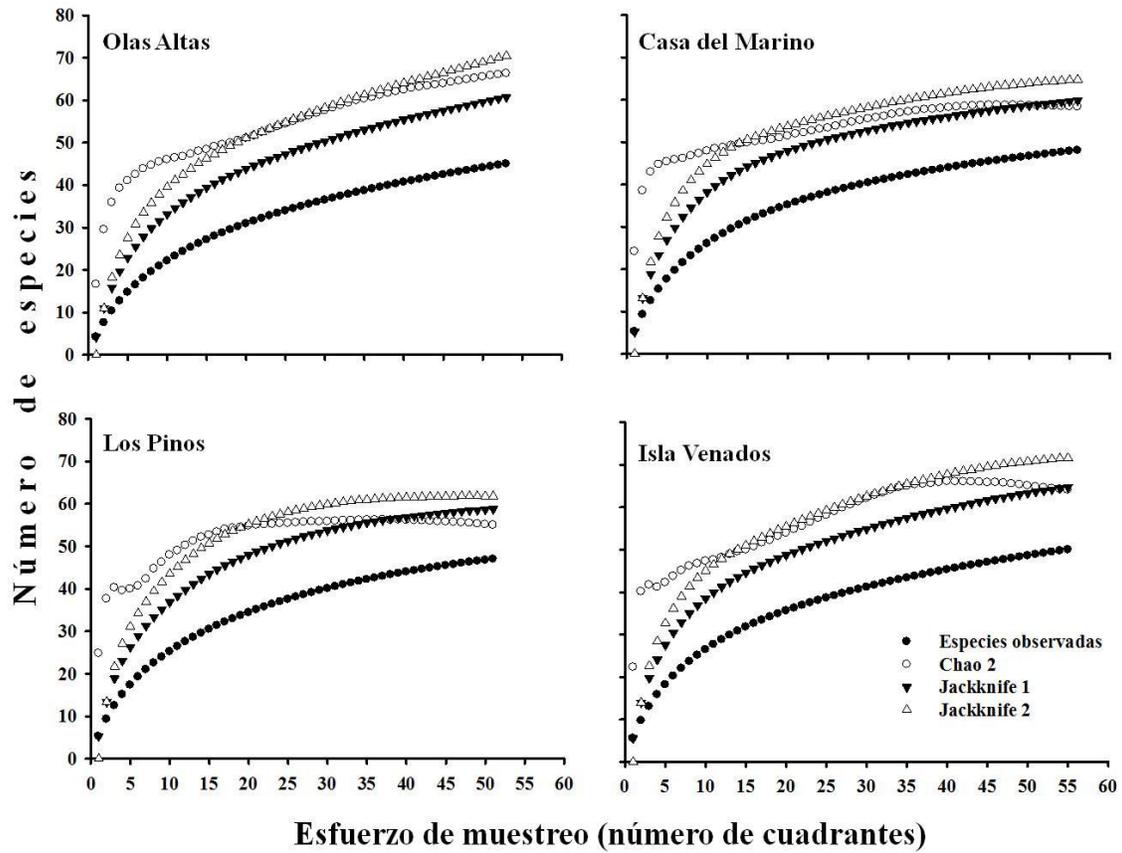


Figura I.2. Curvas de acumulación de especies observada y esperada, con índices no paramétricos Chao2, Jackknife 1 y Jackknife 2, en las cuatro localidades de la bahía de Mazatlán (a-d). Las curvas fueron construidas con 10,000 iteraciones sin reemplazo.

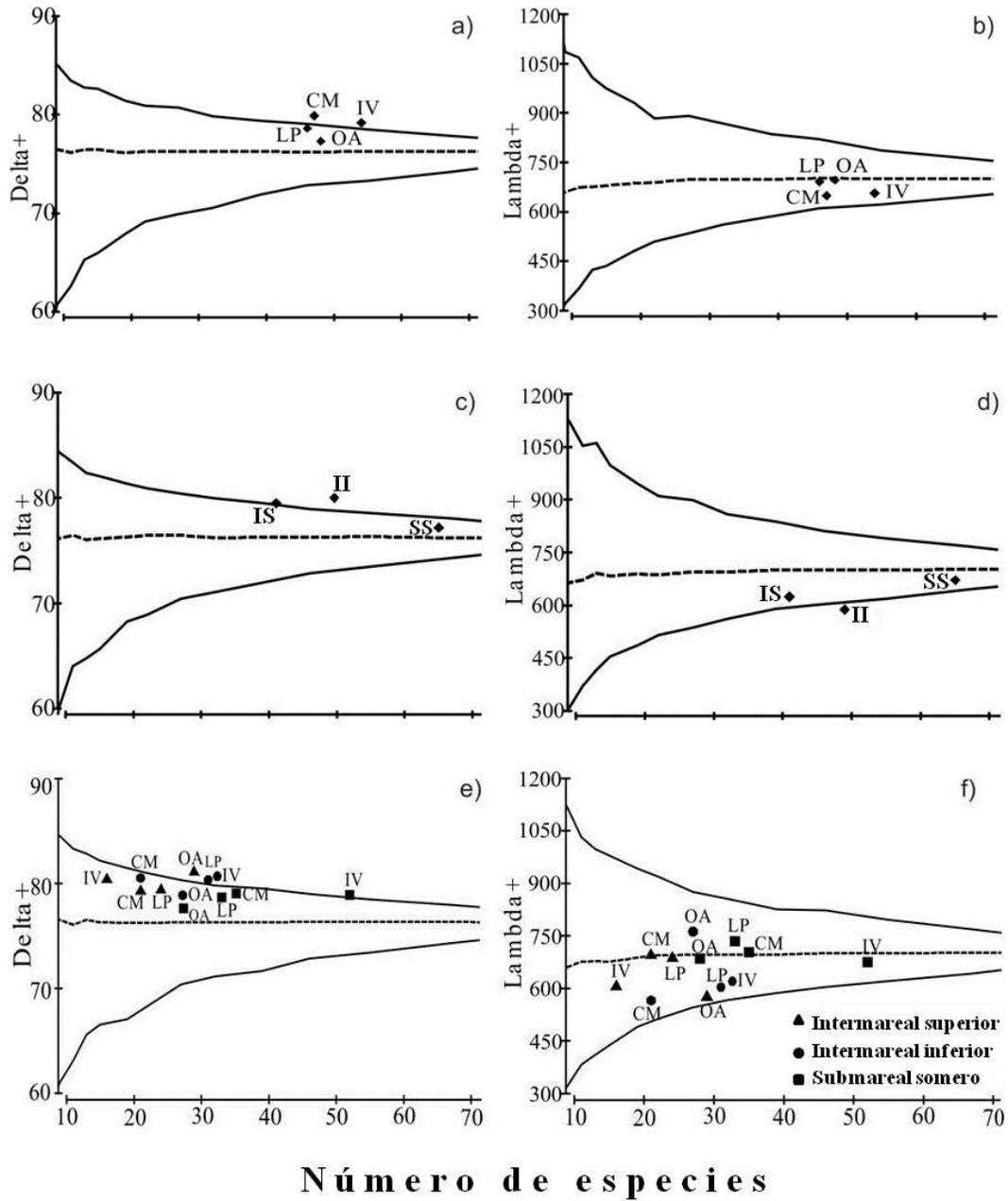


Figura I.3. Distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) y su variación ($\Lambda+$) del ensamblaje de bivalvos en las cuatro localidades (a y b), en los tres ambientes (c y d) y en las localidades por ambiente (e y f) en la bahía de Mazatlán Las líneas continuas muestran los intervalos de confianza al 95% y la línea discontinua muestra los valores de $\Delta+$ y $\Lambda+$. La significancia estadística de $\Delta+$ y $\Lambda+$ fue evaluada usando 1,000 permutaciones. Abreviaciones igual que el cuadro I.3.

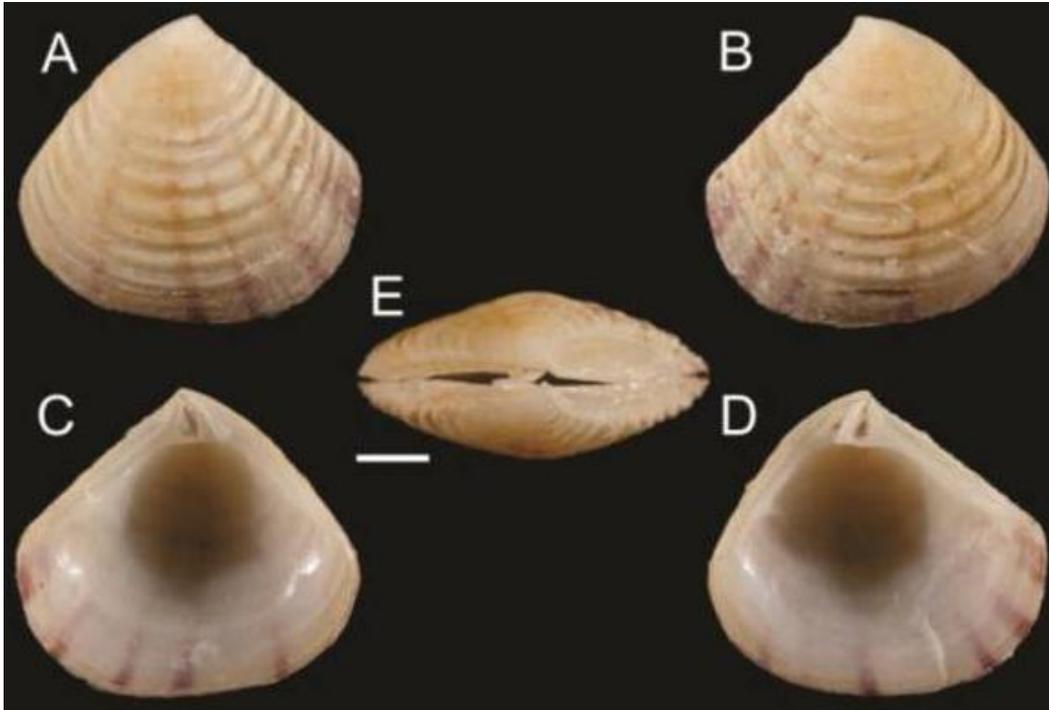


Figura I.4. *Crassinella* aff. *pacifica*. Largo= 4.92mm. A= exterior de la valva derecha; B= exterior de la valva izquierda; C= interior de la valva derecha; D= interior de la valva izquierda; E= vista dorsal de ambas valvas juntas. Escala=1mm. Isla Venados, bahía de Mazatlán, México. LEMA-BI-14. Crédito de fotografía: Paul Valentich-Scott.

Cuadro I.1. Rareza de especies en las cuatro localidades y tres ambientes en la bahía de Mazatlán, México.

| Rareza de especies | Localidades | | | | Ambientes | | |
|--------------------|-------------|-----------|-------------|--------------|----------------------|----------------------|------------------|
| | Olas Altas | Los Pinos | Casa Marino | Isla Venados | Intermareal superior | Intermareal inferior | Submareal somero |
| Únicas | 16 | 12 | 12 | 15 | 15 | 15 | 17 |
| Duplicadas | 6 | 9 | 7 | 8 | 6 | 9 | 8 |

Cuadro I.2. Lista sistemática de especies y métodos de muestreo usados en los diferentes ambientes de la bahía de Mazatlán, México. C=cuadrantes x transectos, A=arrastres, BD=búsqueda directa, I=infaunal, E=epifaunal, S=semi-infaunal, En=endolítico; *=extensión de rango geográfico; **=especies en un ambiente; +=nuevo registro.

| Especies | A m b i e n t e s | | | Formas de vida |
|---|----------------------|----------------------|------------------|----------------|
| | Intermareal superior | Intermareal inferior | Submareal somero | |
| Mytilidae | | | | |
| 1. <i>Brachidontes adamsianus</i> (Dunker, 1857) | C | C | C, BD | E |
| 2. <i>Brachidontes semilaevis</i> (Menke, 1849) | C | C | C | E |
| 3. <i>Gregariella coarctata</i> (P. P. Carpenter, 1857) | C | C | C, A, BD | En |
| 4. <i>Lioberus salvadoricus</i> (Hertlein & Strong, 1946) | - | - | C, BD | E |
| 5. <i>Lithophaga (Diberus) plumula</i> (Hanley, 1843)+ | C | C | C, A, BD | En |
| 6. <i>Lithophaga (Labis) attenuata</i> (Deshayes, 1836) | C | C | C, BD | En |
| 7. <i>Lithophaga (Myoforceps) aristata</i> (Dillwyn, 1817) | C | C | C, A, BD | En |
| 8. <i>Lithophaga (Rupiphaga) hastasia</i> Olsson, 1961 *, + | - | - | C, BD | En |
| 9. <i>Adula soleniformis</i> (Olsson, 1961)*, + | - | - | C, A, BD | En |
| 10. <i>Botula cylista</i> S. S. Berry, 1959 | - | C | C, A, BD | En |
| 11. <i>Leiosolenus spatiosus</i> P. P. Carpenter, 1857 | - | C | C, A, BD | En |
| 12. <i>Modiolus americanus</i> (Leach, 1815) | - | - | C, A | E |
| 13. <i>Modiolus capax</i> Conrad, 1837 | - | C | C | E |
| 14. <i>Septifer zeteki</i> Hertlein & Strong, 1946+ | - | - | C | E |
| Arcidae | | | | |
| 15. <i>Arca mutabilis</i> (G. B. Sowerby I, 1833) | C | C | A | E |
| 16. <i>Arca pacifica</i> (G. B. Sowerby I, 1833)+ | - | - | C | E |
| 17. <i>Acar bailyi</i> Bartsch, 1931 | C | - | - | E |
| 18. <i>Acar gradata</i> Broderip & G. B. Sowerby I, 1829 | C | C | C, A, BD | E |
| 19. <i>Acar rostrae</i> (S. S. Berry, 1954) | C | C | C, A, BD | E |
| 20. <i>Barbatia reeveana</i> (d'Orbigny, 1846) | - | C | - | E |
| 21. <i>Barbatia illota</i> (G. B. Sowerby I, 1833)+ | - | - | A | E |
| 22. <i>Anadara formosa</i> (G. B. Sowerby I, 1833) | - | - | D, BD | S |
| Noetiidae | | | | |
| 23. <i>Arcopsis solida</i> (G. B. Sowerby I, 1833) | C | C | C, A, BD | E |
| Pteriidae | | | | |
| 24. <i>Pinctada mazatlanica</i> (Hanley, 1856) | C | C | C, BD | E |
| Isognomonidae | | | | |
| 25. <i>Isognomon (Melina) janus</i> P. P. Carpenter, 1857 | C | C | C, A, BD | E |
| 26. <i>Isognomon (Melina) recognitus</i> (Mabille, 1895)+ | - | C | - | E |
| Ostreidae | | | | |
| 27. <i>Ostrea conchaphila</i> P. P. Carpenter, 1857 | C | C | C, BD | E |
| 28. <i>Saccostrea palmula</i> (P. P. Carpenter, 1857) | C | C | C, A, BD | E |
| 29. <i>Striostrea prismatica</i> (J. E. Gray, 1825) | C | C | C, A, BD | E |
| Plicatulidae | | | | |
| 30. <i>Plicatula penicillata</i> P. P. Carpenter, 1857 | C | - | C, A, BD | E |
| 31. <i>Plicatulostrea anomioides</i> (Keen, 1958) | C | C | C, BD | E |
| Limidae | | | | |
| 32. <i>Limaria pacifica</i> (d'Orbigny, 1846) | - | C | C, BD | E |
| Lucinidae | | | | |
| 33. <i>Liralucina approximata</i> (Dall, 1901) | - | C | - | S |
| 34. <i>Ctena mexicana</i> (Dall, 1901)+ | C | C | C, A | S |
| Carditidae | | | | |
| 35. <i>Carditamera affinis</i> (G. B. Sowerby I, 1833) | C | C | C, A, BD | I |
| 36. <i>Cardites laticostatus</i> (G. B. Sowerby I, 1833) | C | C | C, BD | I |

Cuadro I.2. Continúa.

| Especies | Ambientes | | | Formas de vida |
|--|----------------------|----------------------|------------------|----------------|
| | Intermareal superior | Intermareal inferior | Submareal somero | |
| Crassatellidae | | | | |
| 37. <i>Crassinella coxa</i> Olsson, 1964+ | - | - | C | S |
| 38. <i>Crassinella ecuadoriana</i> Olsson, 1961 | - | C | C | S |
| 39. <i>Crassinella nukuliformis</i> S. S. Berry, 1940+ | - | C | C | S |
| 40. <i>Crassinella</i> aff. <i>pacifica</i> (C. B. Adams, 1852)+ | C | C | C | S |
| Cardiidae | | | | |
| 41. <i>Laevicardium substriatum</i> (Conrad, 1837)+ | C | - | - | I |
| Chamidae | | | | |
| 42. <i>Chama buddiana</i> C. B. Adams, 1852 | C | C | C, A, BD | E |
| 43. <i>Chama coralloides</i> Reeve, 1846+ | C | C | C, A, BD | E |
| 44. <i>Chama sordida</i> Broderip, 1835 | C | C | C, BD | E |
| 45. <i>Chama</i> cf. <i>frondosa</i> Broderip, 1835 | - | - | A | E |
| Lasaeidae | | | | |
| 46. <i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu, 1803)+ | - | C | C, A, BD | En |
| Mactridae | | | | |
| 47. <i>Mactrellona subalata</i> (Mörch, 1860) * + | - | - | A | I |
| 48. <i>Mulinia pallida</i> (Broderip & G. B. Sowerby I, 1829)+ | - | - | A | I |
| Tellinidae | | | | |
| 49. <i>Strigilla (Strigilla) cicercula</i> (R. A. Philippi, 1846) | - | C | C, A, BD | I |
| 50. <i>Strigilla (Strigilla) dichotoma</i> (R. A. Philippi, 1846) | C | C | C | I |
| 51. <i>Strigilla (Strigilla) ervilia</i> (R. A. Philippi, 1846) * + | C | - | - | I |
| 52. <i>Tellina (Laciolina) ochracea</i> P. P. Carpenter, 1864+ | - | - | C | I |
| 53. <i>Tellina (Moerella) coani</i> Keen, 1971+ | - | C | C, A | I |
| 54. <i>Tellina (Moerella) felix</i> Hanley, 1844 | - | C | A | I |
| Donacidae | | | | |
| 55. <i>Donax (Chion) punctatostratus</i> Hanley, 1843+ | C | C | - | I |
| 56. <i>Donax (Paradonax) gracilis</i> Hanley, 1845 | - | C | A | I |
| Semelidae | | | | |
| 57. <i>Cumingia lamellosa</i> G. B. Sowerby I, 1833 | C | C | - | I |
| 58. <i>Semele (Semele) cf. bicolor</i> (C. B. Adams, 1852) | C | - | - | I |
| 59. <i>Semele (Semele) californica</i> (Reeve, 1853)+ | - | - | C | I |
| 60. <i>Semele (Semele) flavescens</i> (A. A. Gould 1851)+ | - | C | - | I |
| 61. <i>Semele jovis</i> (Reeve 1853)+ | C | - | - | I |
| 62. <i>Semele hanleyi</i> Angas, 1879+ | C | C | C | I |
| Ungulinidae | | | | |
| 63. <i>Diplodonta orbella</i> (A. A. Gould, 1851)+ | C | - | C, A, BD | En |
| 64. <i>Diplodonta (Pegmapex) caelata</i> (Reeve, 1850) | - | C | C, A, BD | En |
| 65. <i>Diplodonta (Timothyus) inezensis</i> (Hertlein & Strong, 1947)+ | - | - | C | En |
| Veneridae | | | | |
| 66. <i>Chione subimbricata</i> (G. B. Sowerby I, 1835) | C | C | C, A | S |
| 67. <i>Chione undatella</i> (G. B. Sowerby I, 1835)+ | - | - | C | S |
| 68. <i>Chionerix squamosa</i> (P. P. Carpenter, 1857)+ | C | C | C | S |
| 69. <i>Paphonotia elliptica</i> (G. B. Sowerby, 1834) | C | - | - | S |
| 70. <i>Periglypta multicostata</i> (G. B. Sowerby, 1835)+ | C | - | - | S |
| 71. <i>Megapitaria squalida</i> (G. B. Sowerby, 1835) | - | - | C | I |
| 72. <i>Nutricola</i> cf. <i>humilis</i> (P. P. Carpenter, 1857) | - | - | A | S |
| 73. <i>Pitar</i> cf. <i>omissa</i> (Pilsbry & Lowe, 1932) | - | - | C | I |
| 74. <i>Transennella modesta</i> (G. B. Sowerby, 1835)+ | - | - | C | S |
| 75. <i>Transennella</i> cf. <i>puella</i> (P. P. Carpenter, 1864) | - | - | C, A | S |

Cuadro I.2. Continúa

| Especies | Ambientes | | | Formas de vida |
|--|----------------------|----------------------|--------------------|----------------|
| | Intermareal superior | Intermareal inferior | Submareal somero | |
| Neoleptonidae | | | | |
| 76. <i>Neolepton (Neolepton) subtrigonum</i> (P. P. Carpenter, 1857) | - | C | C, A, BD | S |
| Myidae | | | | |
| 77. <i>Sphenia fragilis</i> (H. & A. Adams 1854)+ | C | C | C, A, BD | En |
| Corbulidae | | | | |
| 78. <i>Caryocorbula biradiata</i> (G. B. Sowerby I, 1833) | C | C | C | I |
| 79. <i>Caryocorbula marmorata</i> (HinBD, 1843)+ | C | C | C, BD | I |
| 80. <i>Caryocorbula nasuta</i> G. B. Sowerby I, 1833 | C | - | C, A | I |
| 81. <i>Juliacorbula bicarinata</i> G. B. Sowerby I, 1833 | C | C | C | I |
| Petricolidae | | | | |
| 82. <i>Choristodon robustus</i> (G. B. Sowerby I, 1834)+ | - | - | A | En |
| 83. <i>Petricola (Petricola) linguafelis</i> (P. P. Carpenter, 1857)+ | - | C | C, A, BD | En |
| 84. <i>Petricola (Petricolirus) californiensis</i> Pilsbry & Lowe, 1932+ | - | - | BD | En |
| Phadidae | | | | |
| 85. <i>Parapholas calva</i> (G. B. Sowerby I, 1834)+ | - | - | C | En |
| 86. <i>Pholadidea (Hatasia) melanura</i> (G. B. Sowerby I, 1834) | - | - | A | En |
| Hiatellidae | | | | |
| 87. <i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767) | C | C | C, A, BD | En |
| Gastrochaenidae | | | | |
| 88. <i>Lamychaena truncata</i> (G. B. Sowerby I, 1834) | - | - | C, A | En |
| Lyonsidae | | | | |
| 89. <i>Entodesma brevifrons</i> (G. B. Sowerby I, 1834)+ | - | C | C, A, BD | I |
| Total de especies | 44 (7) | 53 (4) | 76 | - |
| (**Especies Exclusivas) | | | C = 64 (10) | |
| | | | A = 42 (7) | |
| | | | BD = 38 (1) | |
| Total especies infaunales | | - | | 26 |
| Total especies Semi-infaunales | | - | | 16 |
| Total especies endolíticas | | - | | 20 |
| Total especies epifaunales | | - | | 27 |

Cuadro I.3. Distribución de especies de bivalvos en las seis localidades en la bahía de Mazatlán. Localidades: OA=Olas Altas, LP=Los Pinos, CM=Casa del Marino, IV=Isla Venados, MA=Malecón, ZD=Zona Dorada. Ambientes: IS= intermareal superior, II= intermareal inferior, SS= submareal somero, *= especies exclusivas (especies encontradas en una localidad o ambiente). FA = frecuencia absoluta, por localidad y ambiente (para cada ambiente, el numero de sitios donde había una especie / total de sitios).

| Especies | Localidades y ambientes | | | | | | | | | | | | | | | | | | FA | | |
|----------------------------------|-------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|
| | OA | | | LP | | | CM | | | IV | | | ZD | | | MA | | | IS | II | SS |
| | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | | | |
| <i>Acar bailyi</i> | X | | | X | | | X | | | | | | | | | | | | 0.5 | 0.0 | 0.0 |
| <i>Acar gradata</i> | X | X | | X | X | X | X | X | X | | X | X | | | X | | | | 0.5 | 0.7 | 0.7 |
| <i>Acar rostrae</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | X | | | X | | 0.7 | 0.7 | 1.0 |
| <i>Adula soleniformis</i> | | | | | | | | | | | | | | X | | | X | | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| <i>Anadara formosa</i> | | | | | | | | | | | | X | | | | | X | | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| <i>Arca mutabilis</i> | | | | X | X | | X | X | | | X | | | | | | X | | 0.3 | 0.5 | 0.2 |
| <i>Arca pacifica*</i> | | | | | | X | | | | | | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Arcopsis solida</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | | | | | | 0.7 | 0.7 | 0.7 |
| <i>Barbatia illota*</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | X | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Barbatia reeveana*</i> | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | 0.0 | 0.2 | 0.0 |
| <i>Botula cylista</i> | | X | | | | X | | | | X | | | | X | | | X | | 0.0 | 0.2 | 0.8 |
| <i>Brachidontes adamsianus</i> | X | X | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | X | | | | | 0.7 | 0.7 | 0.7 |
| <i>Brachidontes semilaevis</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | | | | | | 0.7 | 0.7 | 0.5 |
| <i>Carditamera affinis</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | X | | | X | | 0.7 | 0.7 | 1.0 |
| <i>Cardites laticostatus</i> | X | X | | X | X | | | | | X | X | X | | | | | X | | 0.3 | 0.5 | 0.5 |
| <i>Caryocorbula biradiata</i> | X | X | | X | X | | X | X | X | | | | | | | | | | 0.5 | 0.5 | 0.2 |
| <i>Caryocorbula marmorata</i> | | | | | | X | X | X | X | | X | X | | | | | | | 0.2 | 0.3 | 0.5 |
| <i>Caryocorbula nasuta</i> | | | X | | | | X | X | X | | | X | | | | | X | | 0.2 | 0.0 | 0.5 |
| <i>Chama buddiana</i> | | X | X | X | X | X | X | X | X | | X | X | | | | | X | | 0.3 | 0.7 | 0.8 |
| <i>Chama cf. frondosa*</i> | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Chama coralloides</i> | X | X | X | X | X | X | | | X | X | X | X | | X | | | | | 0.5 | 0.5 | 0.8 |
| <i>Chama sordida</i> | X | X | | X | | X | X | | X | | X | X | | | | | | | 0.5 | 0.3 | 0.5 |
| <i>Chione subimbricata</i> | X | X | | X | | X | | | X | X | X | X | | | | | | | 0.5 | 0.3 | 0.5 |
| <i>Chione undatella*</i> | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Chioneryx squamosa</i> | X | | | | | X | | | | | X | X | | | | | | | 0.2 | 0.2 | 0.3 |
| <i>Choristodon robustus*</i> | | | | | | | | | | | | | | X | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Crassinella aff. pacifica</i> | | | | | | | | | | X | X | X | | | | | | | 0.2 | 0.2 | 0.2 |
| <i>Crassinella coxa*</i> | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Crassinella ecuadoriana</i> | | | | | | | | | X | | X | X | | X | | | | | 0.0 | 0.2 | 0.5 |
| <i>Crassinella nuculiformis</i> | | | | | X | | | | | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.2 | 0.2 |

Cuadro I.3. Continúa

| Especies | Localidades y ambientes | | | | | | | | | | | | | | | | | | FA | | | |
|----------------------------------|-------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|
| | OA | | | LP | | | CM | | | IV | | | ZD | | | MA | | | | | | |
| | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | |
| <i>Ctena Mexicana</i> | | | | | | | X | X | | | | X | | | X | | | X | 0.2 | 0.2 | 0.5 | |
| <i>Cumingia lamellose</i> | | | | X | X | | | | | | | | | | | | | | X | 0.2 | 0.2 | 0.0 |
| <i>Diplodonta caelata</i> | | | | | X | X | | X | X | | | X | | | X | | | X | 0.0 | 0.3 | 0.8 | |
| <i>Diplodonta inezensis</i> | | | | | | | | | X | | | X | | | | | | | X | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| <i>Diplodonta orbella</i> | X | | | X | | | | | X | | | X | | | | | | X | 0.3 | 0.0 | 0.5 | |
| <i>Donax gracilis</i> | | X | | | | | | | | | | | | | | | | X | 0.0 | 0.2 | 0.2 | |
| <i>Donax punctatostratus</i> | | | | | | | | | | | | | X | X | | | X | X | 0.3 | 0.3 | 0.0 | |
| <i>Entodesma brevifrons</i> | | | | | | | | | | X | X | | | | X | | | X | 0.0 | 0.2 | 0.5 | |
| <i>Gregariella coarctata</i> | X | X | | | | X | | | X | X | X | | | | X | | | X | 0.2 | 0.3 | 0.8 | |
| <i>Hiatella arctica</i> | X | X | X | X | X | X | | | X | X | X | | | | X | | | X | 0.2 | 0.5 | 1.0 | |
| <i>Isognomon janus</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | | | | | | X | 0.7 | 0.7 | 0.8 | |
| <i>Isognomon recognitus*</i> | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | 0.0 | 0.2 | 0.0 | |
| <i>Juliacorbula bicarinata</i> | X | X | | X | | X | X | X | | | | | | | | | | | 0.5 | 0.3 | 0.2 | |
| <i>Kellia suborbicularis</i> | | | X | | X | X | | | X | | | X | | | X | | | | 0.0 | 0.2 | 0.8 | |
| <i>Laevicardium substriatum*</i> | X | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0.2 | 0.0 | 0.0 | |
| <i>Lamychaena truncate</i> | | | X | | | | | | X | | | X | | | | | | X | 0.0 | 0.0 | 0.7 | |
| <i>Leiosolenus spatiosus</i> | | X | X | | X | X | | | X | X | X | | | | X | | | X | 0.0 | 0.5 | 1.0 | |
| <i>Limaria pacifica</i> | | | | | | X | | X | | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.2 | 0.3 | |
| <i>Lioberus salvadoricus</i> | | | | | | X | | | | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.3 | |
| <i>Liralucina approximata*</i> | | | | | | | | | | X | | | | | | | | | 0.0 | 0.2 | 0.0 | |
| <i>Lithophaga aristata</i> | X | X | X | X | X | X | | | X | X | X | | | | X | | | X | 0.5 | 0.5 | 1.0 | |
| <i>Lithophaga attenuate</i> | X | X | X | X | X | X | X | | X | | | X | | | X | | | | 0.5 | 0.3 | 0.8 | |
| <i>Lithophaga hastasia*</i> | | | | | | | | | | | | | | | X | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 | |
| <i>Lithophaga plúmula</i> | | X | X | | | X | | | X | X | X | X | | | X | | | X | 0.2 | 0.3 | 1.0 | |
| <i>Mactrellona subalata</i> | | | X | | | | | | | | | | | | X | | | | 0.0 | 0.0 | 0.3 | |
| <i>Megapitaria squalida*</i> | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 | |
| <i>Modiolus americanus</i> | | | | | | | | | X | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.3 | |
| <i>Modiolus capax</i> | | | X | | X | | | | X | X | X | | | | | | | | 0.0 | 0.3 | 0.5 | |
| <i>Mulinia pallida*</i> | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 | |
| <i>Neolepton subtrigonum</i> | | | X | | X | X | | | X | X | X | | | | X | | | | 0.0 | 0.3 | 0.8 | |
| <i>Nutricola cf. humilis*</i> | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 | |
| <i>Ostrea conchaphila</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | | X | X | X | | | X | | | X | 0.7 | 0.7 | 0.8 | |
| <i>Paphonotia elliptica*</i> | X | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0.2 | 0.0 | 0.0 | |
| <i>Parapholas calva*</i> | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 | |
| <i>Periglypta multicostata*</i> | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | 0.2 | 0.0 | 0.0 | |
| <i>Petricola californiensis*</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | X | 0.0 | 0.0 | 0.2 | |

Cuadro I.3. Continúa.

| Especies | Localidades y ambientes | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|-------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|-----|-----|-----|
| | OA | | | LP | | | CM | | | IV | | | ZD | | | MA | | | FA | | |
| | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | IS | II | SS | | | |
| <i>Petricola linguafelis</i> | | | | X | X | | | | X | | X | X | | | X | | | X | 0.0 | 0.3 | 0.8 |
| <i>Pholadidea melanura*</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | X | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Pinctada mazatlanica</i> | X | | | | X | | | | X | | | X | | | | | | | 0.2 | 0.2 | 0.3 |
| <i>Pitar cf. omisssa*</i> | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Plicatula penicillata</i> | X | | | | | | | | | | | | | | X | | | X | 0.2 | 0.0 | 0.3 |
| <i>Plicatuloostrea anomioides</i> | X | X | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | | X | | | | 0.7 | 0.7 | 0.7 |
| <i>Saccostrea palmula</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | | X | | | X | 0.7 | 0.7 | 1.0 |
| <i>Semele californica</i> | | | X | | | | | | X | | | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.3 |
| <i>Semele cf. bicolor*</i> | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | 0.2 | 0.0 | 0.0 |
| <i>Semele flavescens</i> | | X | | | X | | | X | | | | | | | | | | | 0.0 | 0.5 | 0.0 |
| <i>Semele hanleyi</i> | | | | | | | | | | X | X | X | | | | | | | 0.2 | 0.2 | 0.2 |
| <i>Semele jovis*</i> | | | | X | | | | | | | | | | | | | | | 0.2 | 0.0 | 0.0 |
| <i>Septifer zeteki*</i> | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Sphenia fragilis</i> | X | X | X | | X | | | | X | | X | X | | | X | | | X | 0.2 | 0.5 | 0.8 |
| <i>Strigilla cicercula</i> | | | X | | | | | | | | | | | X | X | | | X | 0.0 | 0.2 | 0.5 |
| <i>Strigilla dichotoma</i> | | | X | | | | | | | | | | X | X | | | | | 0.2 | 0.2 | 0.2 |
| <i>Strigilla ervilia*</i> | X | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0.2 | 0.0 | 0.0 |
| <i>Striostrea prismatica</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | | X | | | X | 0.7 | 0.7 | 1.0 |
| <i>Tellina coani</i> | | | | | X | X | | | | | | | | | | | | X | 0.0 | 0.2 | 0.3 |
| <i>Tellina felix</i> | | | | | X | | | | | | | | | | | | | X | 0.0 | 0.2 | 0.2 |
| <i>Tellina ochracea*</i> | | | | | | | | | | | X | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Tranzenella cf. puella*</i> | | | X | | | | | | | | | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| <i>Tranzenella modesta*</i> | | | | | | | | | | | X | | | | | | | | 0.0 | 0.0 | 0.2 |
| Especies Exclusivas | 3 | - | 4 | 2 | - | 1 | 1 | 2 | 1 | - | 1 | 7 | - | - | 2 | - | - | 2 | | | |
| Total (Sitios y ambientes) | 30 | 28 | 28 | 25 | 32 | 34 | 22 | 22 | 36 | 17 | 33 | 53 | 2 | 3 | 30 | 1 | 1 | 33 | | | |
| Total especies epifaunales | 17 | 15 | 10 | 16 | 17 | 18 | 15 | 16 | 15 | 12 | 17 | 22 | - | - | 10 | - | - | 11 | | | |
| Total especies endolíticas | 6 | 8 | 7 | 3 | 8 | 10 | 1 | 1 | 13 | 2 | 7 | 14 | - | - | 14 | - | - | 13 | | | |
| Total especies Semi- infaunales | 3 | 1 | 3 | 2 | 2 | 3 | 1 | 1 | 4 | 2 | 6 | 10 | - | - | 3 | - | - | 2 | | | |
| Total especies infaunales | 4 | 4 | 8 | 4 | 5 | 3 | 5 | 4 | 4 | 1 | 3 | 7 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 | 7 | | | |
| Total especies por sitio | | 48 | | | 47 | | | 49 | | | 55 | | | 32 | | | 34 | | | | |

Cuadro I.4. Número de especies de bivalvos, géneros, familias, superfamilias, orden y superorden registrados en los cuatro localidades de la bahía de Mazatlán, México. Localidades: OA=Olas Altas, LP=Los Pinos, CM=Casa del Marino, IV= Isla Venados, MA=Malecón, ZD=Zona Dorada. Ambientes: IS= intermareal superior, II= intermareal inferior, SS= submareal somero.

| Niveles de clasificación | Taxón | OA | | | LP | | | CM | | | IV | | |
|--------------------------|---------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | | IS | II | SS |
| 1 | Especies | 30 | 28 | 28 | 25 | 32 | 34 | 22 | 22 | 36 | 17 | 33 | 53 |
| 2 | Géneros | 25 | 22 | 24 | 19 | 26 | 28 | 16 | 18 | 26 | 15 | 27 | 39 |
| 3 | Familias | 14 | 14 | 17 | 13 | 19 | 14 | 11 | 13 | 19 | 11 | 18 | 24 |
| 4 | Superfamilias | 11 | 12 | 13 | 11 | 15 | 14 | 10 | 12 | 15 | 10 | 14 | 19 |
| 5 | Orden | 9 | 9 | 9 | 8 | 9 | 10 | 9 | 10 | 10 | 7 | 10 | 12 |
| 6 | Superorden | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |

Cuadro I.5. Estudios previos en la bahía de Mazatlán, México. *= lista de especies no proporcionada.

| Ambientes | Método de muestreo | Total de especies | Especies compartidas | Referencia |
|--|------------------------------|-------------------|----------------------|----------------------------------|
| Submareal (10-15m) | Draga (Van Veen) | 3 | 2 | Parker (1963) |
| Submareal (3.5 – 27m) | Draga (Van Veen) | 42 | 11 | Orozco-Romo (1980) |
| Submareal | Arrastre | 2 | 1 | Orozco-Romo (1980) |
| Intermareal rocoso | Cuadrantes por transectos | 15 | 14 | Arreguín-Romero (1982) |
| Intermareal rocoso medio | Búsqueda directa | 4 | 4 | Sánchez-Vargas (1984) |
| Intermareal rocoso inferior | Búsqueda directa | 12 | 11 | Sánchez-Vargas (1984) |
| Submareal somero (1 – 5m) | Draga (Van Veen) y arrastres | 22 | 12 | Sánchez-Vargas (1984) |
| Intermareal Rocoso – arenoso | Cuadrantes | 7 | 5 | Olabarria <i>et al.</i> , (2001) |
| Intermareal Rocoso – arenoso | Cuadrantes | 13 | 5 | Camacho-Montoya (2007) |
| Intermareal | Cuadrantes por transectos | 9 | - | Vega <i>et al.</i> , (2008)* |
| Intermareal Rocoso – arenoso | Transectos en banda | 19 | 13 | Rendón-Díaz (2010) |
| Total de especies estudios previos | | 83 | | |
| Total especies compartidas | | | 40 | |
| Intermareal Rocoso – arenoso | Cuadrantes por transectos | 60 | | |
| Intermareal arenoso | Cuadrantes por transectos | 3 | | |
| Submareal (4 – 10 m) | Cuadrantes por transectos | 64 | | Este estudio |
| Submareal (8 – 15 m) | Draga del Naturalista | 42 | | |
| Submareal (4 – 10 m) | Búsqueda directa | 38 | | |
| Total de especies presente estudio | | 89 | | |
| Total de especies en bahía de Mazatlán | | 132 | | |

ANEXO A.

Research article. Esqueda-González M.C., Ríos-Jara E., Galván-Villa C.M., Rodríguez-Zaragoza F.A. (2014) **Species composition, richness, and distribution of marine bivalve molluscs in Bahia de Mazatlan, Mexico.** *ZooKeys* 399: 49–69. doi: 10.3897/zookeys.399.6526

CAPÍTULO II

ESTRUCTURA DEL ENSAMBLAJE DE BIVALVOS Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES EN PLAYAS ROCOSAS DE LA BAHÍA DE MAZATLÁN, MÉXICO.

RESUMEN

A partir de muestreos realizados durante un ciclo anual en el intermareal superior (**IS**), intermareal inferior (**II**) y submareal somero (**SS**) de cuatro playas rocosas representativas de la bahía de Mazatlán, México, se describe la estructura del ensamblaje de los moluscos bivalvos (i.e. composición, abundancia, densidad distribución, y diversidad de especies). Además, se analiza la relación de la composición y de la abundancia con las siguientes variables ambientales: tipo de sedimento, materia orgánica, temperatura del agua, oxígeno disuelto, exposición al oleaje y concentración de clorofila *a*. Se recolectaron 19,848 individuos, distribuidos en 77 especies, 50 géneros y 27 familias. Las curvas de acumulación de especies con estimadores no paramétricos tendieron hacia la asíntota, con una representatividad del esfuerzo de muestreo medio de 70%. Los análisis ANOVAs y PERMANOVAs indicaron que no existen diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los ambientes **IS–II**. Sin embargo, ambos ambientes fueron distintos del **SS**. A partir de este resultado sólo se consideraron dos ambientes: intermareal (**IS+II**) y submareal somero (**SS**). La mayor riqueza de especies se registró en el intermareal (**IM**) de las playas Olas Altas y Los Pinos, y en el **SS** de las playas Casa del Marino e isla Venados. Las distribuciones de *Acar rostrata*, *Arcopsis solida*, *Isognomon janus*, *Saccostrea palmula* *Chama buddiana* y *Carditamera affinis* fueron las más amplias ya que estuvieron en todos los dos ambientes de todas las playas. Cuatro especies obtuvieron la mayor densidad en el **IM**: *Brachidontes semilaevis* (196.0 ind/m²), *B. adamsianus* (35.0 ind/m²), *Arcopsis solida* (18.0 ind/m²) y *Lithophaga aristata* (15.0 ind/m²), y tres en el **SS**: *Lithophaga aristata* (7.1 ind/m²), *Acar rostrata* y *B. semilaevis* (3.2 ind/m²). En el **IM**, la composición y la abundancia de bivalvos fueron correlacionadas con la combinación de las variables ambientales estudiadas; sin embargo, la exposición al oleaje es la variable que mejor explica el patrón de distribución de las especies en la bahía, ya que la abundancia de los individuos se relaciona cercanamente a la exposición del oleaje de cada localidad. En el **SS** las variables con mejor correlación con los atributos estructurales fueron la clorofila *a* y la materia orgánica. Los dendrogramas de similaridad pusieron en evidencia grupos bien definidos en ambos ambientes. Las localidades que quedaron aisladas fueron las de menor riqueza de especies y abundancia. En los grupos más afines la diferencia se debió a las especies exclusivas de cada playa rocosa.

Palabras clave. Mollusca, densidad, distribución, Sinaloa, Golfo de California.

ABSTRACT

This work describes the structure of the assemblage of bivalve mollusks (i.e. composition, abundance, density, distribution and species diversity) of four representative rocky beaches of Mazatlán Bay, Mexico. Biological samples were taken during an annual cycle in the upper intertidal (UI), lower intertidal (LI) and shallow subtidal (SS) of the beaches together with environmental parameters: type of sediment, organic matter, water temperature, dissolved oxygen, wave exposure and concentration of chlorophyll-*a*. A total of 19,848 individuals distributed in 77 species, 50 genera and 27 families were recorded. The species accumulation curves using nonparametric estimators tended toward the asymptote with a representative average sampling effort of 70%. The ANOVA and PERMANOVA analysis indicated no significant differences ($p > 0.05$) of the bivalve assemblages between the UI-LI environments. However, both environments were different to the SS assemblage. Therefore, only two assemblages were considered for further analysis: 1) the Intertidal (UI + LI) assemblage and 2) the shallow subtidal (SS) assemblage. The highest species richness was recorded in the intertidal (IT) of the beaches Olas Altas and in the shallow subtidal (SS) of Los Pinos, Casa del Marino and Isla Venados. Six species had a broad distribution: *Acar rostrae*, *Arcopsis solida*, *Isognomon janus*, *Saccostrea palmula*, *Chama buddiana* and *Carditamera affinis*; these bivalves were recorded in all environments and beaches. Four species had the highest density in the IT: *Brachidontes semilaevis* (196.0 ind / m²), *B. adamsianus* (35.0 ind / m²), *Arcopsis solida* (18.0 ind / m²) and *Lithophaga aristata* (15.0 ind / m²). The most abundant species in the SS were *Lithophaga aristata* (7.1 ind / m²), *B. semilaevis* and *Acar rostrae* (3.2 ind / m²). In the IT, the composition and abundance of bivalves were correlated with a combination of environmental variables; however, exposure to waves was the variable that best explains the pattern of distribution of species in the bay. The abundance of individuals was closely related to the wave exposure of each locality. In the SS, the variables with a closer correlation to the structural attributes of the bivalve assemblage were the chlorophyll-*a* and organic matter. The similarity dendrograms highlighted well defined groups in both environments. The isolated localities had the lowest species richness and abundance while in the groups with higher affinity the difference was due to the exclusive species of each beach.

Key words: Mollusca, density, assemblage, Sinaloa, golfo de California.

INTRODUCCIÓN

Los bivalvos se encuentran entre los invertebrados bentónicos más exitosos ya que se distribuyen en todos los ambientes marinos y dulceacuícolas, y frecuentemente llegan a ser el grupo dominante de los fondos blandos. Además, constituyen la clase más abundante y de mayor riqueza de especies dentro de los moluscos después de los gasterópodos (Hunter 1983; Coan *et al.*, 2000). En los océanos, se encuentran desde la zona de salpicadura (“splash zone”) del intermareal hasta profundidades >2500 m (Hendrickx *et al.*, 2007). Estos invertebrados son importantes depuradores de agua, transformadores de la estructura de los sedimentos y recicladores de la materia orgánica particular (i.e. detritos) que forma parte del ambiente bentónico. Debido a sus hábitos sedentarios y longevidad, algunas especies son muy resistentes a las variaciones ambientales por lo que son excelentes indicadoras de contaminantes debido a su capacidad de retener metales pesados y residuos tóxicos (Holguín-Quiñones y González-Pedraza 1994; Naranjo García 2003). Los bivalvos presentan especial interés para los coleccionistas por la belleza de sus conchas, mientras que en la acuicultura algunas especies son cultivadas para el consumo humano (e.g., *Argopecten circularis*, *Chione californiensis*, *Megapitaria squalida*, *Saccrostrea palmula* y *Striostrea prismatica*) y otro aspecto importante es su uso para el cultivo de perlas naturales, por ejemplo en el Pacífico mexicano la madreperla *Pinctada mazatlanica* (Ortiz-Arellano 2005).

Estudios previos han identificado una estrecha relación entre los principales atributos estructurales de los ensamblajes de moluscos como la distribución, la riqueza, la composición de especies y la abundancia de los individuos con diferentes variables ambientales, como la temperatura del agua de mar (Roy *et al.*, 1998; López-Uriarte *et al.*, 2009), la clorofila *a* (Milaslavich *et al.*, 2013), granulometría y tipo de sedimento (Jaramillo *et al.*, 2007; Nambu *et al.*, 2011), la exposición al oleaje y la pendiente del fondo marino (González-Medina *et al.*, 2006). La abundancia de bivalvos (filtradores suspensívoros y depositívoros) se ha correlacionado con la temperatura del agua y la exposición del oleaje, ya que ambas variables incrementan la disponibilidad de alimento

(i.e. fitoplancton, detritus, bacterias y materia orgánica disuelta) (Ricciardi y Bourget 1999).

Uno de los primeros estudios sobre la relación entre las variables biológicas y ambientales y la abundancia y la composición taxonómica de los invertebrados bentónicos del golfo de California fue realizado por Parker (1964), quien elaboró una extensiva descripción zoogeográfica y ecológica de los ensamblajes de macroinvertebrados y sus ambientes (intermareal, costas arenosas, y plataforma continental). En este trabajo concluyó que la distribución de las especies de moluscos se debe a la interdependencia de variables físicas, químicas y biológicas. Posteriormente, en sitios específicos de la porción sur del golfo de California como las bahías de Mazatlán y Navachiste, se ha descrito también la relación entre la estructura del ensamblaje de moluscos de las zonas intermareal y submareal somero con variables ambientales como la heterogeneidad de sustratos (Sánchez-Vargas 1984; Ortiz-Arellano 2005), la exposición al oleaje, la deposición de arena y la pendiente (Olabbarría *et al.* 2001). Otros trabajos sobre los moluscos de las zonas intermareal y submareal de la bahía de Mazatlán incluyen solamente inventarios de especies y consideraciones acerca de su afinidad biogeográfica, lo cual se manifiesta en su composición, formas de vida, i.e. infaunales, endolíticos y epifaunales, y hábitos alimenticios es decir, filtradores suspensívoros, filtradores depositívoros y saprófagos (Orozco-Romo 1980; Arreguín-Romero 1982; Camacho-Montoya *et al.* 2007; Rendón-Díaz 2010).

El objetivo del presente trabajo fue analizar a mayor detalle la estructura del ensamblaje de bivalvos, i.e. riqueza, distribución, densidad y diversidad de especies en un gradiente vertical continuo, a partir de muestreos realizados durante un ciclo anual en cuatro playas rocosas (Olas Altas, Casa del Marino, Los Pinos e isla Venados) representativas de la bahía de Mazatlán. En cada playa se estudiaron tres ambientes, i.e. el intermareal superior, el inferior y el submareal somero adyacente. Además, se analiza la relación entre la composición y la abundancia de especies con seis variables ambientales (i.e. tipo de sedimento, materia orgánica, oxígeno disuelto, temperatura, exposición al oleaje y clorofila *a*) que podrían influir en la distribución vertical y la composición del ensamblaje de bivalvos. En este estudio se consideran por primera vez

seis variables ambientales, con una técnica de muestreo eficiente con revisión detallada de los microhábitats, lo cual aumenta la posibilidad de incluir especies no registradas en estudios previos. Además, se utilizaron métodos estadísticos que permiten tener un mayor conocimiento de la influencia de las variables ambientales sobre la estructura del ensamblaje de bivalvos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La descripción y las características de la bahía de Mazatlán se encuentran en la sección área de estudio.

Trabajo de Campo. Se llevaron a cabo cuatro campañas de muestreo con una duración de cinco días cada una en los meses de diciembre de 2008, marzo, junio y agosto de 2009. Se eligieron cuatro playas (localidades) representativas de la bahía y con diferente grado de exposición al oleaje: Los Pinos (**LP**) e isla Venados (**IV**) con condiciones protegidas; Olas Altas (**OA**) en condición semi-protegida; y la Casa del Marino (**CM**), expuesta. Asimismo, se muestreo el ambiente submareal somero adyacente a estas playas (ver área de estudio para mayor información sobre las características de estas localidades).

Los muestreos se realizaron mediante cuadrantes por transecto en la zona rocosa de cada localidad para registrar los bivalvos en sus diferentes microhábitats específicos (English *et al.* 1997). En cada localidad, se consideraron tres ambientes: a) intermareal superior (**IS**); b) el intermareal inferior (**II**), los cuales se definieron de acuerdo a la zonación natural de los invertebrados bentónicos sésiles (Perés 1982; Sánchez-Vargas 1984; Esqueda *et al.* 2000); y c) el submareal somero (**SS**). Para ello se colocaron dos transectos de 15 m de largo y paralelos a la línea de costa en los tres niveles de cada localidad. En cada transecto se recolectaron los bivalvos encontrados entre 2 y 4 ($\bar{x} = 3$) cuadrantes de 1 m por 0.50 m (0.5 m^2), colocados cada 5 m a lo largo del transecto. En el submareal somero se realizaron inmersiones con equipo SCUBA a profundidades de entre 4 y 10 m. El esfuerzo de muestreo total en el intermareal de las playas rocosas fue

de 126 cuadrantes (63 m²), 58 en **IS** (29 m²) y 68 en **II** (34 m²), mientras que en el **SS** fueron 89 cuadrantes (44.5 m²).

VARIABLES AMBIENTALES. En el intermareal y submareal somero de cada localidad se obtuvo una muestra de sedimento para el análisis granulométrico y para obtener una estimación del contenido de materia orgánica. La exposición al oleaje en el intermareal se determinó calificando la influencia de las olas en cada playa rocosa. Si la exposición de las olas era mínima (poca salpicadura y aerosol), se estableció como playa protegida, en cambio, si había excesiva salpicadura y aerosol entonces la exposición era fuerte y se asignó como playa expuesta, una condición intermedia a esta calificación sería una playa semi-protegida (Ricciardi y Bourget 1999). Los valores de temperatura y oxígeno disuelto del agua de mar en la superficie y cerca del fondo fueron medidos con una sonda tipo CTD Seabird (CTD-02 Probe) equipado con un sensor de oxígeno. Adicionalmente, en la localidad de la Isla Venados se colocó un termógrafo (ONSET Stow Away TidbiT Temp Logger) para registrar cada hora la temperatura de fondo durante el periodo de diciembre de 2008 a marzo de 2009. Los registros del termógrafo se usaron para corroborar la precisión de las temperaturas registradas con el CTD en este periodo. Para medir las concentraciones de clorofila *a* de cada localidad, se recolectaron muestras de agua (dos litros) con botellas Niskin en la superficie, media agua y cerca del fondo de cada localidad.

TRABAJO DE LABORATORIO. Se consideraron únicamente los especímenes recolectados vivos. Además de los bivalvos conspicuos y de mayor talla, se recolectaron y fragmentaron rocas para buscar especies endolíticas. Previamente, se realizó una inspección minuciosa mediante raspados en la superficie de las rocas. Se utilizó un microscopio estereoscópico para la revisión de las fracciones de sustrato duro. La identificación taxonómica se realizó sobre la base de los criterios de Keen (1971), Morris (1980) y Coan y Valentich-Scott (2012). El material identificado se utilizó para establecer una colección de referencia con toda la información curatorial, la cual fue depositada en el Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura (LEMA) del Departamento de Ecología de la Universidad de Guadalajara, México.

El análisis granulométrico se hizo con tamices con diferentes aperturas de malla. Las fracciones de sedimentos se clasificaron de acuerdo a Ellingsen *et al.* (2007): 1) Canto, 80 - 300 mm; 2) Grava y piedras, 2.0 - 80 mm; 3) Arena gruesa, 0.5 - 2.00 mm; 4) Arena media, 0.2 - 0.5; y 5) Arena fina, 0.02 - 0.2 mm. El contenido de materia orgánica se estimó con el método Walkley y Black (1934), que consiste en determinar el carbono orgánico de los sedimentos. Este método es comúnmente utilizado en sedimentos marinos y lacustres (Páez-Osuna *et al.*, 1983). La técnica consiste en oxidar una porción de la muestra con dicromato de potasio ($K_2Cr_2O_7$) en ácido sulfúrico (H_2SO_4), utilizando el calor exotérmico del ácido. Posteriormente, el exceso de dicromato se titula con una solución de sulfato de amonio ferroso [$Fe(NH_4)_2(SO_4)_2$].

Para la estimación de la clorofila *a*, se filtraron las muestras de agua de mar con filtros Whatman GF/F de 0.7 μm de luz de malla y se conservaron a $-20^\circ C$. Posteriormente se extrajo el pigmento fotosintético con acetona al 90%. Se utilizó el método tricromático de espectrofotometría, donde se hicieron las lecturas de los valores de absorbancia en las longitudes de onda de 730, 664, 647 y 630 nm. El valor de 730 nm se utilizó para corregir por la fracción de la atenuación que se debe al esparcimiento y no a la absorbancia, este valor fue restado al resultado obtenido en las otras longitudes de onda. Con los valores corregidos se calculó la concentración de la clorofila *a* de acuerdo a la fórmula de Jeffrey y Humphrey (1975) (Barreiro-Güemes y Signoret-Poillon 1999):

$$\text{Clorofila } a \text{ (mg / m}^{-3}\text{)} = \{ [11.8 * A_{664 \text{ nm}}] - (1.54 * A_{647 \text{ nm}}) - (0.08 * A_{630 \text{ nm}}) \} * v / V + 1$$

donde A, es la absorbancia (densidad óptica); v, es el volumen de acetona usado para la extracción (ml); V, es el volumen de agua filtrada (litros); l, es la longitud del haz de luz que atraviesa la cubeta (cm).

Análisis de los datos. Los datos se agruparon de forma espacial durante el ciclo anual, es decir, no se tomaron en cuenta posibles diferencias estacionales y solamente se compararon las localidades muestreadas entre sí. El esfuerzo de muestreo y las especies observadas y esperadas fueron analizados mediante curvas de acumulación con los estimadores no paramétricos de estructura (Chao 1) y de riqueza específica (Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2). Además se estimó la rareza ecológica (incidencia), esto es,

únicas (especies encontradas en una muestra, sin importar su abundancia), y duplicadas (especies encontradas en dos muestras, sin importar su abundancia) y la rareza biológica (abundancia), esto es, singletons (especies representadas por un individuo en todo el muestreo) y doubletons (especies con dos individuos en todo el muestreo) (Bouchet *et al.*, 2002; Magurran 2004).

También se realizaron curvas de acumulación con los números de Hill (N1 y N2), para obtener las especies efectivamente presentes en la bahía. En este caso, $N1 = e^{H'}$, donde e es la base del logaritmo natural y H' es la diversidad de Shannon que representa a las especies abundantes; mientras que $N2 = 1/\lambda$, donde λ es el índice de dominancia de Gini-Simpson que corresponde al número de especies muy abundantes en la bahía (Hill 1973; Jost 2006). Los números de Hill transforman los valores de la entropía de la diversidad de Shannon (H') y la dominancia de Gini-Simpson (λ) en unidades expresadas en números de especies. Estos índices permiten ponderar cada especie por su proporción, ya que al aumentar se les da menor importancia a las especies raras y se obtienen valores más bajos de estos índices. De esta manera, los valores máximos se presentan cuando todas las especies contribuyen con las mismas abundancias, y los valores mínimos cuando pocas especies contribuyen con las mayores abundancias, cuando se considera un intervalo de 1 a n , donde n es el número total de especies (Almazán-Núñez *et al.* 2009). Las curvas se construyeron con 10,000 iteraciones sin remplazo, basados en las muestras (cuadrantes) de forma espacial (cuatro muestreos * cuatro localidades * tres ambientes), empleando el programa EstimateS V8 (Colwell 2006).

La variación espacial de la estructura del ensamblaje de los bivalvos se evaluó con un modelo experimental de dos vías anidado desbalanceado y de efectos fijos, se describe de la siguiente forma: $Y = \mu + L_i + A_j + (L_i * A_j) + \epsilon_{ij}$, donde, Y son riqueza (S), número de individuos (N), índice de diversidad de Shannon (H'), índice de uniformidad de Pielou (J') e índice de dominancia de Gini-Simpson (λ); L son las localidades (Olas Altas, Los Pinos, Casa del Marino e Isla Venados); y A son los ambientes (intermareal superior, intermareal inferior y submareal somero). Estos diseños permitieron estimar la variación en la composición del ensamblaje de bivalvos y su abundancia, mediante el contraste de los valores medios de los atributos estructurales (S, N, J' , H' , λ) (Anderson *et al.*, 2008).

Se construyeron los modelos con análisis de varianza univariados (ANOVA) de dos vías con factores cruzados, basados en matrices de resemblanzas (matrices de similitud) de distancias euclidianas con el método permutacional residual bajo un modelo reducido. También se realizaron análisis de varianza multivariado basados en permutaciones (PERMANOVA) de factores fijos, para someter a prueba la hipótesis nula de que no existen diferencias en el ensamblaje de bivalvos. Los factores considerados en ambos modelos fueron: las localidades (cuatro), los ambientes (tres) y las localidades por ambiente (12). Los PERMANOVAs se realizaron con los datos de la abundancia previamente transformados con una raíz cuarta ($X^{1/4}$), para posteriormente construir una matriz de similitud de Bray-Curtis. La significancia estadística de todos los modelos se probó con 10,000 iteraciones bajo un modelo reducido y con base en la suma de cuadrados tipo III (parcial) (Anderson *et al.* 2008). Posteriormente la estructura del ensamblaje de bivalvos se estimó por cuadrante la S, N, y los índices de diversidad J', H' y λ . Se obtuvieron los promedios y los errores estándar para cada factor (localidades, ambientes y la interacción).

Se elaboró un cuadro detallado con la composición de especies, con su distribución y densidad promedio expresada como el número de individuos de cada especie por unidad de área (m^2), se estimó en cada localidad y su ambiente, y el total por ambiente.

Para analizar el patrón de correlación entre las variables bióticas (composición y abundancia densidad) y ambientales (temperatura, oxígeno disuelto, materia orgánica, clorofila *a*, tipo de sedimento y exposición al oleaje), se construyó una matriz biológica con base en los criterios del análisis de clasificación y otra matriz con las variables ambientales basada en distancias euclidianas. Se usó la rutina BEST con el procedimiento BIO-ENV y se seleccionaron las 10 mejores combinaciones entre las variables biológicas y ambientales en cada ambiente. Para ello se usó la correlación de Spearman (ρ_s) y su significancia estadística se probó con 10,000 permutaciones.

Los patrones de similitud de las especies entre las localidades por ambientes, se exploraron con un análisis de clasificación (dendrogramas) y un escalonamiento multidimensional no métrico (NMDS). Para ambos procedimientos se usaron matrices de

similitud de Bray-Curtis construidas con la abundancia transformada con una raíz cuarta ($X^{1/4}$). Los dendrogramas se obtuvieron con el método de ligamiento de grupos promedio (UPGMA). Los grupos se identificaron con la prueba de perfiles de similitud (SIMPROF) con 1,000 permutaciones y 999 simulaciones con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. La contribución de las especies a la disimilitud entre localidades y ambientes se estimó con un análisis de similitud en porcentajes (SIMPER) de dos vías. Este análisis se hizo con base en la matriz de similitud de Bray-Curtis y el mismo pre-tratamiento de los datos del análisis de clasificación. Los ANOVAs, PERMANOVAs, BIOENV, análisis de clasificación, NMDS y SIMPER se realizaron en el programa PRIMER v6 & PERMANOVA+ (Anderson *et al.* 2008).

RESULTADOS

Curvas de acumulación. Las curvas de acumulación de especies observadas (77) tendieron hacia la asíntota y se obtuvo una representatividad del esfuerzo de muestreo promedio de ~70%. La estimación más alta de la riqueza esperada la presentó Jackknife 2 con 116 especies (66%), y la menor con Chao 1 con 92 (84%) (Figura II.1a).

La evaluación de la rareza de especies mostró una representatividad del 29% para las especies únicas (e.g. *Barbatia reeveana*, *Arca pacifica*, *Chione undatella*, *Plicatula penicillata*). En cambio, el 9% fueron duplicadas (e.g. *Cumingia lamellosa*, *Diplodonta inezensis*, *Entodesma brevifrons*, *Modiolus americanus*). La rareza ecológica obtuvo un 23% de singletons (e.g. *Donax gracilis*, *Parapholas calva*, *Phanophia elliptica*, *Laevicardium substriatum*, *Semele jovis*) y 14% de doubletons (e.g. *Semele californica*, *Plicatula penicillata*, *Tellina coani*, *Transennella modesta*) (Figura II.1b).

Las curvas de acumulación de las especies abundantes (N1) y muy abundantes (N2), sugieren que se obtuvieron todos los registros de estas especies ya que en ambos casos se alcanzó la asíntota (Figura II.1c y d). Las especies abundantes (N1) fueron representadas por *Acar rostrata*, *A. gradata*, *Lithophaga aristata*, *Arcopsis solida* y

Carditamera affinis, y las muy abundantes (N2) por *Brachidontes semilaevis* y *B. adamsianus*. Estas siete especies de bivalvos constituyen el 92% del total de individuos.

Análisis univariado. Los valores promedio de la abundancia, equidad de Pielou, diversidad de Shannon y la dominancia de Gini-Simpson fueron diferentes significativamente sólo entre ambientes (Cuadro II.1). Estas diferencias se encontraron consistentemente entre los ambientes intermareal superior–submareal somero (**IS–SS**) e intermareal inferior–submareal somero (**II–SS**), mientras que no hubo diferencias significativas entre los ambientes **IS–II** (Anexo B, Cuadro 1B). En las localidades, la menor riqueza, abundancia y diversidad de Shannon se encontró en **OA** (Figura II.2a-e). En los ambientes, el submareal somero presentó la menor abundancia, contrario a la equidad de Pielou y dominancia de Gini-Simpson con valores más altos que el resto de los ambientes (Figura II.2f-j). En cambio, la riqueza de especies y la diversidad de Shannon presentaron diferencias significativas en la interacción localidades * ambiente (Cuadro II.1; Figura II.2k-o). En la comparación *a posteriori* en los ambientes a través de las localidades de la riqueza, la abundancia, y los índices de Shannon, Pielou y Gini-Simpson, no se encontraron diferencias significativas entre los ambientes **IS–II** (Anexo B, Cuadro 1B).

Análisis multivariado. En el análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA), los factores e interacción fueron estadísticamente diferentes (Cuadro II.1). Las disimilitudes se encontraron entre los ambientes **IS–SS** e **II–SS** de las cuatro localidades y entre los ambientes de Casa del Marino–Los Pinos (**CM–LP**). Al verificar *a posteriori* en los ambientes a través de las localidades, en todos los casos no se encontraron diferencias significativas entre los ambientes **IS–II**. Además, en el ambiente **SS** todos los pares pareados presentaron diferencias significativas, excepto en **IV–LP** (Anexo B, Cuadro 2B). Los resultados del SIMPER mostraron que la mayor disimilitud se presentó en las localidades **CM–LP** (79.78%) y **LP–OA** (79.98%). Las demás localidades pareadas estuvieron sensiblemente por arriba del 70%, la de menor porcentaje fue **CM–IV** (76.28%). En cuanto a los ambientes la mayor diferencia fue en **IS–SS** (84.53%) y en **II–SS** (85.28%). Las especies que contribuyeron a las disimilitudes fueron: *Brachidontes semilaevis*, *Arcopsis solida*, *Lithophaga aristata*, *Carditamera affinis*, *Acar*

rostratae, *B. adamsianus*, *Striostrea prismatica*, *Ostrea conchaphila*, *Plicatula anomiooides*, *Chione subimbricata*, *Lithophaga plumula*, *Isognomon janus* y *Acar gradata* (Anexo B, Cuadro 3B y 4B).

Riqueza, distribución y densidad de especies. Un total de 19,848 individuos se recolectaron en los tres ambientes de la bahía, repartidos en 77 especies, 50 géneros y 27 familias. En el intermareal se registraron 60 especies y 18,425 (93%) individuos, mientras que en el submareal somero 61 especies y 1,423 (7%) individuos.

La riqueza total de especies (N0) de las localidades por ambiente fue mayor en el intermareal (**IM**) de Olas Altas y Los Pinos, mientras que en el submareal somero (**SS**) fueron las localidades Casa del Marino e Isla Venados (Cuadro II.2). Los bivalvos *Acar rostratae*, *Arcopsis solida*, *Isognomon janus*, *Saccostrea palmula*, *Chama buddiana* y *Carditamera affinis* se distribuyeron ampliamente entre los ambientes de las cuatro localidades (ocho sitios), mientras que *Acar gradata*, *Brachidontes adamsianus*, *B. semilaevis*, *Lithophaga aristata*, *Leiosolenus spatiosus*, *Ostrea conchaphila*, *Striostrea prismatica*, *Plicatulostrea anomiooides* y *Chama sordida* se registraron en siete sitios. Un número considerable de las especies recolectadas (41%), fueron exclusivas de un ambiente, en el intermareal se recolectaron 15 especies (19%) y 17 (22%) en el submareal somero (Cuadro II.2).

Algunas especies de rareza biológica o ecológica fueron encontradas en condiciones ambientales específicas como *Crassinella nuculiformis*, registrada en las localidades protegidas a la acción del oleaje (**LP** e **IV**), *Semele californica* encontrada en un entorno expuesto y semi-protegido (**CM** y **OA**). En otros casos los bivalvos *Modiolus americanus*, *Ctena mexicana*, *Diplodonta inezensis*, *Crassinella ecuadoriana* y *Lamychaena truncata* se localizaron en situaciones opuestas, es decir, tanto en un ambiente expuesto como protegido (**CM** e **IV**), al igual que *Limaria pacifica* (**CM** y **LP**).

Considerando las densidades obtenidas durante todo el estudio en cada ambiente, en el **IM** cuatro especies fueron las de mayor densidad promedio, e.g. *Brachidontes semilaevis* (196.0 ind/m²), *B. adamsianus* (35.0 ind/m²), *Arcopsis solida* (18.0 ind/m²) y

Lithophaga aristata (15.0 ind/m²), mientras que en el **SS** *Lithophaga aristata* obtuvo una densidad media de 7.1 ind/m², seguida de *Acar rostrae* y *Brachidontes semilaevis* con 3.2 ind/m² cada una (Cuadro II.2).

Relaciones entre las variables ambientales y biológicas. En el intermareal las variables ambientales con una correlación significativa fueron la exposición al oleaje, la cual coincidió en todas las combinaciones (10), mientras que la materia orgánica y la clorofila *a* resultó significativo en cinco combinaciones (Cuadro II.3). El resto de las variables (temperatura y tipo de sustrato), aunque obtuvieron el mismo valor de ρ y fueron significativos, estuvieron solamente en cuatro o menos combinaciones. En el submareal somero las combinaciones con la clorofila *a*, el tipo de sustrato y el oxígeno disuelto mostraron una mayor correlación con las variables biológicas, mientras que las demás variables tuvieron una correlación más baja (Cuadro II.3).

Análisis de similitud. El dendrograma de clasificación y NMDS se indentificaron dos grupos y dos entidades aisladas. Las localidades separadas de los grupos (aisladas) presentaron menor riqueza de especies y mayor abundancia de individuos con respecto a las demás. Las diferencias de los grupos más afines se debió principalmente a las especies exclusivas de estas entidades (Figura II.3). De acuerdo a la prueba SIMPROF, en el ambiente **IM** se formó un grupo con las localidades Los Pinos (**LP**), Olas Altas (**OA**) e Isla Venados (**IV**) con una similitud del 73%, estas tres entidades tuvieron 20 especies en común (e.g. *Acar rostrae*, *Botula cylista*, *Carditamera affinis*, *Chama sordida*, *Striostrea prismatica*), además de una entidad menos afín (62%) representada por Casa del Marino (**CM**). En el submareal somero se integraron **IV**, **CM** y **LP** con una afinidad del 65%, compartiendo entre sí 21 especies (e.g. *Arcopsis solida*, *Lithophaga plumula*, *Neolepton subtrigonum*, *Chione subimbricata* *Saccostrea palmula*), y de forma aislada **OA** que obtuvo una similitud del 49% con el resto de las localidades de ambos ambientes. La localidad **OA** del **SS** se unió con el **IM** debido a que comparte dos de las especies exclusivas de **CM** (e.g. *Caryocorbula nasuta* y *Ctena mexicana*).

DISCUSIÓN

La bahía de Mazatlán presenta una amplia franja costera amplia con una gran variedad de hábitats (e.g. zonas rocosas, arenosas y cantos rodados) en el ambiente intermareal, que abrigan una alta riqueza de especies de bivalvos alta además de otros invertebrados. Las playas rocosas elegidas para este estudio son representativas de la bahía y accesibles para llevar a cabo muestreos detallados que permiten obtener una buena representación de los ensamblajes de bivalvos. La técnica de transectos por cuadrantes es tradicionalmente usada en los estudios ecológicos, ya que se obtienen excelentes resultados porque provee un registro adecuado de las especies presentes y de su abundancia a menor escala espacial (Baker y Crothers 1987; English *et al.* 1997). Esta misma técnica fue implementada en el intermareal somero adyacente a las playas mediante buceo SCUBA con las mismas ventajas en cuanto a la representatividad de la composición y abundancia del ensamblaje de bivalvos. Esta técnica facilita hacer comparaciones con el ambiente intermareal. Otras técnicas comúnmente usadas en el submareal pueden abarcar mayores superficies de muestreo (e.g. redes de arrastre biológico de fondo). Sin embargo, no permiten relacionar la presencia y la abundancia de las especies con microhábitats específicos y ocasionalmente no se obtienen algunas formas infaunales que son recolectadas manualmente con mayor precisión en los sustratos suaves. Asimismo las especies epifaunales y endolíticas se requieren recolectar rocas para su posterior raspado o fragmentación.

El uso de pequeñas unidades, en este caso cuadrantes de 0.50 m^2 , fueron eficientes ya que la dispersión de muchas especies de bivalvos es muy limitada y estas tienden a formar agregaciones. Esta estrategia es común en bivalvos bentónicos, incluyendo especies sésiles con hábitos anidados (e.g. *Diplodonta inezensis*, *Hiatella ártica*) y perforadores, (e.g. *Parapholas calva* y *Adula soleniformis*). Diferentes estudios han demostrado la importancia de la escala de muestreo en ecosistemas intermareales rocosos (Underwood y Chapman 1996; Franschetti *et al.* 2005; Martins *et al.* 2011; Barbiero *et al.* 2011). De acuerdo con estos estudios, cuando el número de individuos es bajo y la distribución es dispersa, es recomendable usar un mayor número de unidades de muestreo (cuadrantes en este caso) de menor tamaño. Esto es debido a que en las playas rocosas

existe un aumento pronunciado en el estrés ambiental a través de una franja angosta del litoral, en ocasiones de pocos metros.

Los números de Hill permitieron identificar a las especies abundantes (N1: *Acarostae*, *A. gradata*, *Lithophaga aristata*, *Arcopsis solida*, *Carditamera affinis*) y muy abundantes (N2: *Brachidontes semilaevis*, *B. adamsianus*) además, tuvieron proyecciones de acumulación asintóticas que demuestran que el esfuerzo de muestreo para estas especies fue representativo. En realidad, es común que un pequeño número de especies sea abundante (mayor densidad) respecto a las demás en ambientes costeros. Algunas de estas especies (*Brachidontes semilaevis*, *B. adamsianus*, *Arcopsis solida*, *Lithophaga aristata*, y *Carditamera affinis*) han sido reportadas como muy abundantes en la bahía (Sánchez-Vargas 1984; Rendón-Díaz 2010). También presentan una amplia distribución en el Pacífico tropical mexicano, al ser encontradas también en localidades como bahía Tenacatita (Román-Contreras *et al.*, 1991), bahía Cuastecomate (Esqueda *et al.*, 2000) y playa Agua Blanca (Zamorano *et al.*, 2008).

La parte superior o zona de salpicadura de las playas rocosas tiene menor riqueza debido al mayor estrés por desecación y altas temperaturas. Ambas condiciones son muy desfavorables para la supervivencia de los bivalvos mientras que las zonas intermareales media e inferior son consideradas las de mayor riqueza de especies porque la acción del oleaje y el estrés debido a la desecación y las temperaturas altas (o bajas) es moderado. Esta es una zona de transición entre condiciones terrestres y marinas debido al ciclo de mareas (Esqueda *et al.*, 2000). Por lo que presenta periodos de inmersión y emersión que son variables en duración a lo largo del año acorde con la intensidad de las mareas. En estas zonas se presentan condiciones que coinciden con la hipótesis de disturbio intermedio que propone que la riqueza de especies se incrementa bajo condiciones periódicas de estrés moderado (Connell 1978, Lubchenco 1978). Esta hipótesis ha sido explorada en comunidades de playas rocosas con resultados satisfactorios (Dayton 1971) y es particularmente importante cuando se evalúan especies sésiles como algunos moluscos bentónicos. De esta manera, para obtener una mejor representación de los ensamblajes de bivalvos característicos a través de un gradiente vertical de las playas rocosas de la bahía de Mazatlán, el intermareal fue dividido en dos niveles de muestreo

(superior e inferior), los cuales fueron accesibles durante todo el año. Sin embargo, la bahía tiene playas rocosas con una zona intermareal estrecha en la que suele ser difícil delimitar la zonación vertical de las especies, especialmente cuando tienen pendientes pronunciadas y mayor exposición al oleaje en áreas de convergencia de las corrientes de mareas debido a la geomorfología de la línea de costa y a la amplitud de marea baja. Debido a esto, la distribución vertical de los bivalvos en el intermareal no presentó un zonación bien definida, lo cual se manifestó en los resultados del ANOVA y PERMANOVA, los cuales indicaron que no existen diferencias significativas en la composición y la abundancia de las especies entre los niveles superior e inferior de las playas rocosas de la bahía. Este resultado significó considerar ambos ambientes como uno solo (**IM**) y mantener esta condición en el resto de los análisis del presente estudio.

En las costas marinas es común que los atributos físicos puedan afectar a gran escala la estructura de la comunidad. Por ejemplo, las diferencias en el tipo de sustrato y tamaño de grano influyen en la composición de especies, la cual puede variar a través de las escalas espaciales (Valdivia *et al.*, 2011). La técnica BIO-ENV permitió identificar los factores ambientales que mayormente influyen en la composición y la abundancia de los ensamblajes de bivalvos en el intermareal (**IM**) y submareal somero (**SS**). Primeramente en el **IM**, la estructura del ensamblaje está correlacionado con la combinación de ciertas variables ambientales, principalmente la concentración de clorofila *a*, la composición del sedimento, el contenido de materia orgánica, la temperatura y la exposición al oleaje. De acuerdo con este análisis, la exposición al oleaje es el factor que mejor explica el patrón de distribución de las especies de bivalvos en la bahía ya que se presentó en las diez mejores combinaciones. Existe evidencia que demuestra que el estrés físico debido a la acción de las olas influye en la estructura de las comunidades bentónicas, inclusive a una pequeña escala, a través de un gradiente vertical en las playas rocosas (Heaven y Scrosati 2008). La fuerza del oleaje combinada con la presencia de arena, ejercen una acción abrasiva que puede afectar la sobrevivencia de los organismos en el intermareal y en el submareal somero; la intensidad de esta acción depende además del tamaño de grano de los sedimentos (Gray y Elliot 2009). Así, la combinación del flujo de las corrientes y el tamaño de grano del sedimento son factores asociados con la hidrodinámica y la superficie de las playas que determinan la presencia

y la abundancia de las poblaciones bentónicas, incluyendo especies de bivalvos (Gray 1974, 1981; Reineck y Singh 1980; Barros *et al.* 2004; Porri *et al.* 2006; Nambu *et al.* 2012). Por ejemplo, en la playa expuesta Casa del Marino (**CM**) se encontró la menor riqueza de especies pero la mayor abundancia de aquellas con forma de vida epifaunal (5,510 individuos). Es en estas zonas de alta energía donde se incrementa la disponibilidad de alimento que es aprovechado por los bivalvos adheridos a sustratos duros (Ricciardi y Bourget 1999). De acuerdo con Olabarría *et al.* (2001), la composición de las comunidades de moluscos de sustratos rocosos de la bahía de Mazatlán está contralada principalmente por el grado de exposición al oleaje y el tipo de sedimento (arena gruesa, arena fina, canto rodado), incluyendo especies de bivalvos filtradoras suspensívoras (epifaunales) en áreas expuestas.

La estructura de los ensamblajes de moluscos en el intermareal rocoso depende de las condiciones ambientales, lo que conlleva a su distribución vertical de los individuos (Román-Contreras *et al.* 1991; Underwood y Chapman 1996; Ramírez *et al.* 2005). En el intermareal de las playas protegidas como **IV** y **LP**, se registró una mayor riqueza de especies respecto a las playas expuestas además de una mayor abundancia de individuos de hábitos epifaunales (8,413) y endolíticos (819). De acuerdo con estos resultados, la disminución de la exposición al oleaje favorece la abundancia de ciertas formas de vida, en particular las que presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas capaces de fijarse sobre los sustratos duros o de perforarlos. Además, los organismos adheridos a la superficie del sustrato habitan en un ambiente más fluctuante, porque están expuestos al aire y a la desecación por grandes periodos de tiempo (Sara *et al.* 2008).

Uno de los trabajos realizados en fondos someros es aquel de González-Medina *et al.* (2006), en el Archipiélago Espíritu Santo, BCS, de acuerdo a estos autores, el sublitoral expuesto presentó niveles bajos de diversidad y equidad en sustratos rocosos, mientras que las zonas semiprotegidas más someras mostraron niveles de medios a altos en un sustrato heterogéneo. Por otro lado, la heterogeneidad del sustrato, la exposición y la pendiente son algunos de los factores importantes que pudieran explicar el gradiente espacial en las comunidades del Archipiélago. Este resultado coincide con los sitios de la bahía que se encuentran protegidos a la acción del oleaje y tienen gran heterogeneidad de

sustrato, ya que presentaron la mayor diversidad. Por ejemplo, en la localidad de Isla Venados (**IV**), se presentó la más alta riqueza, el mayor número de especies efectivas (N1 y N2) y una amplia variedad de formas de vida, aunque no fue la más abundante de los cuatro sitios. Lugares someros, donde existe heterogeneidad del tamaño de grano y de la textura, ofrecen una amplia variedad de hábitats (Ríos-Jara *et al.* 2008), como se observó en **IV**, **CM** y en Los Pinos (**LP**), con mayor riqueza de especies.

La concentración de clorofila *a* resultó ser un factor determinante en las diez mejores combinaciones de las variables ambientales del submareal somero. En escalas más grandes (regiones biogeográficas), se ha relacionado la diversidad biológica con variables como la temperatura media del agua de mar, que a su vez está ligada a la productividad de ensamblajes de gasterópodos (Roy *et al.* 1998), de bivalvos epifaunales e infaunales (Roy *et al.* 2000), y de ambos grupos (Rex *et al.* 2005). Sin embargo, es difícil concluir si este parámetro por si solo sea un buen indicador para explicar algún patrón de distribución de los bivalvos en escalas más pequeñas como la bahía de Mazatlán. En este ambiente, la combinación de las variables ambientales podría explicar mejor la distribución de los bivalvos, como se ha reportado en otros estudios sobre moluscos que incluyen este grupo taxonómico (González-Medina *et al.* 2006; Zamorano-de Haro 2006; Ríos-Jara *et al.* 2008).

Hay una estrecha relación entre el tamaño de grano de los sedimentos y las distintas formas de vida de los bivalvos, lo cual ha sido demostrado en ensamblajes de especies del Pacífico mexicano. Por ejemplo, Coan (1968) encontró que las especies infaunales de la Bahía de los Ángeles tienen mayor afinidad con sedimentos finos de tipo arenoso-limoso que es característico de la bahía. De forma similar, Ríos-Jara *et al.* (2008) encontraron una relación entre el tipo de sustrato y los hábitos alimenticios de los bivalvos de la plataforma continental de Jalisco y Colima. Por ejemplo, la almeja infaunal *Parvilucina approximata* es común en áreas con sustratos más finos, mientras que otras de hábitos semi-infaunales (e.g. *Anadara adamsi*) e epifaunales (e.g. *Cyclopecten pernomus*) es común en sustratos más gruesos. Esto concuerda con las características del tipo de sustrato que presentaron las localidades de la bahía de Mazatlán. En Olas Altas (**OA**) el sustrato es principalmente grueso e incluye grava, canto rodado y algunas rocas

medianas y grandes; en este sitio se registró la menor abundancia (221) y riqueza de especies semi-infaunales e infaunales (24), predominando las formas epifaunales (93). En **CM** el fondo se compone de arena gruesa a grava con grandes extensiones de rocas, se obtuvo la mayor abundancia (455) de las cuatro localidades con un gran número de especies endolíticas (239). En **LP** el sustrato está compuesto principalmente por arena gruesa a media con largos corredores de arrecifes rocosos y algunas estructuras vivas de coral; en esta zona se registraron 32 especies con el mayor número de formas epifaunales (276). Mientras los tipos de sustrato que presentó **IV** fueron arena gruesa a fina, con extensos arrecifes rocosos y algunas formas de coral, allí se observó la mayor riqueza (47) y una abundancia intermedia (331) comparativamente con las otras localidades. En este sitio se registró un número más o menos balanceado de las diferentes formas de vida. Es importante mencionar que este sitio registró el mayor número de especies infaunales (15%) y semi-infaunales (15%) de los sitios considerados. Este resultado particular de **IV** se debe a que la estructura y la composición de las comunidades de sedimentos finos es importante, ya que las especies viven sobre o dentro de éste (Ríos-Jara *et al.* 2008).

En los invertebrados bentónicos se ha observado una mayor riqueza de la rareza biológica (singletons, doubletons) y ecológica (únicas y duplicadas), en zonas con hábitats heterogéneos (e.g. arena fina, gruesa, rocas). Estas especies pueden tener poca tolerancia a las variables ambientales como son la exposición al oleaje, la profundidad, las corrientes superficiales y el tipo de sedimento, debido principalmente a que se encuentran en un hábitat restringido (Ellingsen *et al.* 2007). En este estudio se obtuvieron un número importante de rareza de especies ecológica y biológica, esto puede explicarse por las distintas características de las localidades y sus ambientes, ofreciendo una amplia heterogeneidad de hábitats.

Estudios previos que analizaron la composición de especies de moluscos y su relación con las variables ambientales a escala global, por ejemplo en el caso de los gasterópodos (Miloslavich *et al.*, 2013), no se pudo demostrar la importancia de factores que evidentemente influyen en este grupo debido a que no diferencian las especies de ambos ambientes (intermareal y submareal). En ese trabajo los autores mencionan que la riqueza de especies había sido correlacionada con la temperatura superficial del mar, sin

embargo exponen, que la temperatura puede afectar más en los ensamblajes del intermareal, y la clorofila *a* y la contaminación inorgánica al submareal. Miloslavich *et al.*, (2013) además sugieren, que la temperatura es un parámetro importante que influye en el patrón de distribución de los ensamblajes de las costas rocosas. Ese resultado fue contrastante con el presente estudio, ya que la temperatura influyó poco en la composición y abundancia de los bivalvos de la bahía en ambos ambientes.

Los trabajos previos que analizaron la relación entre las variables ambientales y biológicas (e.g. composición y abundancia) de las comunidades bentónicas en tiempo y espacio han contribuido a explicar cómo un grupo de especies responde a variables ambientales, y sugerir patrones de distribución a través de escalas espaciales. El presente estudio demuestra que existen diferencias en la composición y la abundancia de los ensamblajes de bivalvos de los ambientes intermareal y submareal de las playas rocosas de la bahía de Mazatlán. Se presenta evidencia sobre la influencia de algunos de las principales variables ambientales en la estructura del ensamblaje de bivalvos. La exposición al oleaje fue determinante para la distribución de los bivalvos que habitan en el intermareal. Y en el submareal somero la clorofila *a* y la materia orgánica son las variables que mejor explican la distribución de las especies en este ambiente. Es importante mencionar que se requiere información más detallada de la importancia que tiene la interacción entre la hidrodinámica y la topografía de estas playas rocosas. También es esencial estudiar la distribución de los nuevos reclutas para proponer hipótesis sobre los mecanismos que determinan la distribución de las poblaciones adultas en la bahía. Es evidente entonces que se requiere evaluaciones cuantitativas de la dispersión y mortalidad de las larvas y juveniles de estos bivalvos.

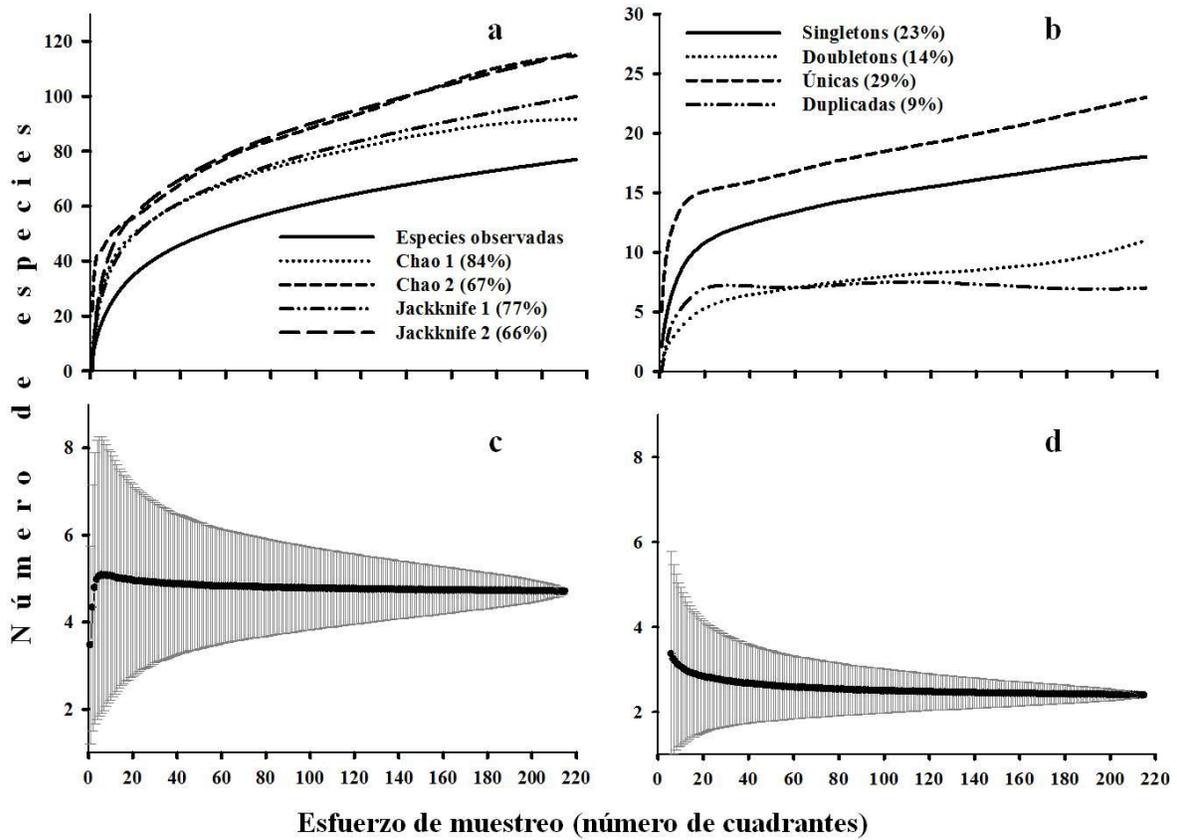


Figura II.1. Curvas de acumulación de especies espacial (4 muestreos x 4 localidades x 3 ambientes) en la bahía de Mazatlán, Sinaloa. a) Estimadores no paramétricos; b) Rareza de especies; c) $N1$, especies abundantes (e^{H^*}); d) $N2$, especies muy abundantes ($1/\lambda$).

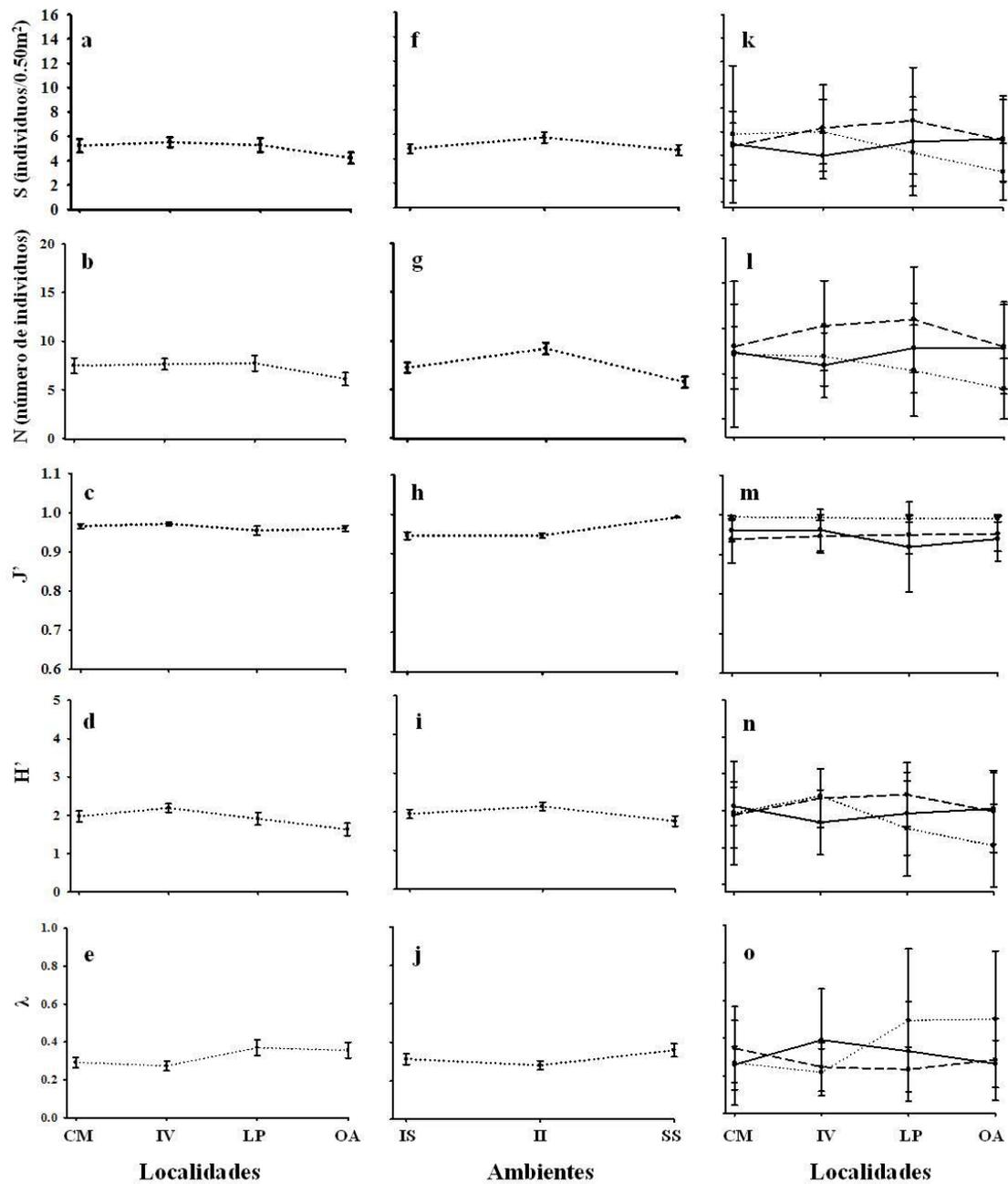


Figura II.2. Variación de la riqueza (S), número de individuos (N), la equidad de Pielou (J'), diversidad de Shannon (H') y la dominancia de Gini-Simpson (λ). a-e son la variación promedio entre localidades, f-j son la variación entre los ambientes y k-o son la variación entre los ambientes a través de las localidades. Las líneas verticales representan la desviación estándar. En la interacción, la línea sólida es intermareal superior (IS), líneas segmentadas es intermareal inferior (II) y las líneas punteadas es submareal somero (SS). CM = Casa del Marino, IV = Isla Venados, LP = Los Pinos, OA = Olas Altas.

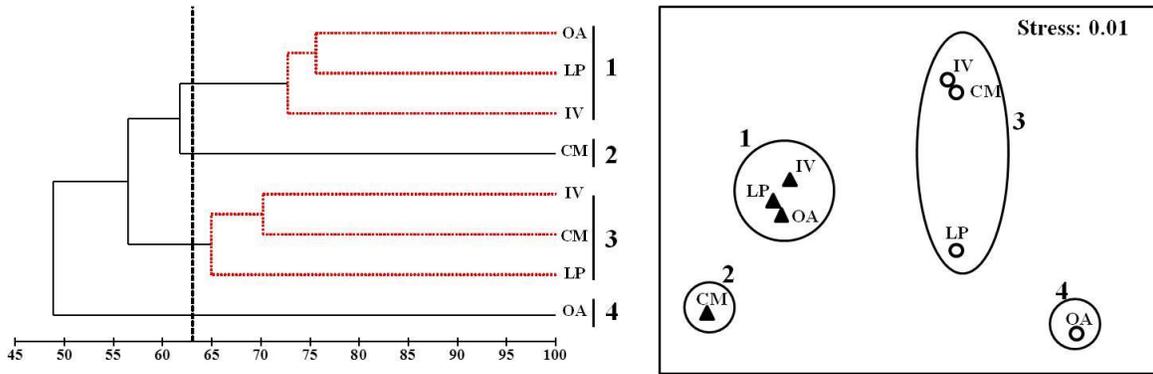


Figura II.3. Dendrograma de Bray Curtis y ordenación NMDS, para las localidades por ambientes de la bahía de Mazatlán, Sinaloa. Los grupos se identificaron con la prueba de perfiles de similitud (SIMPROF) (líneas señaladas en rojo). OA = Olas Altas; LP = Los Pinos; CM = Casa del Marino; IV = Isla Venados; 1-2) = intermareal; (3-4) = submareal somero.

Cuadro II.1. Resultados de los ANOVAs y PERMANOVA de dos vías y factores cruzados (localidades y ambientes), en la bahía de Mazatlán, Sinaloa. Localidades: Casa del Marino, Isla Venados, Los Pinos, Olas Altas. Ambientes: intermareal superior, intermareal inferior, submareal somero.

| ANOVA | | | | | | | | |
|-----------------------------------|----------|---------------|--|----------|---------------|-------------------------------|----------|---------------|
| Fuente de variación | Pseudo-F | <i>p</i> | | Pseudo-F | <i>p</i> | | Pseudo-F | <i>p</i> |
| Abundancia (N) | | | Riqueza (S) | | | Equidad de Pielou (J') | | |
| Localidades | 0.38964 | 0.8219 | | 0.3202 | 0.8141 | | 0.34164 | 0.7938 |
| Ambientes | 10.294 | 0.0001 | | 1.088 | 0.3305 | | 34.99 | 0.0001 |
| Localidad x ambiente | 0.50145 | 0.8652 | | 2.72 | 0.0157 | | 0.68368 | 0.6682 |
| Diversidad de Shannon (H') | | | Dominancia de Simpson (λ') | | | | | |
| Localidades | 1.1922 | 0.3152 | | 1.2281 | 0.3063 | | | |
| Ambientes | 4.4915 | 0.0121 | | 5.6354 | 0.0051 | | | |
| Localidad x ambiente | 2.4054 | 0.0295 | | 1.9964 | 0.0661 | | | |
| PERMANOVA | | | | | | | | |
| Fuente de variación | Pseudo-F | <i>p</i> | | | | | | |
| Localidades | 2.1056 | 0.0013 | | | | | | |
| Ambientes | 7.5764 | 0.0001 | | | | | | |
| Localidad x ambiente | 2.084 | 0.0001 | | | | | | |

Cuadro II.2. Distribución, densidad promedio (ind/m²) y diversidad de especies de bivalvos en la bahía de Mazatlán, Sinaloa. Localidades: OA = Olas Altas, LP = Los Pinos, CM = Casa del Marino, IV = isla Venados. Ambientes: IM = Intermareal, SS = submareal somero.

| Especies | L o c a l i d a d e s y a m b i e n t e s | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|---|-----|-------|-----|-------|------|-------|-----|-----------|------|
| | OA | | LP | | CM | | IV | | T O T A L | |
| | IM | SS | IM | SS | IM | SS | IM | SS | IM | SS |
| 1. <i>Arca mutabilis</i> | - | - | 0.6 | - | 1.3 | - | 0.06 | - | 0.5 | - |
| 2. <i>A. pacifica</i> | - | - | - | 0.2 | - | - | - | - | - | 0.05 |
| 3. <i>Acar bailyi</i> | 0.06 | - | 0.26 | - | 0.12 | - | - | - | 0.11 | - |
| 4. <i>A. gradata</i> | 0.7 | - | 1.5 | 0.1 | 8.0 | 0.3 | 0.7 | 1.4 | 2.7 | 0.5 |
| 5. <i>A. rostrata</i> | 1.3 | 2.0 | 3.6 | 3.2 | 11.2 | 2.8 | 3.0 | 4.7 | 4.8 | 3.2 |
| 6. <i>Barbatia reeveana</i> | - | - | - | - | 0.3 | - | - | - | 0.1 | - |
| 7. <i>Arcopsis solida</i> | 5.5 | 1.4 | 11.7 | 2.0 | 47.0 | 2.0 | 3.2 | 1.2 | 18.0 | 1.6 |
| 8. <i>Brachidontes adamsianus</i> | 27.7 | - | 88.0 | 2.0 | 12.0 | 0.3 | 15.6 | 0.1 | 35.0 | 0.5 |
| 9. <i>B. semilaevis</i> | 145.3 | 3.2 | 195.1 | 9.5 | 245.0 | - | 197.0 | 0.7 | 196.0 | 3.2 |
| 10. <i>Gregariella coarctata</i> | 0.2 | - | - | 0.7 | - | 0.5 | 0.2 | 0.6 | 0.11 | 0.5 |
| 11. <i>Lioberus salvadoricus</i> | - | - | - | 0.1 | - | - | - | - | - | 0.02 |
| 12. <i>Lithophaga plumula</i> | 0.7 | 2.0 | - | 1.3 | - | 1.0 | 0.2 | 0.4 | 0.2 | 1.1 |
| 13. <i>L. attenuata</i> | 0.4 | 0.2 | 0.13 | - | 0.12 | - | - | 0.1 | 0.2 | 0.1 |
| 14. <i>L. aristata</i> | 9.5 | 5.0 | 10.2 | 7.0 | - | 12.0 | 40.7 | 4.7 | 15.0 | 7.1 |
| 15. <i>Botula cylista</i> | 0.06 | - | - | 0.3 | - | 0.2 | - | 0.2 | 0.02 | 0.2 |
| 16. <i>Leiosolenus spatiosus</i> | 0.5 | 0.4 | 0.06 | 0.5 | - | 1.2 | 0.06 | 0.3 | 0.2 | 0.6 |
| 17. <i>Modiolus americanus</i> | - | - | - | - | - | 0.1 | - | 0.1 | - | 0.05 |
| 18. <i>M. capax</i> | - | 0.1 | 0.06 | - | - | 0.5 | 0.06 | 0.2 | 0.03 | 0.2 |
| 19. <i>Septifer zeteki</i> | - | - | - | - | - | - | - | 0.1 | - | 0.02 |
| 20. <i>Pinctada mazatlanica</i> | 0.12 | - | 0.06 | - | - | 0.1 | - | - | 0.05 | 0.02 |
| 21. <i>Isognomon janus</i> | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 1.0 | 2.6 | 0.3 | 2.3 | 0.3 | 1.7 | 0.6 |
| 22. <i>I. recognitus</i> | - | - | - | - | 0.06 | - | - | - | 0.02 | - |
| 23. <i>Limaria pacifica</i> | - | - | - | 0.1 | 0.12 | - | - | - | 0.03 | 0.02 |
| 24. <i>Ostrea conchaphila</i> | 2.7 | 0.7 | 2.8 | 0.2 | 1.0 | - | 2.7 | 0.1 | 2.3 | 0.2 |
| 25. <i>Striostrea prismatica</i> | 1.4 | - | 0.4 | 2.7 | 0.8 | 0.5 | 3.0 | 0.3 | 1.5 | 1.0 |
| 26. <i>Saccostrea palmula</i> | 1.7 | 0.4 | 2.2 | 3.2 | 1.0 | 0.3 | 1.5 | 1.0 | 1.7 | 1.1 |
| 27. <i>Plicatuloostrea anomioides</i> | 0.4 | - | 4.1 | 1.4 | 3.2 | 2.7 | 1.0 | 1.0 | 2.2 | 1.3 |
| 28. <i>Plicatula penicillata</i> | 0.12 | - | - | - | - | - | - | - | 0.03 | 0.1 |
| 29. <i>Ctena mexicana</i> | - | - | - | - | 0.4 | - | - | 0.1 | 0.11 | 0.02 |
| 30. <i>Liralucina approximata</i> | - | - | - | - | - | - | 0.06 | - | 0.02 | - |

Cuadro II.2. Continua.

| Especies | L o c a l i d a d e s y a m b i e n t e s | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|---|-----|------|-----|------|-----|------|-----|-------|------|
| | OA | | LP | | CM | | IV | | TOTAL | |
| | IM | SS | IM | SS | IM | SS | IM | SS | IM | SS |
| 31. <i>Diplodonta inezensis</i> | - | - | - | - | - | 0.1 | - | 0.1 | - | 0.05 |
| 32. <i>D. orbella</i> | 0.06 | - | 0.06 | - | - | 0.1 | - | 0.2 | 0.03 | 0.1 |
| 33. <i>D. caelata</i> | - | - | 0.06 | 0.1 | 0.06 | 0.1 | - | 0.1 | 0.03 | 0.1 |
| 34. <i>Crassinella coxa</i> | - | - | - | - | - | 0.1 | - | - | - | 0.02 |
| 35. <i>C. ecuadoriana</i> | - | - | - | - | - | 0.3 | 0.06 | 0.2 | 0.01 | 0.1 |
| 36. <i>C. nuculiformis</i> | - | - | 0.06 | - | - | - | - | 0.5 | 0.01 | 0.1 |
| 37. <i>C. aff. pacifica</i> | - | - | - | - | - | - | 0.2 | 0.3 | 0.05 | 0.1 |
| 38. <i>Carditamera affinis</i> | 4.0 | 2.3 | 13.1 | 0.8 | 2.7 | 2.8 | 4.5 | 2.2 | 6.0 | 2.0 |
| 39. <i>Cardites laticostatus</i> | 0.12 | - | 0.06 | 0.1 | - | - | 0.5 | 0.3 | 0.2 | 0.1 |
| 40. <i>Chama buddiana</i> | 0.25 | 0.1 | 0.8 | 0.4 | 0.2 | 0.8 | 0.13 | 0.1 | 0.3 | 0.3 |
| 41. <i>C. coralloides</i> | 0.7 | 0.1 | 3.0 | - | - | 2.4 | 4.0 | 0.1 | 2.0 | 0.7 |
| 42. <i>C. sordida</i> | 0.2 | - | 0.06 | 0.1 | 0.06 | 0.3 | 0.06 | 0.2 | 0.1 | 0.2 |
| 43. <i>Kellia suborbicularis</i> | - | 0.6 | 0.06 | 1.0 | - | 1.4 | - | 0.6 | 0.02 | 1.0 |
| 44. <i>Laevicardium substriatum</i> | 0.06 | - | - | - | - | - | - | - | 0.02 | - |
| 45. <i>Chione subimbricata</i> | 0.12 | - | 0.06 | 0.8 | - | 0.3 | 0.4 | 1.2 | 0.1 | 0.6 |
| 46. <i>C. undatella</i> | - | - | - | - | - | - | - | 0.2 | - | 0.05 |
| 47. <i>Chioneryx squamosa</i> | 0.06 | - | - | 0.1 | - | - | 0.13 | 0.3 | 0.05 | 0.1 |
| 48. <i>Periglypta multicostata</i> | - | - | 0.06 | - | - | - | - | - | 0.02 | - |
| 49. <i>Pitar cf. omissa</i> | - | 0.1 | - | - | - | - | - | - | - | 0.02 |
| 50. <i>Megapitaria squalida</i> | - | - | - | - | - | - | - | 0.1 | - | 0.02 |
| 51. <i>Transennella modesta</i> | - | - | - | - | - | - | - | 0.2 | - | 0.05 |
| 52. <i>T. cf. puella</i> | - | 0.2 | - | - | - | - | - | - | - | 0.05 |
| 53. <i>Paphonotia elliptica</i> | 0.06 | - | - | - | - | - | - | - | 0.02 | - |
| 54. <i>Neolepton subtrigonum</i> | - | 0.2 | 0.13 | 0.1 | - | 1.3 | 0.2 | 1.2 | 0.1 | 1.0 |
| 55. <i>Petricola linguafelis</i> | - | - | 0.06 | 0.2 | - | 0.3 | 0.13 | - | 0.05 | 0.1 |
| 56. <i>Tellina coani</i> | - | - | 0.06 | 0.1 | - | - | - | - | 0.02 | 0.02 |
| 57. <i>T. felix</i> | - | - | 0.06 | - | - | - | - | - | 0.02 | - |
| 58. <i>T. ochracea</i> | - | - | - | - | - | - | - | 0.1 | - | 0.02 |
| 59. <i>Strigilla cicercula</i> | - | 0.5 | - | - | - | - | - | - | - | 0.1 |
| 60. <i>S. dichotoma</i> | - | 0.1 | - | - | - | - | - | - | - | 0.02 |
| 61. <i>S. ervilia</i> | 0.06 | - | - | - | - | - | - | - | 0.02 | - |

Cuadro II.2. Continua.

| Especies | L o c a l i d a d e s y a m b i e n t e s | | | | | | | | | |
|------------------------------------|---|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | OA | | LP | | CM | | IV | | TOTAL | |
| | IM | SS | IM | SS | IM | SS | IM | SS | IM | SS |
| 62. <i>Donax gracilis</i> | 0.06 | - | - | - | - | - | - | - | 0.02 | - |
| 63. <i>Semele californica</i> | | 0.1 | - | - | - | 0.1 | - | - | - | 0.05 |
| 64. <i>S. flavescens</i> | 0.06 | - | 0.06 | - | 0.12 | - | - | - | 0.06 | - |
| 65. <i>S. hanleyi</i> | - | - | - | - | - | - | 0.13 | 0.2 | 0.03 | 0.05 |
| 66. <i>S. jovis</i> | - | - | 0.06 | - | - | - | - | - | 0.02 | - |
| 67. <i>S. cf. bicolor</i> | - | - | - | - | 0.06 | - | - | - | 0.02 | - |
| 68. <i>Cumingia lamellosa</i> | - | - | 0.06 | - | - | - | - | - | 0.03 | - |
| 69. <i>Sphenia fragilis</i> | 0.25 | 0.3 | 0.5 | - | - | 1.4 | 0.06 | 0.1 | 0.1 | 0.5 |
| 70. <i>Caryocorbula marmorata</i> | - | - | - | 0.2 | 0.12 | 0.4 | 0.06 | 1.2 | 0.2 | 0.5 |
| 71. <i>C. nasuta</i> | - | 0.2 | - | - | 0.12 | - | - | 0.1 | 0.03 | 0.1 |
| 72. <i>C. biradiata</i> | 0.4 | - | 0.2 | - | 0.4 | 0.1 | - | - | 0.2 | 0.02 |
| 73. <i>Juliacorbula bicarinata</i> | 0.2 | - | 0.06 | 0.2 | 0.4 | - | - | - | 0.2 | 0.05 |
| 74. <i>Lamychaena truncata</i> | - | - | - | - | - | 0.3 | - | 0.1 | - | 0.1 |
| 75. <i>Hiatella ártica</i> | 0.12 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | - | 2.3 | 0.3 | 0.4 | 0.2 | 1.0 |
| 76. <i>Parapholas calva</i> | - | - | - | - | - | - | - | 0.1 | - | 0.02 |
| 77. <i>Entodesma brevifrons</i> | - | - | - | - | - | - | 0.06 | 0.1 | 0.02 | 0.02 |
| Localidad por ambiente (N0) | 36 | 24 | 39 | 32 | 27 | 35 | 33 | 47 | 60 | 61 |

Cuadro II.3. Resultados del BIO-ENV con las diez mejores correlaciones entre variables ambientales y biológicas del intermareal y submareal somero en bahía de Mazatlán, Sinaloa. Códigos: ρ_s = coeficiente de correlación Spearman, p = valor de p , CL = clorofila a , TP = temperatura, MO = materia orgánica, TS = tipo de sustrato, EO = exposición al oleaje, OD = oxígeno disuelto.

| Número de variables seleccionadas | ρ_s | p | Variables ambientales |
|-----------------------------------|----------|-------|-----------------------|
| Intermareal | | | |
| 2 | 0.771 | 0.021 | CL, EO |
| 2 | 0.771 | 0.020 | MO, EO |
| 2 | 0.771 | 0.020 | TS, EO |
| 3 | 0.771 | 0.020 | CL, TP, EO |
| 3 | 0.771 | 0.021 | CL, MO, EO |
| 3 | 0.771 | 0.020 | CL, TS, EO |
| 3 | 0.771 | 0.021 | TP, MO, EO |
| 3 | 0.771 | 0.021 | TP, TS, EO |
| 3 | 0.771 | 0.020 | MO, TS, EO |
| 4 | 0.771 | 0.020 | CL, TP, MO, EO |
| Submareal somero | | | |
| 2 | 0.886 | 0.013 | CL, TS |
| 3 | 0.886 | 0.012 | CL, TP, TS |
| 3 | 0.886 | 0.012 | CL, TS, OD |
| 4 | 0.886 | 0.012 | CL, TP, TS, OD |
| 2 | 0.771 | 0.012 | CL, MO |
| 3 | 0.771 | 0.012 | CL, TP, MO |
| 3 | 0.771 | 0.016 | CL, MO, TS |
| 3 | 0.771 | 0.012 | CL, MO, OD |
| 4 | 0.771 | 0.012 | CL, TP, MO, OD |
| 4 | 0.771 | 0.016 | CL, MO, TS, OD |

ANEXO B

Cuadro 1B. Pruebas *a posteriori* (ANOVA permutacional) con los factores: localidades, ambientes y localidades * ambientes de la bahía de Mazatlán, Sinaloa. Localidades: Casa del Marino (CM), Isla Venados (IV), Los Pinos (LP), Olas Altas (OA). Ambientes: intermareal superior (IS), intermareal inferior (II), submareal somero (SS).

| Riqueza (S) | | Ambiente | | | Localidad | | | | |
|-----------------------|-----------|-----------|---------------|--------------|-----------|-----------|--------|--------------|-------|
| | | Grupos | t | p | | Grupos | t | p | |
| | IS | CM, IV | 1.467 | 0.188 | CM | IS, II | 0.287 | 0.793 | |
| | | CM, LP | 0.459 | 0.697 | | IS, SS | 1.286 | 0.209 | |
| | | CM, OA | 0.679 | 0.535 | | II, SS | 1.464 | 0.162 | |
| | | IV, LP | 1.365 | 0.205 | IV | IS, II | 2.137 | 0.038 | |
| | | IV, OA | 1.695 | 0.116 | | IS, SS | 2.489 | 0.021 | |
| | | LP, OA | 0.106 | 0.954 | | II, SS | 0.8534 | 0.959 | |
| | | II | CM, IV | 1.265 | 0.222 | LP | IS, II | 0.811 | 0.427 |
| | | | CM, LP | 1.554 | 0.135 | | IS, SS | 0.998 | 0.333 |
| | | | CM, OA | 0.945 | 0.354 | | II, SS | 1.889 | 0.068 |
| | IV, LP | | 0.398 | 0.704 | OA | IS, II | 0.764 | 0.950 | |
| | IV, OA | | 0.366 | 0.754 | | IS, SS | 2.290 | 0.031 | |
| | LP, OA | | 0.745 | 0.468 | | II, SS | 2.502 | 0.020 | |
| | SS | CM, IV | 0.618 | 0.548 | | | | | |
| | | CM, LP | 1.833 | 0.076 | | | | | |
| | | CM, OA | 2.450 | 0.021 | | | | | |
| IV, LP | | 1.902 | 0.073 | | | | | | |
| IV, OA | | 3.228 | 0.002 | | | | | | |
| LP, OA | | 0.823 | 0.435 | | | | | | |
| | | | | | | | | | |
| Abundancia (N) | IS, II | 1.340 | 0.183 | | | | | | |
| | IS, SS | 4.988 | 0.0001 | | | | | | |
| | II, SS | 4.191 | 0.0001 | | | | | | |
| Pielou (J') | IS, II | 0.748 | 0.457 | | | | | | |
| | IS, SS | 7.279 | 0.0001 | | | | | | |
| | II, SS | 8.801 | 0.0001 | | | | | | |
| Simpson (D') | IS, II | 0.141 | 0.888 | | | | | | |
| | IS, SS | 2.724 | 0.002 | | | | | | |
| | II, SS | 3.028 | 0.003 | | | | | | |
| Shannon (H') | IS, II | 0.104 | 0.915 | | | | | | |
| | IS, SS | 2.526 | 0.012 | | | | | | |
| | II, SS | 2.518 | 0.011 | | | | | | |

Continua. Cuadro 1B.

| Shannon (H') | Ambiente | Localidad | | | | | | | |
|-----------------|----------|-----------|--------------|-------|--------|--------|--------|--------------|-------|
| | | Grupos | t | p | Grupos | t | p | | |
| IS | CM | CM, IV | 0.229 | 0.984 | CM | IS, II | 0.459 | 0.640 | |
| | | CM, LP | 0.627 | 0.529 | | IS, SS | 3.094 | 0.004 | |
| | | CM, OA | 0.329 | 0.974 | | II, SS | 3.391 | 0.003 | |
| | IV | IV, LP | 0.513 | 0.608 | IV | IS, II | 0.279 | 0.783 | |
| | | IV, OA | 0.443 | 0.967 | | IS, SS | 3.354 | 0.002 | |
| | | LP, OA | 0.542 | 0.589 | | II, SS | 3.079 | 0.004 | |
| | II | CM | CM, IV | 0.723 | 0.469 | LP | IS, II | 0.813 | 0.933 |
| | | | CM, LP | 1.162 | 0.250 | | IS, SS | 0.305 | 0.764 |
| | | | CM, OA | 0.527 | 0.594 | | II, SS | 0.420 | 0.673 |
| IV | | IV, LP | 0.395 | 0.690 | OA | IS, II | 0.157 | 0.873 | |
| | | IV, OA | 0.164 | 0.867 | | IS, SS | 0.942 | 0.928 | |
| | | LP, OA | 0.552 | 0.585 | | II, SS | 0.262 | 0.791 | |
| SS | CM, IV | 0.167 | 0.864 | | | | | | |
| | CM, LP | 2.363 | 0.023 | | | | | | |
| | CM, OA | 2.852 | 0.008 | | | | | | |
| | IV, LP | 2.972 | 0.005 | | | | | | |
| | IV, OA | 3.658 | 0.001 | | | | | | |
| | LP, OA | 0.366 | 0.711 | | | | | | |

Cuadro 2B. Prueba *a posteriori* del PERMANOVA con los factores: localidades, ambientes y localidades * ambientes de la bahía de Mazatlán, Sinaloa. Localidades: Casa del Marino (CM), Isla Venados (IV), Los Pinos (LP), Olas Altas (OA). Ambientes: intermareal superior (IS), intermareal inferior (II), submareal somero (SS).

| Ambiente | | Localidad | | | | | |
|-----------|--------|-----------|---------------|-----------|--------|-------|---------------|
| | Grupos | t | p | | Grupos | t | p |
| | CM, IV | 1.656 | 0.005 | | IS, II | 1.166 | 0.217 |
| | CM, LP | 1.360 | 0.052 | | IS, SS | 2.939 | 0.0001 |
| | CM, OA | 1.920 | 0.0006 | | II, SS | 3.318 | 0.0001 |
| | IV, LP | 0.891 | 0.641 | | | | |
| | IV, OA | 1.508 | 0.016 | | | | |
| | LP, OA | 1.201 | 0.146 | | | | |
| IS | CM, IV | 1.615 | 0.014 | CM | IS, II | 1.519 | 0.062 |
| | CM, LP | 2.078 | 0.002 | | IS, SS | 2.345 | 0.0001 |
| | CM, OA | 1.731 | 0.011 | | II, SS | 2.759 | 0.0001 |
| | IV, LP | 1.133 | 0.258 | IV | IS, II | 1.146 | 0.2368 |
| | IV, OA | 1.072 | 0.328 | | IS, SS | 1.830 | 0.0008 |
| | LP, OA | 0.904 | 0.555 | | II, SS | 2.473 | 0.0001 |
| II | CM, IV | 1.290 | 0.129 | LP | IS, II | 1.322 | 0.117 |
| | CM, LP | 1.645 | 0.027 | | IS, SS | 1.894 | 0.0001 |
| | CM, OA | 1.227 | 0.170 | | II, SS | 1.820 | 0.0003 |
| | IV, LP | 1.414 | 0.073 | OA | IS, II | 1.078 | 0.319 |
| | IV, OA | 0.782 | 0.730 | | IS, SS | 1.582 | 0.006 |
| | LP, OA | 1.415 | 0.072 | | II, SS | 1.557 | 0.010 |
| SS | CM, IV | 1.440 | 0.018 | | | | |
| | CM, LP | 1.382 | 0.028 | | | | |
| | CM, OA | 1.880 | 0.0001 | | | | |
| | IV, LP | 1.248 | 0.097 | | | | |
| | IV, OA | 1.920 | 0.0002 | | | | |
| | LP, OA | 1.319 | 0.044 | | | | |

Cuadro 3B. Análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) de las localidades de la bahía de Mazatlán. CM= Casa del Marino; IV = Isla Venados; LP = Los Pinos; OA = Olas Altas; AP = abundancia promedio; %CD = porcentaje de contribución a la disimilitud; %CAD = contribución acumulada a la disimilitud; Dis. Prom. = disimilitud promedio entre localidades.

| | AP | AP | %CD | %CAD | | AP | AP | %CD | %CAD |
|--------------------------------|-----------|-----------|-------|-------|--------------------------------|-----------|-----------|-------|-------|
| Dis. Prom. = 76.28% | CM | IV | | | Dis. Prom. = 79.78% | CM | LP | | |
| <i>Brachidontes semilaevis</i> | 0.96 | 1.10 | 9.07 | 9.07 | <i>Brachidontes semilaevis</i> | 0.96 | 1.15 | 10.38 | 10.38 |
| <i>Arcopsis solida</i> | 1.14 | 0.52 | 9.0 | 18.07 | <i>Arcopsis solida</i> | 1.14 | 0.64 | 9.76 | 20.14 |
| <i>Acar rostrae</i> | 0.63 | 0.67 | 7.78 | 25.85 | <i>Lithophaga aristata</i> | 0.39 | 0.69 | 7.69 | 27.82 |
| <i>Lithophaga aristata</i> | 0.39 | 0.72 | 7.30 | 33.15 | <i>Carditamera affinis</i> | 0.59 | 0.70 | 7.53 | 35.36 |
| <i>Carditamera affinis</i> | 0.59 | 0.65 | 6.55 | 39.70 | <i>Acar rostrae</i> | 0.63 | 0.54 | 6.43 | 41.79 |
| <i>Plicatula anomioides</i> | 0.44 | 0.21 | 4.23 | 43.93 | <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.22 | 0.59 | 5.53 | 47.32 |
| <i>Striostrea prismatica</i> | 0.30 | 0.29 | 4.0 | 47.92 | <i>Plicatula anomioides</i> | 0.44 | 0.41 | 5.26 | 52.58 |
| <i>Acar gradata</i> | 0.38 | 0.16 | 3.92 | 51.84 | <i>Striostrea prismatica</i> | 0.30 | 0.35 | 3.95 | 56.53 |
| <i>Chama echinata</i> | 0.18 | 0.22 | 3.47 | 55.31 | <i>Chama echinata</i> | 0.18 | 0.27 | 3.87 | 60.40 |
| <i>Isognomon janus</i> | 0.24 | 0.26 | 3.44 | 58.75 | <i>Isognomon janus</i> | 0.24 | 0.24 | 3.21 | 63.61 |
| <i>Chione subimbricata</i> | 0.06 | 0.24 | 3.01 | 61.76 | <i>Acar gradata</i> | 0.38 | 0.16 | 2.95 | 66.56 |
| <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.22 | 0.19 | 2.88 | 64.63 | | | | | |
| Dis. Prom. = 79.12% | IV | LP | | | Dis. Prom. = 79.16% | CM | OA | | |
| <i>Brachidontes semilaevis</i> | 1.10 | 1.15 | 10.03 | 10.03 | <i>Brachidontes semilaevis</i> | 0.96 | 1.56 | 12.95 | 12.95 |
| <i>Acar rostrae</i> | 0.67 | 0.54 | 8.20 | 18.23 | <i>Arcopsis solida</i> | 1.14 | 0.53 | 9.01 | 21.96 |
| <i>Lithophaga aristata</i> | 0.72 | 0.69 | 8.17 | 26.40 | <i>Lithophaga aristata</i> | 0.39 | 0.61 | 7.98 | 29.94 |
| <i>Carditamera affinis</i> | 0.65 | 0.70 | 7.35 | 33.76 | <i>Carditamera affinis</i> | 0.59 | 0.56 | 7.15 | 37.09 |
| <i>Arcopsis solida</i> | 0.52 | 0.64 | 7.09 | 40.85 | <i>Acar rostrae</i> | 0.63 | 0.40 | 6.17 | 43.27 |
| <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.19 | 0.59 | 4.45 | 45.30 | <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.22 | 0.39 | 4.85 | 48.11 |
| <i>Chione subimbricata</i> | 0.24 | 0.15 | 4.20 | 49.50 | <i>Striostrea prismatica</i> | 0.30 | 0.35 | 4.10 | 52.22 |
| <i>Striostrea prismatica</i> | 0.29 | 0.35 | 4.17 | 53.68 | <i>Ostrea conchaphila</i> | 0.16 | 0.34 | 3.87 | 56.09 |
| <i>Plicatula anomioides</i> | 0.21 | 0.41 | 3.90 | 57.57 | <i>Plicatula anomioides</i> | 0.44 | 0.08 | 3.58 | 59.66 |
| <i>Isognomon janus</i> | 0.26 | 0.24 | 2.75 | 60.32 | <i>Isognomon janus</i> | 0.24 | 0.23 | 3.20 | 62.86 |
| <i>Corbula marmorata</i> | 0.18 | 0.04 | 2.67 | 62.99 | <i>Acar gradata</i> | 0.38 | 0.15 | 3.18 | 66.04 |
| <i>Ostrea conchaphila</i> | 0.24 | 0.22 | 2.51 | 65.50 | | | | | |
| Dis. Prom. = 79.19% | IV | OA | | | Dis. Prom. = 79.98% | LP | OA | | |
| <i>Brachidontes semilaevis</i> | 1.10 | 1.56 | 12.05 | 12.05 | <i>Brachidontes semilaevis</i> | 1.15 | 1.56 | 13.74 | 13.74 |
| <i>Lithophaga aristata</i> | 0.72 | 0.61 | 8.29 | 20.34 | <i>Lithophaga aristata</i> | 0.69 | 0.61 | 7.36 | 21.10 |
| <i>Acar rostrae</i> | 0.67 | 0.40 | 7.70 | 28.04 | <i>Arcopsis solida</i> | 0.64 | 0.53 | 7.36 | 28.46 |
| <i>Carditamera affinis</i> | 0.65 | 0.56 | 7.27 | 35.31 | <i>Carditamera affinis</i> | 0.70 | 0.56 | 6.78 | 35.24 |
| <i>Arcopsis solida</i> | 0.52 | 0.53 | 6.32 | 41.63 | <i>Acar rostrae</i> | 0.54 | 0.40 | 5.93 | 41.17 |
| <i>Striostrea prismatica</i> | 0.29 | 0.35 | 4.15 | 45.78 | <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.59 | 0.39 | 5.67 | 46.84 |
| <i>Ostrea conchaphila</i> | 0.24 | 0.34 | 4.02 | 49.80 | <i>Striostrea prismatica</i> | 0.35 | 0.35 | 4.46 | 51.30 |
| <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.19 | 0.39 | 3.65 | 53.45 | <i>Ostrea conchaphila</i> | 0.22 | 0.34 | 4.26 | 55.56 |
| <i>Chione subimbricata</i> | 0.24 | 0.04 | 3.21 | 56.66 | <i>Plicatula anomioides</i> | 0.41 | 0.08 | 3.31 | 58.87 |
| <i>Isognomon janus</i> | 0.26 | 0.23 | 3.09 | 59.75 | <i>Chione subimbricata</i> | 0.15 | 0.04 | 3.25 | 62.12 |
| <i>Lithophaga plumula</i> | 0.10 | 0.23 | 2.50 | 62.25 | <i>Lithophaga plumula</i> | 0.12 | 0.23 | 2.97 | 65.09 |
| <i>Chama echinata</i> | 0.22 | 0.15 | 2.35 | 64.60 | | | | | |

Cuadro 4B. Análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) de los ambientes de la bahía de Mazatlán. IS = intermareal superior; II = intermareal inferior; SS = submareal somero; AP = abundancia promedio; %CD = porcentaje de contribución a la disimilitud; %CAD = contribución acumulada a la disimilitud; Dis. Prom. = disimilitud promedio entre ambientes.

| | AP | AP | %CD | %CAD | | AP | AP | %CD | %CAD |
|--------------------------------|-----------|-----------|-------|-------|--------------------------------|-----------|-----------|-------|-------|
| Dis. Prom. = 71.98% | IS | II | | | Dis. Prom. = 84.53% | IS | SS | | |
| <i>Brachidontes semilaevis</i> | 1.68 | 1.94 | 18.29 | 18.29 | <i>Brachidontes semilaevis</i> | 1.68 | 0.21 | 15.16 | 15.16 |
| <i>Arcopsis solida</i> | 0.96 | 0.84 | 9.94 | 28.23 | <i>Arcopsis solida</i> | 0.96 | 0.44 | 8.39 | 23.55 |
| <i>Carditamera affinis</i> | 0.55 | 0.85 | 7.27 | 35.50 | <i>Lithophaga aristata</i> | 0.46 | 0.66 | 7.71 | 31.26 |
| <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.34 | 0.66 | 6.75 | 42.25 | <i>Carditamera affinis</i> | 0.55 | 0.50 | 7.08 | 38.34 |
| <i>Acar rostrae</i> | 0.41 | 0.67 | 6.63 | 48.88 | <i>Acar rostrae</i> | 0.41 | 0.59 | 6.05 | 44.39 |
| <i>Lithophaga aristata</i> | 0.46 | 0.67 | 5.93 | 54.80 | <i>Striostrea prismatica</i> | 0.38 | 0.17 | 4.30 | 48.69 |
| <i>Striostrea prismatica</i> | 0.38 | 0.45 | 5.91 | 60.71 | <i>Plicatula anomioides</i> | 0.31 | 0.25 | 3.64 | 52.33 |
| <i>Ostrea conchaphila</i> | 0.29 | 0.38 | 4.75 | 65.46 | <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.34 | 0.08 | 3.51 | 55.83 |
| | | | | | <i>Acar gradata</i> | 0.34 | 0.10 | 3.33 | 59.16 |
| | | | | | <i>Chione subimbricata</i> | 0.09 | 0.23 | 3.11 | 62.27 |
| | | | | | <i>Ostrea conchaphila</i> | 0.29 | 0.07 | 2.96 | 65.23 |
| Dis. Prom. = 85.28% | II | SS | | | | | | | |
| <i>Brachidontes semilaevis</i> | 1.94 | 0.21 | 16.70 | 16.70 | | | | | |
| <i>Arcopsis solida</i> | 0.84 | 0.44 | 7.49 | 24.19 | | | | | |
| <i>Lithophaga aristata</i> | 0.67 | 0.66 | 7.40 | 31.59 | | | | | |
| <i>Carditamera affinis</i> | 0.85 | 0.50 | 7.38 | 38.97 | | | | | |
| <i>Acar rostrae</i> | 0.67 | 0.59 | 6.55 | 45.52 | | | | | |
| <i>Brachidontes adamsianus</i> | 0.66 | 0.08 | 5.72 | 51.24 | | | | | |
| <i>Striostrea prismatica</i> | 0.45 | 0.17 | 4.64 | 55.88 | | | | | |
| <i>Ostrea conchaphila</i> | 0.38 | 0.07 | 3.56 | 59.44 | | | | | |
| <i>Plicatula anomioides</i> | 0.31 | 0.25 | 3.43 | 62.87 | | | | | |
| <i>Isognomon janus</i> | 0.35 | 0.16 | 3.15 | 66.02 | | | | | |

CAPÍTULO III

ANÁLISIS EN MULTI-ESCALAS ESPACIALES DE LA DIVERSIDAD DE BIVALVOS DE BAHÍA DE MAZATLÁN, MÉXICO

RESUMEN

La bahía de Mazatlán (23°N-106°O) se considera como el límite norte de la mayor riqueza de bivalvos infaunales y epifaunales del Pacífico oriental tropical. Los estudios previos sobre moluscos realizados en la bahía, han reportado 132 especies de bivalvos en conjunto, corroborándose como una región de alta riqueza de especies. Este trabajo tuvo como objetivo cuantificar las variaciones de los patrones de la diversidad en las diferentes escalas espaciales, así como en cual escala la renovación de las especies de bivalvos contribuye más a la diversidad total de la bahía. Para ello se realizaron particiones aditivas y multiplicativas para la descomposición de la diversidad α , β y γ en cuatro localidades de dos ambientes (intermareal y submareal somero) de la bahía. La efectividad del esfuerzo de muestreo se evaluó con curvas de acumulación de especies, que revelaron una representatividad promedio de 74% en las localidades del intermareal, 70% del submareal somero, y en los ambientes 75% en el intermareal y 81% en submareal somero. Se encontró que el 30% de las especies fueron especies singletons y únicas, y un 14% de especies doubletons y duplicadas. Se registraron 19,848 individuos representados por 27 familias y 77 especies de bivalvos. Las familias con mayor riqueza de especies en ambos ambientes fueron Mytilidae, Veneridae, Corbulidae y Semelidae. Las especies más abundantes en el intermareal fueron *Brachidontes semilaevis*, *B. adamsianus*, *Arcopsis solida*, *Lithophaga aristata* y *Acar rostrata*, las cuales representan el 92% del total de individuos en este ambiente. En el submareal somero fueron *Lithophaga aristata*, *Acar rostrata*, *Brachidontes semilaevis* y *Carditamera affinis*, constituyendo, el 48% del total de individuos. Las particiones de la diversidad reflejaron la distribución de las especies comunes, dominantes y raras entre las escalas espaciales de la bahía. Las particiones aditivas mostraron que la diversidad de renovación entre localidades y entre ambientes contribuyó más a la diversidad total de los bivalvos. En las particiones multiplicativas de las localidades de ambos ambientes la mayor riqueza se encontró en las escalas más grandes (β_1). Las diversidades verdaderas en las localidades y en los ambientes revelaron una evidente disminución de las especies abundantes y muy abundantes de las escalas dentro del cuadrante (α) a entre cuadrantes y entre localidades (β_1 , β_2). La heterogeneidad que presenta los hábitats en la bahía es un factor importante para mantener la alta riqueza de especies y el alto porcentaje de diferentes formas de vida de los individuos. La diversidad de renovación (β_1 y β_2) es la escala más importante que soporta la diversidad total (γ) de la bahía.

Palabras clave. Bivalvia, escalas espaciales, partición aditiva, partición multiplicativa, Sinaloa.

ABSTRACT

Mazatlan Bay (23°N-106°W) is considered the northern boundary of the greatest species richness of the infaunal and epifaunal bivalve mollusks fauna of the tropical eastern Pacific. Previous studies conducted on the bivalves of the bay have reported 132 species, confirming that the bay is part of a region with high species richness. This work aimed to quantify the changes in the patterns of diversity of species of bivalves at different spatial scales and to determine which scale contributes more to the renovation of the total diversity of the bay. Additive and multiplicative partitions for the decomposition of the α diversity, β and γ in four locations and two environments (intertidal and shallow subtidal) of bay were performed. The effectiveness of the sampling effort was evaluated using accumulation curves of species. These curves revealed an average representation of 74% in intertidal of the localities, 70% in the shallow subtidal of the localities, and 75% in the intertidal environment and 81% in shallow subtidal environment. Rarity was characterized by 30% of singleton and unique species and unique species, and 14% of doubletons and duplicate species. A total of 19.848 individuals included in 27 families and 77 species of bivalves were recorded. Families with highest species richness in both environments were Mytilidae, Veneridae, corbulidae and semelidae. The most abundant species in the intertidal were *Brachidontes semilaevis*, *B. adamsianus*, *Arcopsis solida*, *Lithophaga aristata* and *Acar rostrae*, which represent 92% of individuals in this environment. In the shallow subtidal the most abundant were *Lithophaga aristata*, *Acar rostrae*, *Brachidontes semilaevis* and *Carditamera affinis*, constituting 48% of all individuals. Partitions of diversity reflected the distribution of common, dominant and rare species between the spatial scales of the bay. The additive partitioning showed that the diversity of renewal between locations and between environments contributed more to the total diversity of bivalves. In multiplicative partitions of the localities of both environments the greatest species richness was found in the larger scales (β_1). The real diversities in the localities and in the environments showed a clear decrease of the abundant and very abundant species from the smaller (α) to the larger (β_1 , β_2) scales. The spatial variability of the different habitats of the bay is an important to maintain the high species richness and the high percentage of different life forms found in the bay. The diversity of renewal (β_1 and β_2) is the most important scale that supports the total diversity (γ) of Mazatlán Bay.

Keywords. Bivalvia, spatial scales, additive diversity partition, multiplicative diversity partition, Sinaloa.

INTRODUCCIÓN

En los últimos años, los análisis de la biodiversidad han aumentado considerablemente en numerosas áreas geográficas (Magurran 2004), lo que ha permitido estimar la contribución de los componentes de la biodiversidad desde escalas locales (de centímetros a decenas de metros) hasta regionales (de cientos a miles de metros) (Halffter 1998; Nogués-Bravo 2003; Zajac *et al.* 2013). Esta información ha sido fundamental para las estrategias de manejo y conservación de múltiples zonas naturales (Stohlgren *et al.* 1995; Gering *et al.* 2003; Hui-Ping *et al.* 2007; Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2011).

La riqueza de especies es una de las medidas de la biodiversidad más utilizadas, ya que es el resultado de diferentes procesos biogeográficos, interacciones biológicas y de condiciones ambientales particulares de la escala espacial o temporal estudiada (Gray, 2000). Por ello los análisis de tipo “multiescala” han incrementado desde hace dos décadas para poder conocer los patrones de la variación espacio-temporal de la diversidad de especies (Gering *et al.* 2003). Se reconocen diferentes niveles de la diversidad en los ensamblajes naturales: diversidad alfa (α), beta (β) y gama (γ) (Jurasinski *et al.* 2009). La diversidad α y γ corresponden a la diversidad de inventarios de una escala particular en un tiempo y espacio determinado. Así que la diversidad α puntual corresponde a la registrada dentro de una muestra (α_m), o bien dentro de un hábitat (α_h), mientras que la diversidad γ es aquella dentro de un paisaje que integra diferentes hábitats (Magurran 2004). La diversidad de inventario se complementa con la diversidad de diferenciación o diversidad β – también llamada tasa de renovación, recambio o reemplazo de especies –, que es, el cambio en la distribución relativa de la riqueza de especies a través de las escalas o niveles de la diversidad de inventario (Magurran 2004). Esto es el cambio en la composición y abundancia de especies entre muestras (diversidad β_m), o bien entre hábitats (diversidad β_h) (Lande 1996; Jurasinski *et al.* 2009).

Los métodos más comunes para medir la biodiversidad son la partición multiplicativa (Whittaker 1960) y la partición aditiva (MacArthur *et al.* 1966; Lande 1996). Estas son herramientas útiles para cuantificar las variaciones espaciales o temporales de la diversidad de especies, en múltiples escalas (Veech y Crist 2010). La

partición multiplicativa de Whittaker (1960) enlaza la diversidad β a los otros componentes de la biodiversidad (α y γ) a través de un modelo multiplicativo (Ricotta 2005). La partición multiplicativa es la relación entre los valores medios de las diversidades α y β : $\gamma = \bar{\alpha} \cdot \beta$, donde el valor recíproco de esta ecuación se explica como la proporción de la riqueza de especies encontrada en una muestra promedio e indirectamente mide la similaridad en la composición de especies (Jurasinski *et al.* 2009). En cambio, la partición aditiva describe los cambios en la riqueza o diversidad de especies en escalas espaciales y/o temporales (Gering *et al.* 2003). La diversidad γ , dividida de manera aditiva en dos componentes (α y β) como: $\gamma = \bar{\alpha} + \beta$, puede medir la riqueza de especies o los índices de diversidad dentro y entre comunidades (Lande 1996; Loreau 2000). Una de las ventajas de este modelo es que proporciona información en la contribución de los procesos a nivel local y a grandes escalas. Indica también en cual escala tiene más influencia estos procesos (cambios) sobre la diversidad β , lo que ayuda a medir la diversidad en los diferentes niveles de organización (Lande 1996; Crist *et al.* 2003; Hui-Ping *et al.* 2007). Por ello, estos modelos aditivos y multiplicativos son técnicas apropiadas para la evaluación de la diversidad inventario y diferenciación a través de múltiples escalas (Jurasinski *et al.* 2009).

Recientemente, Jost (2006) propuso el término “diversidad verdadera” que utiliza como unidades las “especies efectivas” como equivalente de los valores de los índices tradicionales de diversidad, como el índice de diversidad de Shannon (H') y el de dominancia de Simpson (λ) que no mide la diversidad de especies sino la entropía (probabilidad). Lo cual genera problemas ya que sus unidades de medición son complicadas, por lo que puede dificultar la evaluación de cuánto cambia la diversidad entre sitios, localidades o regiones. Sin embargo, si se realiza la conversión al número de especies efectivas podremos unificar e intuir la interpretación de la diversidad. El índice de Simpson indica cuantas especies comunes son dominantes en las escalas, mientras que el índice de Shannon refleja el patrón de las especies raras y comunes. Estos índices deben ser usados con la riqueza de especies; de esta manera se logra un mejor entendimiento de cómo las especies raras y comunes contribuyen a la diversidad total de una región (Gering *et al.* 2003). Los números equivalentes de los índices de diversidad corresponden a la diversidad del “orden q ”, éste indica la sensibilidad a las especies

comunes o raras, i.e. la diversidad $q = 0$ (orden cero) atañe a la riqueza de especies, $q = 1$ corresponde al exponencial de la entropía de Shannon (e^H), $q = 2$ pertenece al recíproco del índice de Simpson ($1/\lambda$). Estos valores de “ q ” se conocen comúnmente como los números de Hill (Jost 2006).

El método de partición aditiva de la diversidad ha sido continuamente utilizado y en algunos casos también se han usado los índices de diversidad de Shannon y Simpson, para explicar la diversidad entre múltiples escalas de grupos taxonómicos como escarabajos (Gering y Crist 2002; Crist *et al.* 2003; Gering *et al.* 2003), mariposas y aves (Fleishman *et al.* 2003), macroinvertebrados acuáticos (Stendera y Johnson 2005; Josefson 2009), mariposas (Summerville y Crist 2005; Crist y Veech 2006), artrópodos y plantas (Clough *et al.* 2007), bosques de castaños (Hui-Ping *et al.* 2007), plantas vasculares (Wagner *et al.* 2000; Klimek *et al.* 2008), pteridofitas y espermatofitas (Chiarucci *et al.* 2010), arrecifes rocosos (Zvuloni *et al.* 2010) y peces de arrecife de coral (Belmaker *et al.* 2008; Rodríguez-Zaragoza y Arias González 2008; Galván-Villa 2010; Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2011; Acosta-González *et al.* 2013). Recientemente, algunos trabajos han utilizado las particiones aditivas, multiplicativas y los números de Hill (orden q) como métodos complementarios para explicar el patrón de diversidad de bosques templados (Chandy *et al.* 2006) y de invertebrados bentónicos estuarinos (Zajac *et al.* 2013).

Aunque estos métodos han sido empleados para diversos grupos biológicos aún no se han realizado estudios con moluscos marinos, un grupo de invertebrados importante por su abundancia y la diversidad de especies encontrada en muchos ecosistemas. En el caso de los trabajos de investigación sobre moluscos marinos es frecuente que aborden la diversidad de éstos a nivel de hábitat y/o local, tal como se ha descrito en los trabajos realizados en la bahía de Mazatlán (Parker 1963; Orozco-Romo 1980; Arreguín-Romero 1982; Sánchez-Vargas 1984; Olabarría *et al.* 2001; Camacho-Montoya *et al.* 2007; Vega *et al.* 2008; Rendón-Díaz 2010). Esta bahía tiene una importancia biológica significativa porque al encontrarse al sur del golfo de California. Presenta especies características del Pacífico tropical mexicano y del golfo de California con afinidad subtropical. Además tiene la particularidad de la variación de periodos cálidos y templados, lo cual favorece

condiciones adecuadas para el desarrollo de ensamblajes marinos con características de las subprovincias biogeográficas adyacentes del golfo de California y la Mexicana (Brown y Lomolino 1998).

La región donde se localiza la bahía de Mazatlán (23°N-106°O) se considera como el límite norte de riqueza alta de bivalvos de hábitos infaunales y epifaunales del Pacífico nororiental (Roy *et al.* 2000), como se ha comprobado con los estudios previos sobre moluscos realizados en la bahía, en los ambientes intermareales y submareales los cuales han reportado 83 especies de bivalvos en conjunto (Parker 1963; Orozco-Romo 1980; Arreguín-Romero 1982; Sánchez-Vargas 1984; Olabarria *et al.* 2001; Álvarez-Romo *et al.* 2007; Camacho-Montoya *et al.* 2007; Vega *et al.* 2008; Rendón-Díaz 2010). Un estudio reciente sobre el ensamblaje de bivalvos en la Bahía de Mazatlán reportó 89 especies, lo que actualizó el inventario de bivalvos a 132 especies y corroboró que esta bahía es un ecosistema con una riqueza y una composición de especies altas (Esqueda-González *et al.* 2014; ver Anexo A). Estos estudios señalan la importancia de la diversidad de bivalvos en la bahía. Sin embargo, estos trabajos no permiten identificar en cuales escalas contribuyen más a la diversidad β .

Por lo anterior, este estudio analizó los patrones de diversidad de bivalvos en diferentes escalas espaciales, para conocer en cuál es la contribución de los componentes de la diversidad y en qué escala es más importante el recambio de especies. Esto se hizo a través de dos ambientes característicos de la bahía (intermareal y submareal somero) y en cuatro localidades. Se utilizaron particiones aditivas y multiplicativas para descomponer la diversidad γ en sus diferentes componentes α y β a través de múltiples escalas espaciales, considerando la riqueza de especies y las diversidades verdaderas o números de Hill (q_0 , q_1 y q_2). Estos métodos se usaron de manera complementaria para explicar el patrón de distribución de los bivalvos en bahía de Mazatlán. Esto proporcionará un conocimiento más amplio de la ecología de los bivalvos en esta bahía, y ayudará a fortalecer estudios futuros sobre la conservación de su diversidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La bahía de Mazatlán se localiza al sur del estado de Sinaloa (23°15'-23°11' LN, 106°29'-106°25' LO) (Figura A). Para mayor detalle de las características de la bahía, ver la sección de área de estudio.

Trabajo de Campo. Se llevaron a cabo cuatro campañas de muestreo y recolecta de cinco días cada una en los meses de diciembre del año 2008 y durante marzo, junio y agosto del 2009. Se establecieron cuatro localidades, representadas por playas rocosas expuestas y protegidas a la acción del oleaje, además de la zona submareal somera adyacente a estas playas. Las localidades fueron: 1) Olas Altas (OA), 2) Los Pinos (LP), 3) Casa del Marino (CM), 4) Isla Venados (IV) (para más detalle de las características de las localidades ver sección área de estudio).

Se consideraron dos ambientes en cada localidad, el intermareal y submareal somero (adyacente de cada playa). Los muestreos se realizaron mediante cuadrantes por transecto (English *et al.* 1997). En cada localidad se colocaron dos transectos réplica de 15 m de longitud cada uno paralelos a la línea de costa. En cada transecto se recolectaron los moluscos encontrados entre 2 y 4 ($\bar{x}=3$) cuadrantes de 1 m por 0.50 m (0.5 m²), colocados en las posiciones 5, 10 y 15 m a lo largo del transecto. En el submareal somero se realizaron inmersiones con equipo SCUBA a profundidades de entre 3 y 10 m. El esfuerzo de muestreo total en el intermareal fue de 43 transectos y 126 cuadrantes (63 m²), y en el submareal somero 30 transectos y 89 cuadrantes (44.5 m²) (Anexo C, Cuadro 1C). Todos los individuos recolectados dentro de los cuadrantes fueron trasladados al laboratorio para ser fijados y conservados con alcohol al 10% para su posterior análisis.

Trabajo de laboratorio. En este trabajo se consideraron únicamente los especímenes recolectados vivos. Las rocas recolectadas se fragmentaron para buscar especies endolíticas y la arena se tamizó para encontrar las infaunales mayores de 4 mm. Se realizó una inspección minuciosa en busca de bivalvos mediante raspados en la superficie de las rocas. Se utilizó un microscopio estereoscópico para la revisión del sustrato suave (arena) y de las fracciones de sustrato duro en busca de especímenes de < 10 mm y para

su determinación taxonómica. La identidad taxonómica fue determinada con la ayuda de los trabajos de Keen (1971), Morris (1980) y Coan y Valentich-Scott (2012). Se estableció una colección de referencia con toda la información curatorial, la cual fue depositada en el Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura (LEMA) del Departamento de Ecología de la Universidad de Guadalajara, México.

Análisis de los datos.

Curvas de acumulación de especies. Para la evaluación de la efectividad del esfuerzo de muestreo se realizaron curvas de acumulación de especies. Las proyecciones se basaron en especies observadas utilizando el número de especies por cuadrante. La riqueza esperada se calculó mediante los estimadores no paramétricos Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2. Además, la riqueza de especies se comparó entre las localidades por ambiente con rarefacciones basadas en el número de individuos, donde se estimaron los intervalos de confianza superior e inferior al 95%. Las curvas se construyeron con 10,000 iteraciones sin remplazo basados en las muestras y número de individuos para cada ambiente y localidad, además se estimó la rareza biológica (singletons y doubletons) y rareza ecológica (especies únicas y duplicadas), empleando el programa EstimateS V8 (Colwell 2006).

Diseño de muestreo. Para la evaluación de la diversidad de inventario y diversidad de renovación de los bivalvos en los ambientes se utilizaron dos diseños, uno para el intermareal y otro para submareal somero. Considerando el criterio espacial cada diseño de muestreo jerárquico anidado consistió en dos niveles: **1)** representado por los cuadrantes correspondiendo a la escala más fina (0.50 m²), **2)** los cuadrantes se anidaron a las playas rocosas (63 m²) y/o el bentos del submareal somero (44.5 m²). Se realizó de igual forma el modelo de muestreo jerárquico anidado para cada localidad en cada ambiente, considerando una escala constituida por los cuadrantes (Figura III.1.).

Diversidad de inventario (α y γ) y de renovación (β). Se examinó la diversidad de la siguiente manera: nivel 1, diversidad dentro de los cuadrantes (α_1) y diversidad de renovación entre los cuadrantes (β_1); nivel 2, diversidad dentro de las localidades (α_2) y diversidad de renovación entre las localidades (β_2); y la diversidad dentro de la bahía de Mazatlán (γ) (Figura III.1).

Partición de la diversidad. Se utilizó la partición aditiva de la diversidad para la descomposición de la diversidad total (γ) de los bivalvos dentro de sus diferentes componentes de la diversidad α y β a través de múltiples escalas espaciales (Lande 1996; Magurran 2004; Jurasinski *et al.* 2009). Para la partición multiplicativa se utilizaron los índices de diversidad verdadera, esto es, el orden $q=0$ para la riqueza de especies, además de $q=1$ para tasar la influencia de las especies abundantes y $q=2$ para las especies muy abundantes. Todos los componentes de la diversidad (α , β y γ) se basaron en la riqueza de especies en cada escala espacial (Gering *et al.* 2003; Chandy *et al.* 2006). Los índices de Shannon (H') y de Simpson (λ) se representaron como $q=1$ y $q=2$ respectivamente, esto es, $q1 = e^{H'}$ (i.e. N_1) y $q2 = 1/\lambda$ (i.e. N_2) con la finalidad de comparar la riqueza ($q0$) con el número de especies abundantes ($q1$) y el número de especies muy abundantes ($q2$) (Hill 1973; Chandy *et al.* 2006; Jost 2006). La riqueza de especies y los índices de Shannon y de Simpson como medidas de la diversidad pueden dividirse de sus componentes ya que son estrictamente cóncavos, esto significa que el valor total de esa medida para un conjunto agrupado de las comunidades es igual o superior a la media de la diversidad dentro de las comunidades (Lande 1996). La conversión de estos índices a diversidades verdaderas no pierde la concavidad (Ricotta 2005; Veech y Crist 2010). Se usó el programa PARTITION v.3 (Crist *et al.* 2003), para realizar la partición de la riqueza observada y esperada en un diseño desbalanceado. Los modelos nulos se construyeron con 10,000 combinaciones, usando aleatorizaciones basadas en individuos por nivel jerárquico espacial (Crist *et al.* 2003). Las probabilidades obtenidas de las pruebas aleatorias se interpretaron como pruebas de significancia paramétricas (valores de p). La ventaja de las pruebas aleatorias es que conservan el tamaño de cada muestra y la abundancia total de cada especie (Gering *et al.* 2003).

RESULTADOS

Se registraron 19,848 individuos representados por 27 familias y 77 especies de bivalvos. En el ambiente intermareal se obtuvieron 60 especies y 61 en el submareal somero con 18,425 y 1,423 individuos respectivamente (Anexo C, Cuadro 2C). Las familias con

mayor riqueza de especies en ambos ambientes fueron Mytilidae (mejillones), Veneridae (almejas roñosas), Corbulidae (corbulas) y Semelidae (semélidos), casi el 50% de las familias contenía una sola especie. Además, cuatro familias fueron exclusivas de un ambiente, todas representadas por una especie: Cardiidae (*Laevicardium substriatum*) y Donacidae (*Donax gracilis*) en el intermareal y Phadidae (*Parapholas calva*) y Gastrochaenidae (*Lamychaena truncata*) en el submareal somero.

Por ambiente, el intermareal registró ocho especies exclusivas y el submareal diez. Las especies más abundantes en el intermareal fueron *Brachidontes semilaevis* (12,346 individuos), *Brachidontes adamsianus* (2,199), *Arcopsis solida* (1,141), *Lithophaga aristata* (937) y *Acar rostrata* (306), estas especies representan el 92% del total de individuos en este ambiente. En el submareal somero las especies con mayor número de individuos fueron *Lithophaga aristata* con 318, *Acar rostrata* con 144, *Brachidontes semilaevis* con 142 y *Carditamera affinis* con 90, las cuales constituyen 48% del total de individuos. La distribución de la rareza biológica entre las familias se caracterizó por un porcentaje alto de especies singletons y doubletons. Por su parte, las especies únicas y duplicadas (rareza ecológica) fueron encontradas mayormente en las familias Tellinidae (telinas), Veneridae, Semelidae, Mytilidae, Crassatellidae (crasatelinas) y Ungulinidae (diplodontas) para ambos ambientes (Anexo C, Cuadro 2C).

Curvas de acumulación y rareza de especies

Localidades del intermareal. Las curvas de acumulación de especies mostraron un esfuerzo de muestreo representativo en las localidades Olas Altas y Casa del Marino del intermareal con valores de los estimadores no paramétricos Chao 1 y 2 de 82 a 96%, y con Jackknife 1 y 2 del 73 a 82%. La Isla Venados obtuvo una representatividad intermedia de 69 a 76% con los cuatro estimadores, mientras que Los Pinos se consiguió una baja representatividad que osciló de 69% estimación de Jackknife 1 a 45% de Chao 1 ((Anexo C, Figura 1C (a-d)).

Localidades del submareal somero. En el submareal somero, las curvas de acumulación tienen una evidente tendencia hacia la asíntota en casi todas las localidades, con excepción de Casa del Marino con el estimador Chao 1 (52%). No obstante, los demás

estimadores alcanzaron una representatividad de 78 a 89% para Chao 1 y 2, y de 68 a 79% para Jackknife 1 y 2. En este ambiente, Isla Venados obtuvo una representatividad baja de 57 a 72% ((Anexo C, Figura 2C (a-d)). Las localidades del intermareal y submareal somero con baja representatividad de esfuerzo de muestreo coincidieron con el porcentaje alto de rareza biológica y ecológica encontradas en esos mismos sitios (Anexo C, Figuras 1C, 2C (e-h)).

Ambientes. Las curvas de acumulación de especies del intermareal y submareal somero mostraron una sensible evidencia hacia la asíntota ((Anexo C, Figura 3C (a, c)). En ambos ambientes el esfuerzo de muestreo fue suficiente de acuerdo a los valores de los estimadores no paramétricos (Chao 1 y 2 y Jackknife 1 y 2), se obtuvo una representatividad del 67 a 79% en el intermareal y de 71 a 86% en el submareal. La abundancia de bivalvos se caracterizó por un porcentaje alto de singletons y únicas, que representaron ~30% del total de las especies. Además, las especies doubletons y duplicadas tuvieron aproximadamente el 14% de representatividad en el ensamblaje del bivalvos en ambos ambientes (Anexo C, Figura 3C (b, d)).

Rarefacciones. En el intermareal, la localidad de Casa del Marino presentó diferencias importantes con el resto de las localidades debido a su menor número de especies (27) y mayor abundancia (5,586 individuos) (Anexo C, Figura 4C). En el submareal somero, las curvas de rarefacción evidenciaron que la menor abundancia se registró en Olas Altas (221 individuos). La riqueza total de especies correspondiente en cada localidad fue de 38 especies en Isla Venados, Casa del Marino con 27, Los Pinos y Olas Altas con 24 (Anexo C, Figura 5C). Los dos ambientes presentaron marcadas diferencias en cuanto el número total de individuos, aunque la riqueza de especies fue similar. Para el submareal somero se registraron 1,423 individuos y 61 especies, y en el intermareal 18,425 individuos y 60 especies. Cuando se estandarizó la curva de rarefacción del intermareal a 1,423 individuos se registran 23 especies, el cual corresponde solo el 38% del total de especies colectadas en este ambiente.

Particiones de la diversidad

Localidades del intermareal. Las particiones aditivas de las localidades en el ambiente intermareal presentaron un patrón similar en la estimación de la diversidad α_1 y de la diversidad β_1 al nivel de cuadrantes. Los valores α_1 no presentaron diferencias significativas con lo estimado ($p > 0.0001$). En cambio, la diversidad β_1 entre cuadrantes fue el componente que contribuyó más a la riqueza total de las localidades y se encontró que la renovación de especies fue similar entre ellas (Figura III.2). Por otra parte, la partición multiplicativa de q_0 (riqueza total de especies) evidenció que la diversidad α_1 también presentó el mismo patrón que la partición aditiva. Las tasas de renovación de especies entre cuadrantes (diversidad β_1) si presentaron diferencias significativas entre lo observado y esperado por azar, donde los valores observados de β_1 fueron mayores que los esperados. Los valores más altos de la diversidad β_1 se encontraron en Isla Venados y Los Pinos (Figura III.2). De igual manera, la partición de los índices q_1 y q_2 evidenciaron que el mayor número de especies abundantes y muy abundantes (dominantes) están en Isla Venados (5 y 9 especies, respectivamente) y Los Pinos (6 y 9 especies, respectivamente), las cuales ostentaron los valores más altos de diversidad β_1 , la cual si presentó diferencias significativas con el componente esperado en los modelos nulos (Figura III.2; Anexo C, Cuadro 3C).

Localidades del submareal somero. En el submareal somero, las particiones aditivas al nivel de localidad mostraron que la diversidad β_1 fue el componente más importante, la cual si fue estadísticamente diferente de los valores esperados, donde β_1 observada fue mayor que la estimada. La mayor renovación de especies entre cuadrantes se calculó en Isla Venados (Figura III.3). Los resultados de las particiones multiplicativas del índice q_0 indicaron que Isla Venados y Los Pinos tuvieron la mayor tasa de renovación de especies entre cuadrantes, aunque la isla tuvo la mayor riqueza de especies. Por otro lado, la partición de q_1 y q_2 mostraron de igual forma que Isla Venados y Los Pinos tuvieron el mayor número de especies abundantes y muy abundantes. Sin embargo, Los Pinos y Olas altas mostraron la mayor renovación de especies entre cuadrantes para estos grupos de especies (Figura III.3; Anexo C, Cuadro 3C).

Ambientes. Las particiones aditivas de los componentes de la diversidad de inventario y diferenciación mostraron un patrón similar a través de las escalas espaciales de ambos ambientes de bahía Mazatlán (Figura III.4; Anexo C, Cuadro 4C). En estos ambientes, la diversidad α_1 fue más baja que los componentes de la renovación de especies. Además no se encontraron diferencias significativas entre los valores de α_1 observados y esperados por azar. En cambio, las diversidades β_1 (entre los cuadrantes) y β_2 (entre localidades) contribuyeron con ~91% de la diversidad total observada (γ) por ambiente dentro de bahía Mazatlán. Sin embargo sólo la diversidad β_1 de la partición aditiva no tuvo diferencias significativas con los valores estimados por los modelos nulos en ambos ambientes (Figura III.4a, 4e).

Por otro lado, las particiones multiplicativas mostraron también patrones similares entre ambos ambientes en el análisis de q_0 , q_1 y q_2 . El análisis del índice q_0 evidenció que los componentes de la renovación de especies tuvieron una mayor contribución que la diversidad α_1 . La mayor tasa de renovación de especie se encontró en la diversidad β_1 con una tendencia de disminución del número de especies conforme aumenta la escala, esto es, de β_1 a β_2 . La diversidad β observada fue el único componente de la renovación de especies que fue estadísticamente diferente con lo encontrado por aleatoriedad (Figura III.4b, 4f).

El resultado de las particiones de los índices q_1 y q_2 presentaron patrones diferentes en ambos ambientes de la bahía. En el intermareal, la partición de q_1 y q_2 mostraron que ambos índices aportaron cuatro especies abundantes y dos especies muy abundantes, respectivamente. En conjunto, estas especies representaron el 10% de la riqueza total de este ambiente, lo que sugiere que el porcentaje restante corresponde a especies raras. Para el índice q_1 , la diversidad α_1 presentó el componente más importante en términos de la contribución de especies abundantes. Además, no tuvo diferencias significativas con lo estimado en los modelos nulos. En cambio, las diversidades β_1 y β_2 de ambos índices tuvieron una contribución similar con una especie cada una, pero fueron estadísticamente diferentes a los valores de β_1 y β_2 esperados (Figura III.4c, 4d). Esta baja contribución es compensada por un número alto de especies raras, ya que la diversidad β_1 contribuyó con 28 especies, mientras que β_2 con 26 especies.

En el submareal somero, el número total de especies estimadas en la partición de q1 y q2 fueron 20 especies abundantes y 12 especies muy abundantes, respectivamente. Estas especies en conjunto representaron el 52.4% de la riqueza total de especies registradas en la bahía (γ). Las particiones de q1 y q2 mostraron que la diversidad β_1 fue el componente que mayor contribución tuvo para diversidad γ del submareal, con 12 y 7 especies respectivamente. Le siguieron en importancia la diversidad β_2 con cinco especies en q1 y tres especies en el q2. Estos resultados muestran que las diversidades β_1 y β_2 tiene un menor número de especies raras en comparación con las encontradas en el intermareal. Por último, la diversidad α_1 en ambos índices fue el único componente que no tuvo diferencias significativas con lo estimado por aleatoriedad (Figura III.4g, 4h). Estos resultados demostraron también que las especies abundantes y muy abundantes tienden a disminuir conforme incrementó la escala espacial.

DISCUSIÓN

Como es frecuente en los inventarios biológicos, es poco probable registrar todas las especies presentes en una localidad o región. Sin embargo, las curvas de acumulación permiten estimar si el esfuerzo de muestreo fue el adecuado para conseguir todas las especies que deben estar presentes en el área de estudio (Soberón y Llorente 1993). En el caso de los bivalvos de bahía de Mazatlán, las curvas de acumulación de especies no alcanzaron la asíntota, lo que indica que no se registraron todas las especies que, teóricamente se encuentran en los ambientes estudiados. Esto puede deberse al porcentaje alto de especies raras, lo cual está relacionado con sus diferentes formas de vida. Por ejemplo, existe mayor dificultad en recolectar a los miembros de las familias Mytilidae y Ungulinidae de hábitos endolíticos y Tellinidae, Veneridae y Semelidae de hábitos infaunales, lo cual coincide con el porcentaje alto de especies singletons, doubletons, únicas y duplicadas encontradas en estas familias (Anexo C, Cuadro 2C). Otro problema para encontrar las especies raras se debe a que se encuentran en una determinada época del año, por lo que su presencia es muy puntual y no son localizadas aun cuando se realizan esfuerzos de muestreo muy intensos (Bouchet *et al.* 2002). Este es

el caso del presente estudio en el que se realizaron cuatro campañas de muestreo durante un ciclo anual y se recolectaron un gran número de especies raras que no habían sido registradas en la bahía, principalmente dentro y entre las oquedades de los sustratos rocosos. En realidad, la rareza ecológica (únicas y duplicadas) y biológica (singletons y doubletons) presentaron porcentajes muy importantes respecto a la riqueza total de especies. Gastón (2002) señala que la rareza ecológica frecuentemente se asocia con la particularidad del hábitat (i.e. rocoso, arenoso), la amplitud a la tolerancia ambiental y a la capacidad de dispersión de las especies. Por otro lado, se ha observado que cuando el número de especies singletons y únicas son idénticos o similares y los doubletons y duplicates de un sitio o ambiente son también similares, entonces la distribución de estas especies es al azar (Magurran 2004). Esta particularidad de la rareza de especies se observó en bahía Mazatlán, i.e. una tendencia comparable en las proyecciones de la rareza ecológica y biológica entre las localidades del intermareal y submareal somero, y de ambos ambientes posiblemente relacionada con su distribución aleatoria en el fondo marino.

Existe bastante evidencia que demuestra que diferentes factores abióticos afectan la distribución espacial de las poblaciones y de los ensamblajes bentónicos (Downing *et al.* 1985). El estrés causado por la acción del oleaje es un factor importante de disturbio, principalmente en los ambientes intermareal y submareal somero adyacente donde las mareas y los diferentes tipos de corrientes marinas tienen mayor efecto. El transporte de sedimentos depende de la intensidad y de la frecuencia del flujo de corrientes y determina su composición y el tamaño de grano (Gray y Elliot, 2009). De esta manera, la relación entre la acción del oleaje y el tipo de sustrato (i.e., duro o suave), es decir, la hidrodinámica y topografía de una playa, son los principales responsables en determinar la distribución espacial y la composición de las poblaciones y de los ensamblajes bentónicos (Gray 1974 1981; Reineck y Singh 1980; Barros *et al.* 2004; Kleinhans 2005; Porri *et al.* 2006). La distribución vertical de las especies de las costas rocosas varía en respuesta a diferentes factores como la exposición al oleaje, pendiente y el rango de marea (Underwood y Chapman 1996). En bahía de Mazatlán, la composición y la abundancia de las especies demostraron diferencias importantes a través del gradiente intermareal-submareal somero con sustrato rocoso. Ambos ambientes, aunque se

encuentran adyacentes uno del otro, en realidad presentan cambios importantes en sus características fisicoquímicas y de estrés para los organismos residentes. Además, cada localidad de muestreo presenta diferencias relacionadas con su ubicación en la bahía y por sus condiciones topográficas. Por ejemplo, la playa rocosa de Los Pinos se encuentra protegida al acción del oleaje con gran heterogeneidad de hábitats (i.e. áreas arenosas, mantos de macroalgas en la superficie de las rocas, pozas de marea, oquedades y fisuras en las rocas) y fue precisamente en esta playa donde se encontraron el mayor número de singletons (17), representando cerca del 43% del total de las especies (39). Entre estas especies se destacan: *Corbula bicarinata*, *Diplodonta caelatus*, *Kellia suborbicularis*, *Modiolus capax*, *Peryglipia multicostata* y *Petricola linguafelis*, las cuales tienen un hábitat muy característico estrechamente relacionado con condiciones ambientales muy particulares como exposición al oleaje moderada, áreas rocosas con oquedades o fisuras. En contraste, en este ambiente se caracteriza por presentar condiciones extremas y se relacionan con limitantes fisiológicas, ya que muchos invertebrados no son capaces de soportar las temperaturas extremas y cambios en la desecación y salinidad (Levinton 2001). En este estudio, el intermareal estuvo dominado por miembros de la familia Mytilidae, i.e. *Brachidontes semilaevis*, *B. adamsianus* y *Lithophaga aristata* representando el 84% de la abundancia total en este ambiente.

En la región templada-tropical, donde se ubican los arrecifes rocosos del submareal somero de la bahía, estos generalmente son colonizados por algas calcáreas y algunos invertebrados que segregan estructuras calcáreas dominando los arrecifes (Levinton 2001). Esta característica se observó en Isla Venados, donde se registraron 17 singletons correspondiendo al 36% del total de especies (47). Los muestreos se realizaron en la parte más protegida de la isla, con poco oleaje y corrientes, caracterizada por la presencia de extensos arrecifes rocosos y pequeñas estructuras coralinas, con una amplia variedad de microhábitats, que favorecen la rareza biológica registrada en este sitio. En la isla se encontró a *Ctena mexicana*, *Entodesma brevifrons*, *Megapitaria squalida*, *Septifer zeteki* y *Tellina ochracea*.

Los resultados de las particiones muestran diferentes patrones de la diversidad de bivalvos en las localidades y en los ambientes de la bahía. Las especies más abundantes

se distribuyeron en todos los ambientes y localidades, y estas especies influyen principalmente sobre la diversidad α (Crist *et al.* 2003; Gering *et al.* 2003; Chandy *et al.* 2006). En contraste, las mayores rarezas biológica y ecológica fueron encontradas en un solo ambiente y localidad, el intermareal de Los Pinos y el submareal somero de Isla Venados; éstas especies aportan poco a la diversidad α , pero contribuyen significativamente a la diversidad β de todas las escalas espaciales en una región (Zajac *et al.* 2013). Esto se observó con los bivalvos de bahía de Mazatlán, donde la renovación de especies entre cuadrantes (β_1) es la que mayor contribuye en número de especies a la diversidad global de la bahía. Posteriormente, le sigue en importancia la diversidad β_2 entre localidades.

En este trabajo, el uso de las particiones aditiva y multiplicativa de la diversidad permitió tasar con mayor detalle la contribución de los componentes de la diversidad α , β y γ en la bahía. En el modelo aditivo, los componentes de β son medidos en las mismas unidades de la diversidad α y γ , pero el modelo multiplicativo de los componentes de β incorpora una medida inversa de la similitud de la comunidad; estos métodos permiten la descomposición de la diversidad en un diseño jerárquico anidado y ambos modelos pueden ser complementarios en los estudios ecológicos (Ricotta 2005).

En el ambiente intermareal, la partición aditiva mostró que la diversidad α_1 fue muy baja en todas las localidades. Este patrón en las escalas más pequeñas puede deberse al efecto de muestreo, la fragmentación del hábitat, las variaciones de los micro-sitios, o bien, a la tasa de dispersión baja de los organismos (Chandy *et al.* 2006). En el caso de los bivalvos de bahía Mazatlán es posible que se deba a la baja o nula dispersión de estos organismos, ya que, una vez asentados en el sustrato duro quedan fijos a éste, ya sea mediante un biso (i.e. *Arcopsis solida*, *Brachidontes semilaevis*, *Carditamera affinis*) o cementados al sustrato (i.e. *Chama coralloides*, *Plicatula penicillata*) de acuerdo a sus formas de vida. También las especies infaunales y semi-infaunales tienen relativamente poca movilidad debido a su estrecha asociación con determinado tipo de sustrato (Levinton 2001).

La diversidad β_1 fue la que contribuyó más a la diversidad total en las cuatro playas rocosas, aunque estos valores fueron mayores en Los Pinos (32.7), donde se

encontró la mayor riqueza de especies y también la mayor rareza biológica y ecológica. El intermareal de esta localidad presenta grandes heterogeneidad espacial y variedad de microhabitats (i.e. oquedades, pozas de marea, áreas arenosas), además de ser una playa protegida a la acción del oleaje que favorece el establecimiento de formas de vida diferentes como son muchas especies de bivalvos epifaunales, endolíticas e infaunales. Por otro lado, en Casa del Marino se presentaron los valores más bajos de diversidad α y β_1 , relacionados posiblemente relacionados con la alta exposición a la acción del oleaje de esta playa. En esta playa rocosa se encontraron principalmente especies epifaunales y el menor número de especies endolíticas y semi-infaunales de las cuatro playas estudiadas. Es evidente que las diferentes formas de vida de los bivalvos están relacionadas con las características geomorfológicas de su hábitat. Por ejemplo, se ha comprobado que la composición de los ensamblajes de bivalvos de tres atolones de la costa de Belice, así como la mayor frecuencia de determinadas formas de vida y alimentación, están en función del tipo de sedimento y de la exposición al oleaje y corrientes (Hauser *et al.* 2007). En bahía de Mazatlán, las especies epifaunales sujetas al sustrato mediante bisos (*Arca pacifica*, *Acar rostrata*, *Botula cylista*, *Modiolus americanus*) son características de sustratos duros (e.g. rocas y corales pétreos), y las especies endolíticas se encuentran en perforaciones hechas en estos mismos sustratos. De igual manera, las especies semi-infaunales que se alimentan de materia orgánica en suspensión (e.g. *Chione subimbricata* y *Chione undatella*) y están adaptadas a los sustratos suaves de profundidades someras con acción importante del oleaje y corrientes, con excepción de *Timoclea squamosa* la cual es más frecuente en zonas menos expuestas. En las zonas con sedimentos aún más finos y expuestas al oleaje y corrientes, se encuentran especies infaunales como los tellínidos (*Strigilla cicercula*), mientras que los lucínidos como *Ctena mexicana* están restringidos a las zonas más profundas. Además, las especies infaunales alimentadoras de detritus son más abundantes en aguas someras con oleaje fuerte y corrientes desde moderadas a fuertes.

En cuanto a las diversidades verdaderas, la riqueza de especies observada (q_0) dentro de los cuadrantes (α_1) fue más baja que la esperada en todas las playas rocosas, lo cual nos indica un patrón donde los individuos se distribuyeran al azar (Chandy *et al.* 2006). La riqueza aumenta en la renovación de especies entre cuadrantes (β_1) y se

mantiene en las cuatro localidades. Los valores de q_1 y q_2 , fueron siempre más bajos en la escala más fina (dentro de los cuadrantes) y aumentaron en la escala más grande (entre los cuadrantes), lo cual indica que el número de especies abundantes aumentó conforme se incrementa el número de muestras. Además, los valores de q_1 fueron más altos que q_2 en β_1 , lo que sugiere que las especies abundantes o comunes se distribuyen de forma uniforme en esta escala. Considerando las especies abundantes y muy abundantes esperadas, estas corresponderían solamente al mejillón *Brachidontes semilaevis* que contribuye con el 67% de la abundancia total de todas las localidades en el ambiente intermareal.

Las particiones aditivas de Casa del Marino e Isla Venados del submareal somero presentaron la mayor diversidad α_1 en las cuatro localidades, lo cual coincide con la mayor riqueza de especies encontrada en estos sitios. El ambiente bentónico de estas localidades tiene una gran variedad de sustratos (arrecifes rocosos, pequeñas áreas coralinas), con grandes extensiones de macizos rocosos formando pequeños corredores con pequeñas áreas de arena (fina y gruesa) y fragmentos de conchas. Además, la Isla Venados tiene estructuras coralinas pequeñas, esto puede explicar el mayor número de especies encontrada en este sitio. En las escalas pequeñas, la diversidad α_1 contribuye menos a la diversidad total, y ésta es determinada por las diversidades α y β , ambas pueden ser afectadas por factores como la dispersión y la heterogeneidad del hábitat (Stendera y Johnson 2005). En este estudio la diversidad β_1 contribuyó más a la diversidad total en todas las localidades, los valores observados fueron mayores que los esperados en todos los casos, por lo que la heterogeneidad del hábitat influye de forma importante en las especies.

La partición multiplicativa de la riqueza total de especies (q_0), así como de las especies abundantes (q_1) y muy abundantes (q_2) observada, evidenció que, en la escala de la diversidad β_1 fue mayor la tasa de renovación de especies. Si consideramos las especies abundantes y muy abundantes esperadas, estas serían tres, i.e., *Lithophaga aristata*, *Acar rostrae* y *Brachidontes semilaevis*, las cuales aportan el 42% de la abundancia total de todas las localidades del submareal somero. En las localidades Olas Altas y Casa del Marino las especies abundantes y/o comunes fueron las que se

distribuyen mejor entre los cuadrantes, mientras que Los Pinos e Isla Venados las especies muy abundantes y/o raras son las que se distribuyen uniformemente entre las escalas.

En la partición aditiva, la diversidad α_1 fue muy similar entre los ambientes en cuanto a su riqueza de especies, seguramente por su cercanía, pues las localidades del submareal somero se encontraban adyacentes del intermareal, por lo que se registró una afinidad cercana de especies que comparten hábitats de ambos ambientes. La mayoría de las especies (57%) se encontraron en los dos ambientes, lo cual demuestra su amplia distribución a través de un gradiente de condiciones ambientales muy variables. El submareal somero fue a pocos metros de profundidad, haciendo muy afín al intermareal inferior.

Por otra parte, la máxima renovación de especies ocurrió entre los cuadrantes (β_1) de ambos ambientes. Las características que presentan las playas rocosas de la bahía favorecen la presencia de distintos tipos de hábitats y diferentes formas de vida de bivalvos. El submareal somero de las cuatro localidades también presenta diferencias en la estructura del sustrato del fondo, por lo que la alta renovación de especies se encuentra también en esta misma escala. Estos resultados sugieren que las especies son influenciadas por distintas variables que presenta el hábitat (i.e. variedad de sustratos, pozas de marea, oquedades y fisuras en las rocas), también indican que la diversidad β tiene una mayor contribución a la diversidad total de los bivalvos, tal como se ha reportado con otros grupos taxonómicos como peces de arrecifes rocosos (Zvuloni *et al.* 2010), peces de arrecife de coral (Belmaker *et al.* 2008; Rodríguez-Zaragoza y Arias González 2008; Galván-Villa 2010; Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2011; Acosta-González *et al.* 2013) e invertebrados estuarinos (Zajac *et al.* 2013).

La evaluación de la diversidad de bivalvos mediante las particiones aditivas y las particiones multiplicativas con los índices del orden q (0, 1, 2), puede explicar de manera más integrada el patrón de la riqueza total y de las especies dominantes y raras. La conversión de los índices a “diversidades verdaderas” facilita la interpretación de los resultados y son más informativas ya que capturan con mayor precisión el concepto de diversidad (Jost 2006). En bahía de Mazatlán, la mayor riqueza total de especies (q_0) se

encontró en la escala puntual o dentro de los cuadrantes en ambos ambientes. Esto es debido a la heterogeneidad que existe dentro de los hábitats que presentan estas zonas de la bahía. Los índices q_1 y q_2 mostraron tendencias diferentes entre los ambientes. En el intermareal ambos índices muestran un mayor número de especies abundantes y muy abundantes en la escala más pequeña (diversidad α_1). Esto probablemente se deba a la abundancia y distribución de varias especies (i.e. *Brachidontes semilaevis*, *Brachidontes adamsianus*, *Lithophaga aristata*, *Arcopsis solida* y *Acar rostrae*) en la escala de cuadrantes, aunque disminuyeron en la escala más grande (diversidad β_2).

En el submareal somero ambos índices muestran un mayor número de especies abundantes y muy abundantes en la diversidad β_1 , lo que indica una máxima riqueza y uniformidad de especies entre las escala de muestra. En ambos ambientes, intermareales y submareales someros, el orden q_1 fue sensiblemente más alto que el orden q_2 , lo cual indica una mayor dominancia de especies y éstas se distribuyen ampliamente entre las escalas y los ambientes.

Al igual que en otros grupos zoológicos como los insectos (Heino 2005), las especies de bivalvos más abundantes fueron las que mejor se distribuyeron entre las localidades y en los dos ambientes de la bahía. En gran medida, este patrón de distribución indica la relación entre escalas locales (localidades) y las escalas más grandes como la bahía de Mazatlán (Crist *et al.* 2003; Stendera y Johnson 2005). De esta manera, en ambos ambientes la diversidad α_1 dentro de los cuadrantes contribuyó menos a la diversidad total que la diversidad β_1 entre cuadrantes y β_2 entre localidades, lo cual ha sido observado en otros estudios donde una diversidad α muy baja indica la influencia de especies abundantes y comunes (Heino 2001; Heino 2002; Stendera y Johnson 2005), tal y como se observó con los bivalvos de la bahía.

Es importante mencionar que el patrón de saturación de la riqueza de especies de una comunidad no solamente se debe a las condiciones del hábitat a nivel local (limitaciones físico-químicas), sino que también depende de la escala usada para definir la comunidad (Loreau 2000). Es por eso que no existe un mecanismo único para explicar adecuadamente un patrón en particular, ya que el patrón observado puede variar con la escala espacial. En realidad, los procesos a escala regional influyen sobre los patrones

observados en los procesos locales, y ningún patrón se presenta sin esta variación (Gaston 2000). Las particiones de la diversidad (i.e. aditivas, multiplicativas) observadas en bahía de Mazatlán reflejaron la distribución de las especies comunes, dominantes (i.e. especies abundantes y muy abundantes), así como de las especies raras en las diferentes escalas espaciales de la bahía. La variabilidad que presentan los hábitats de la bahía determina la alta riqueza de especies, el alto porcentaje de diferentes formas de vida, así como los patrones de contribución de la diversidad β en diferentes escalas espaciales.

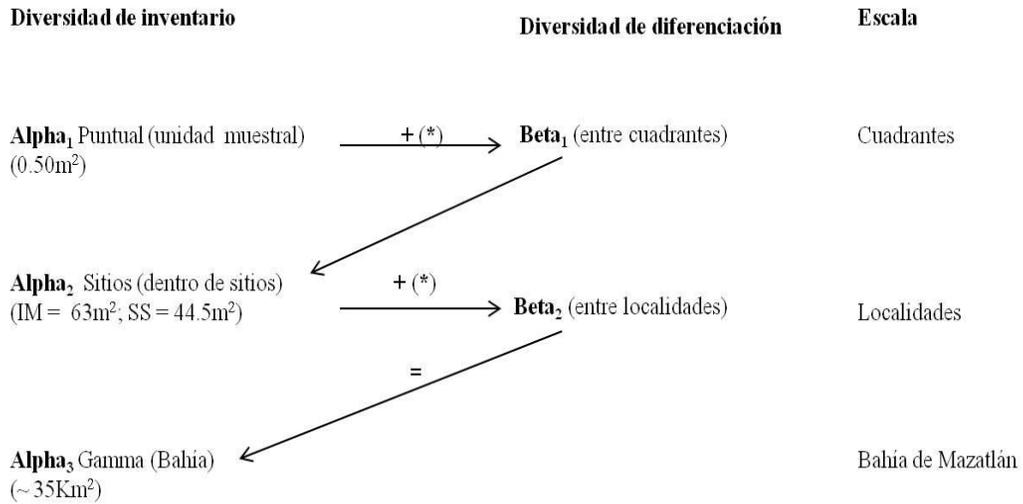


Figura III.1. Esquema de los diferentes niveles jerárquicos espaciales de los modelos para las particiones aditivas y multiplicativas de los bivalvos de la bahía de Mazatlán. La escala más baja se añade al siguiente nivel jerárquico (i.e. diversidad gama (γ) = $\alpha_1 + \beta_1 + \alpha_2 + \beta_2$; $\gamma = \alpha_1 * \beta_1 * \alpha_2 * \beta_2$) IM = intermareal; SS = submareal somero. (Modelo adaptado de Gering *et al.* 2003 y Chandy *et al.* 2006).

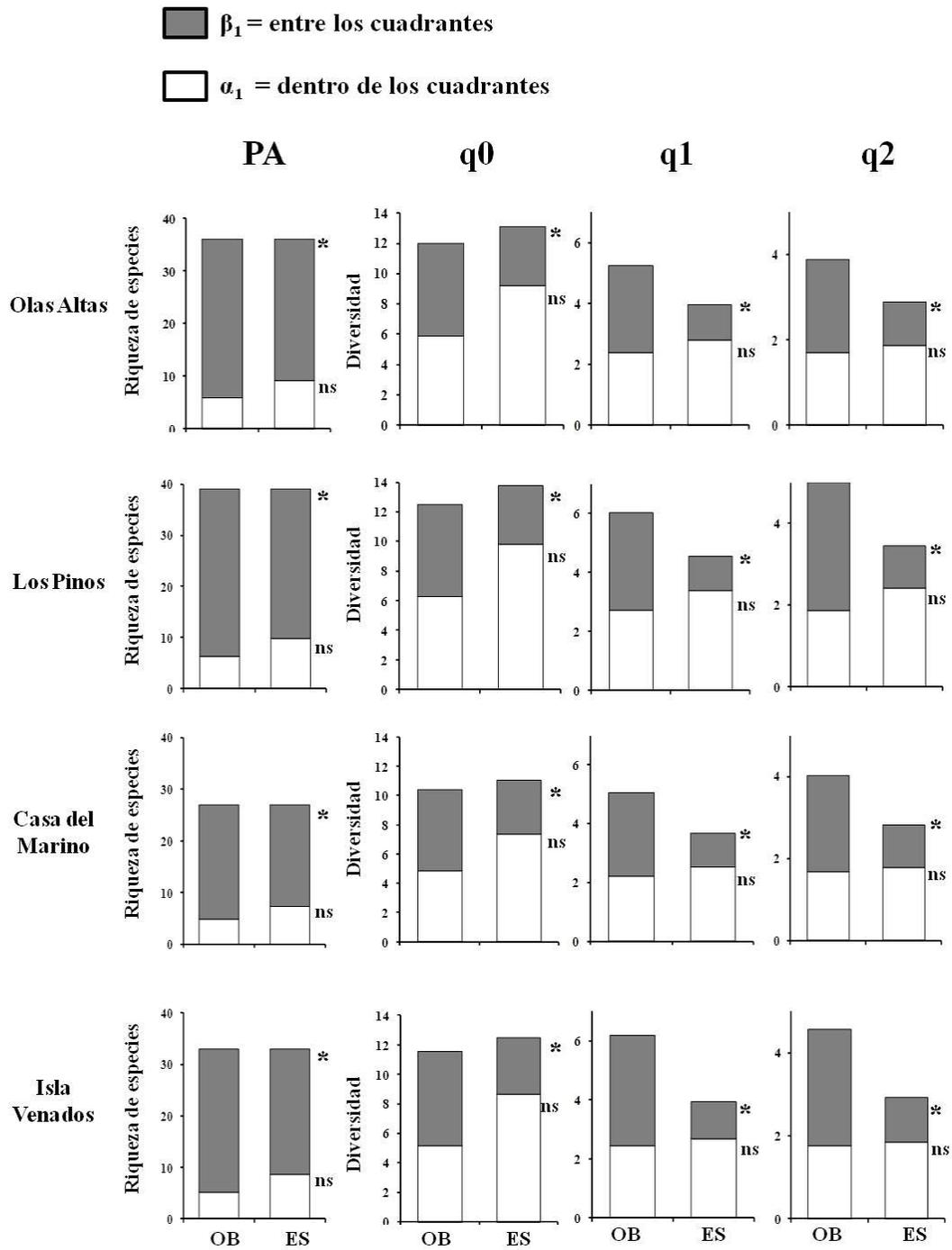


Figura III.2.- Particiones de la diversidad de bivalvos en las localidades del intermareal de la bahía de Mazatlán, México. Las significancias estadísticas entre los valores observados (OB) y esperados (ES) se muestran a la derecha del grafico (*= $p < 0.0001$; ns=no diferencias significativas). PA = partición aditiva; q0 = riqueza de especies; q1 = especies abundantes; q2 = especies muy abundantes.

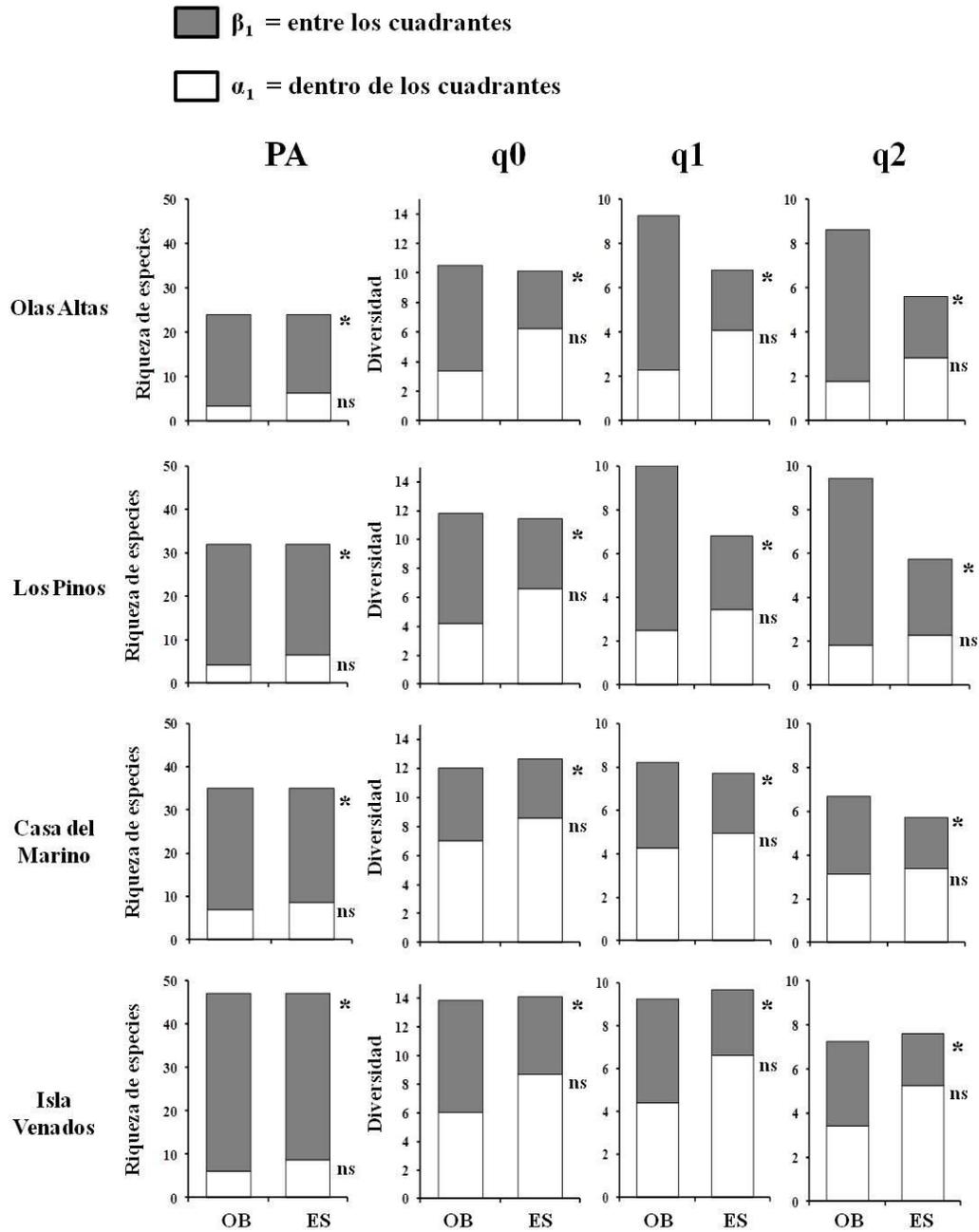


Figura III.3.- Particiones de la diversidad de bivalvos en las localidades del submareal somero de la bahía de Mazatlán, México. Las significancias estadísticas entre los valores observados (OB) y esperados (ES) se muestran a la derecha del grafico (*= $p < 0.0001$; ns=no diferencias significativas). PA = partición aditiva; q0 = riqueza de especies; q1 = especies abundantes; q2 = especies muy abundantes.

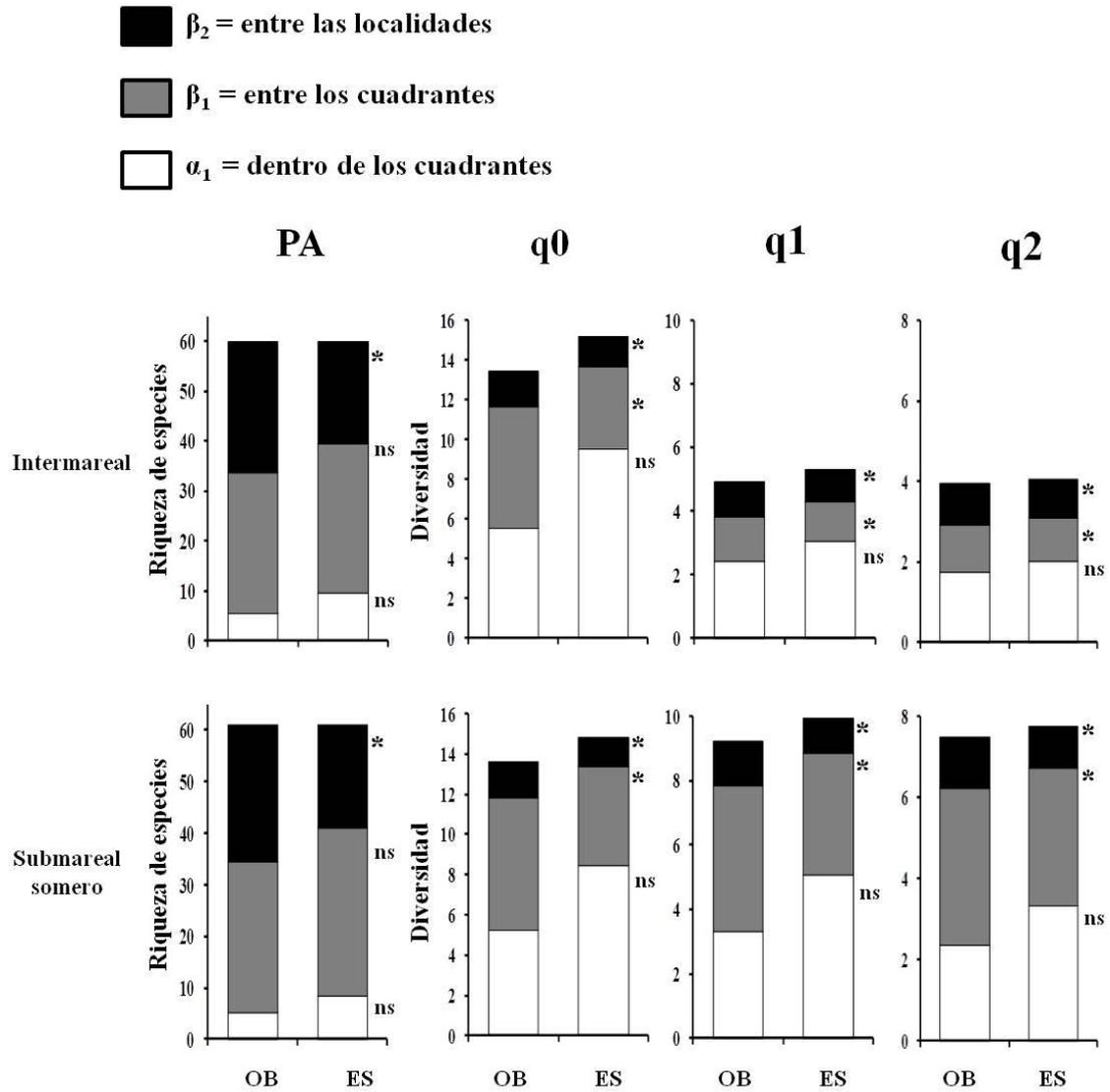


Figura 4III.- Partición de la diversidad de bivalvos en los ambientes de la bahía de Mazatlán, México. Las significancias estadísticas entre los valores observados (OB) y esperados (ES), se muestran a la derecha del grafico (*= $p < 0.0001$; ns=no diferencias significativas). PA= partición aditiva; q0= riqueza de especies; q1= especies abundantes; q2= especies muy abundantes.

Anexo C

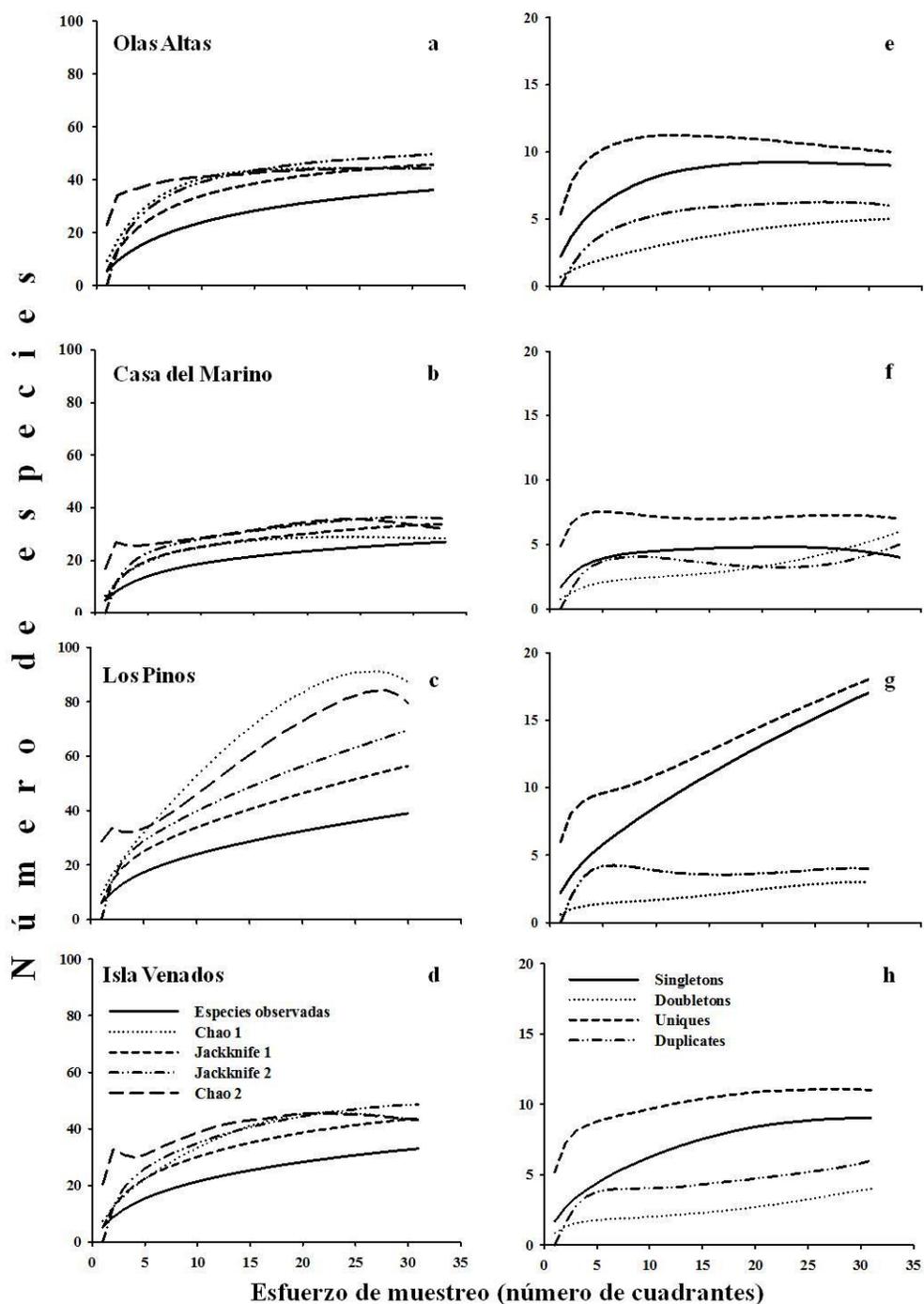


Figura 1C.- Curvas de acumulación de especies basada en el esfuerzo de muestreo de las cuatro localidades del intermareal en la bahía de Mazatlán, México. a-d) estimadores no paramétricos; e-h) rareza de especies.

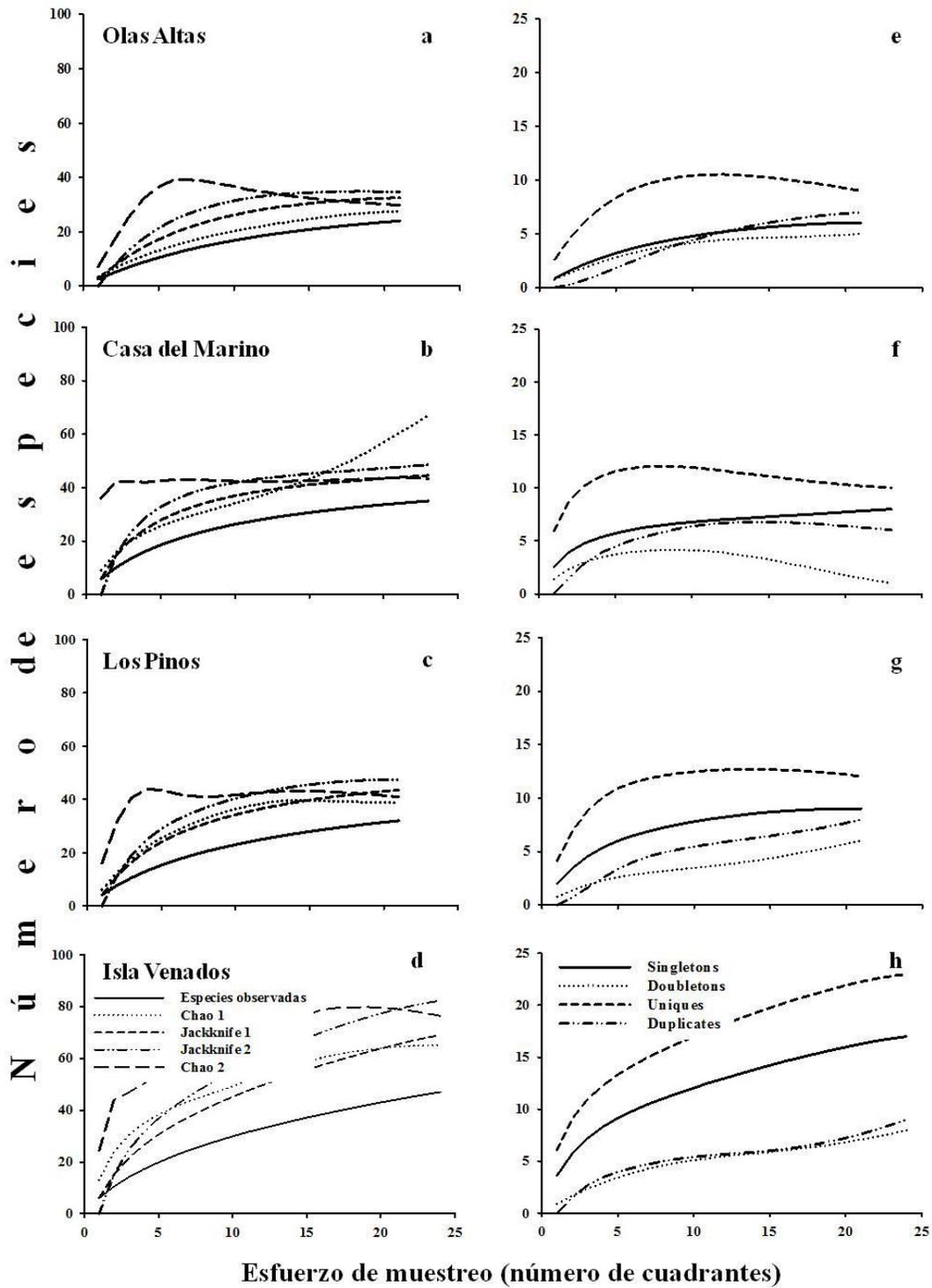


Figura 2C.- Curvas de acumulación de especies basada en el esfuerzo de muestreo de las cuatro localidades del submareal somero en la bahía de Mazatlán, México. a-d) estimadores no paramétricos; e-h) rareza de especies.

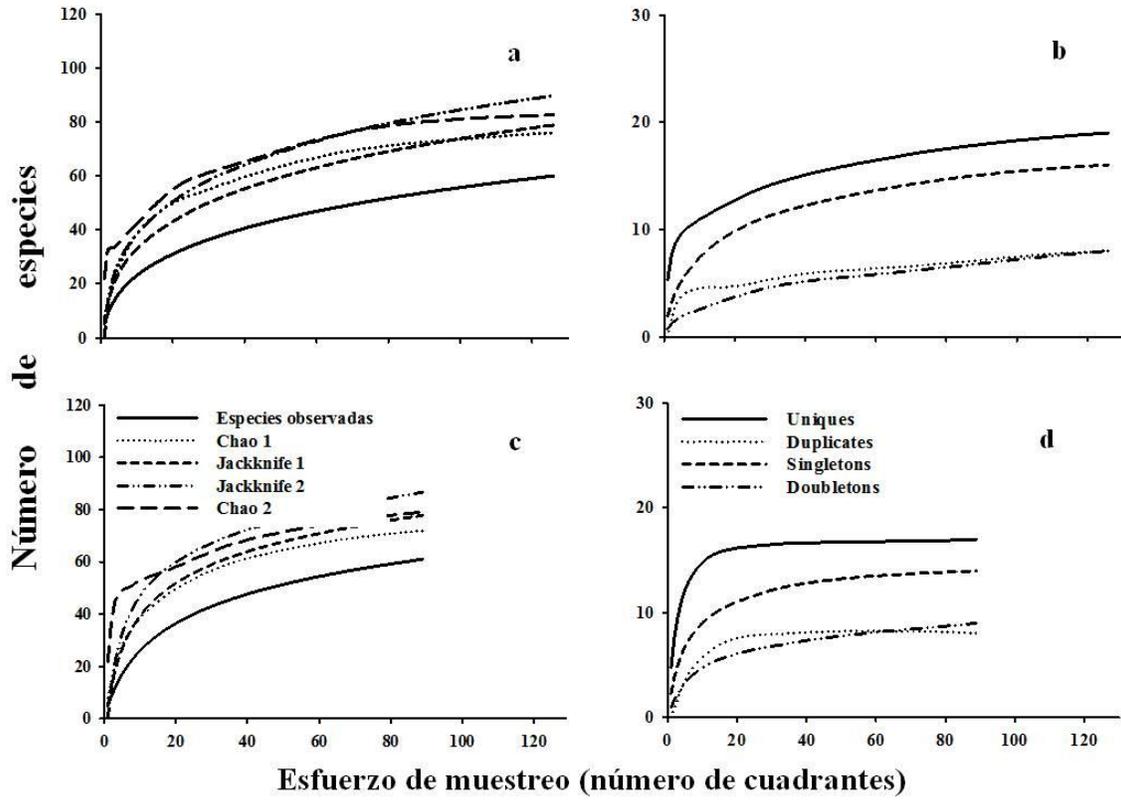


Figura 3C.- Curvas de acumulación de especies basada en el esfuerzo de muestreo en los dos ambientes de la bahía de Mazatlán, México. a, b) Intermareal; c, d) Submareal Somero.

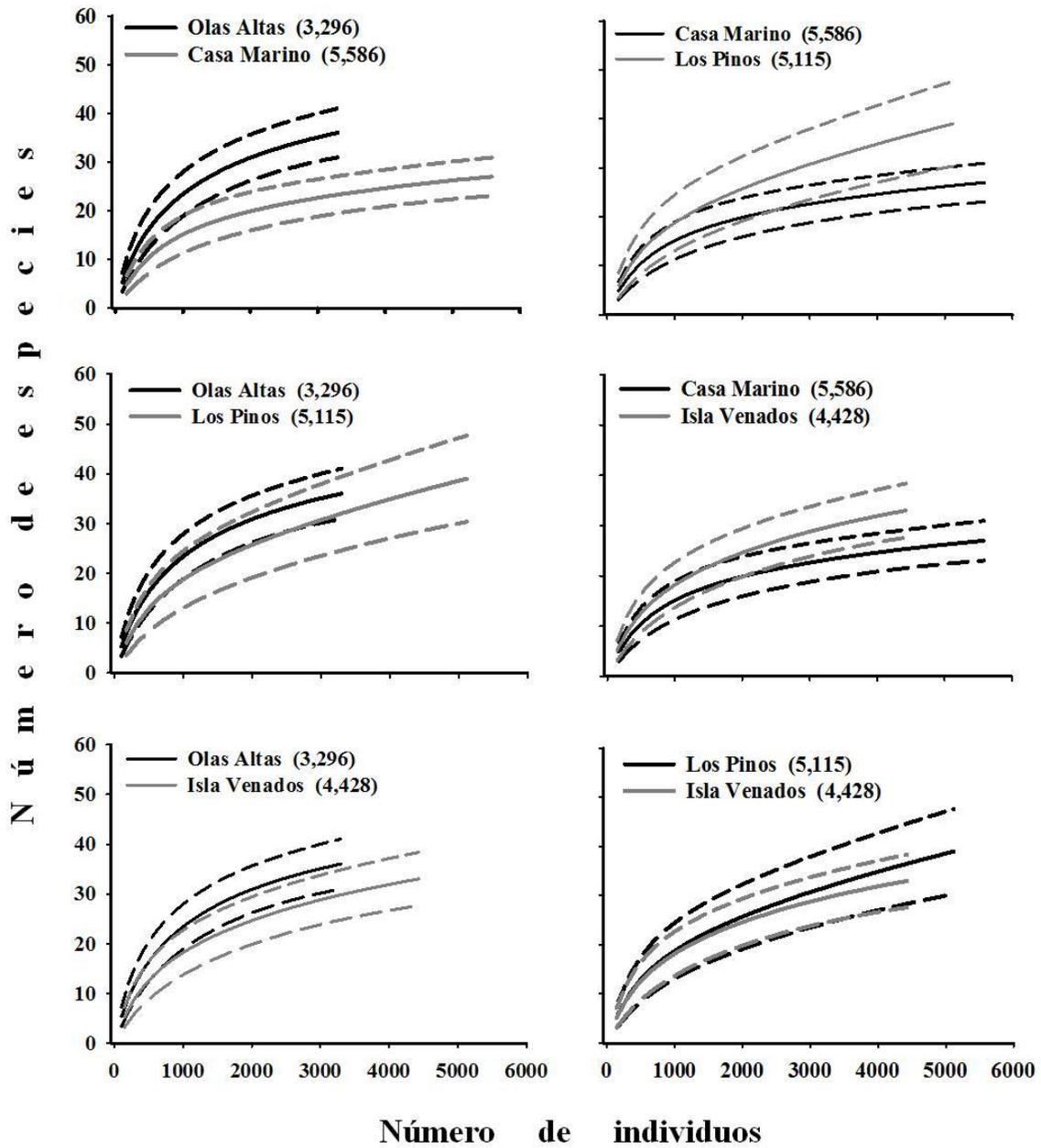


Figura 4C.- Curvas de acumulación de especies basadas en el número de individuos de las cuatro localidades del intermareal en la bahía de Mazatlán, México. () = número total de individuos.

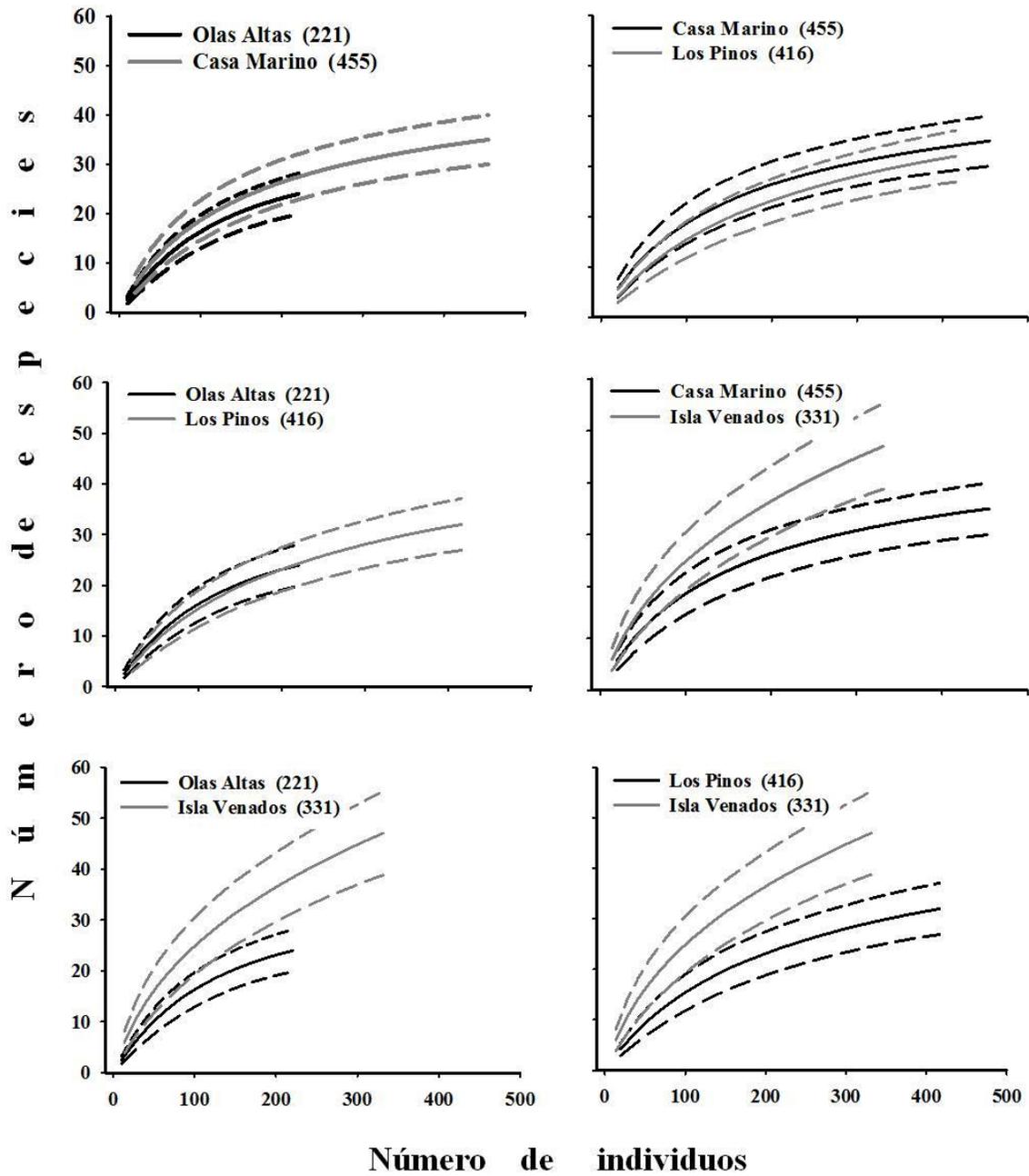


Figura 5C.- Curvas de acumulación de especies basada en el número de individuos de las cuatro localidades del submareal somero en la bahía de Mazatlán, México. () = número total de individuos.

Cuadro 1C. Esfuerzo de muestreo de las localidades y sus ambientes en la bahía de Mazatlán, México. La información se presenta en área muestreada y entre paréntesis el número de cuadrantes.

| Ambientes | L o c a l i d a d e s | | | | Total |
|--|------------------------------|------------------|------------------------|---------------------|--------------------|
| | Olas Altas | Los Pinos | Casa del Marino | Isla Venados | |
| Intermareal | 16 (32) | 15 (30) | 16.5 (33) | 15.5 (31) | 63 (126) |
| Submareal somero | 10.5 (21) | 10.5 (21) | 11.5 (23) | 12 (24) | 44.5 (89) |
| Total de m² y cuadrantes | 26.5 (53) | 25.5 (51) | 28 (56) | 27.5 (55) | 107.5 (215) |

Cuadro 2C. Riqueza de especies y el total de la rareza de especies (uniques, duplicates, singletons y doubletons) de las familias de los bivalvos en cada ambiente de la bahía de Mazatlán. * = ordenado de acuerdo a la riqueza de especies del intermareal.

| Familia | A M B I E N T E S | | | | | | | | | |
|--------------------------------|---------------------|----------------|--------------------|----------------|---------------|---------------------|----------------|------------------|----------------|---------------|
| | Intermareal | | | | | Submareal somero* | | | | |
| | Riqueza de especies | Uniques | Duplicates | Singletons | Doubletons | Riqueza de especies | Uniques | Duplicates | Singletons | Doubletons |
| 1. Mytilidae | 9 | 1 | 1 | 1 | 1 | 12 | 2 | 2 | 2 | 1 |
| 2. Semelidae | 5 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | - | 2 | - | 2 |
| 3. Arcidae | 4 | 1 | - | - | - | 3 | 1 | - | - | 1 |
| 4. Veneridae | 4 | 2 | - | 2 | - | 7 | 4 | 1 | 2 | 3 |
| 5. Corbulidae | 4 | 1 | - | - | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 6. Tellinidae | 3 | 3 | - | 3 | - | 4 | 3 | - | 3 | - |
| 7. Chamidae | 3 | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - |
| 8. Crassatellidae | 3 | 2 | 1 | 2 | - | 4 | 1 | 1 | 1 | - |
| 9. Ostreidae | 3 | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - |
| 10. Isognomonidae | 2 | 1 | - | 1 | - | 1 | - | - | - | - |
| 11. Plicatulidae | 2 | 1 | - | - | 1 | 1 | - | - | - | - |
| 12. Lucinidae | 2 | 1 | - | 1 | - | 1 | 1 | - | 1 | - |
| 13. Carditidae | 2 | - | - | - | - | 2 | - | - | - | - |
| 14. Ungulinidae | 2 | - | 2 | - | 2 | 3 | - | 1 | - | 1 |
| 15. Noetiidae | 1 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 16. Pteridae | 1 | - | - | - | - | 1 | 1 | - | 1 | - |
| 17. Limidae | 1 | - | 1 | - | 1 | 1 | 1 | - | 1 | - |
| 18. Cardiidae | 1 | 1 | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| 19. Lasaeidae | 1 | 1 | - | 1 | - | 1 | - | - | - | - |
| 20. Neoleptonidae | 1 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 21. Myidae | 1 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 22. Petricolidae | 1 | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 23. Hiatellidae | 1 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 24. Lyonsidae | 1 | 1 | - | 1 | - | 1 | 1 | - | 1 | - |
| 25. Donacidae | 1 | 1 | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| 26. Pholadidae | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | 1 | - |
| 27. Gastrochaenidae | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| Total de especies (%) | 60 | 19 (31) | 8 (13) | 16 (26) | 8 (13) | 61 | 17 (28) | 8 (13) | 14 (23) | 9 (14) |
| Total de individuos (%) | | | 18,425 (93) | | | | | 1,423 (7) | | |

Cuadro 3C. Particiones aditiva, multiplicativa, q_1 y q_2 de la diversidad de bivalvos de las localidades en el intermareal y submareal somero de la bahía de Mazatlán. * = $p < 0.0001$.

| Escala | Partición aditiva | | Partición multiplicativa ($q=0$) | | Índice de Shannon ($q=1$) | | Índice de Simpson ($q=2$) | |
|-------------------------|-------------------|----------|------------------------------------|----------|-----------------------------|----------|-----------------------------|----------|
| | Observada | Esperada | Observada | Esperada | Observada | Esperada | Observada | Esperada |
| Intermareal | | | | | | | | |
| OA | | | | | | | | |
| β_1 | 30.14* | 26.8 | 6.14* | 3.91 | 2.85* | 1.18 | 2.19* | 1.03 |
| α_1 | 5.86 | 9.2 | 5.86 | 9.2 | 2.4 | 2.79 | 1.71 | 1.87 |
| LP | | | | | | | | |
| β_1 | 32.76* | 29.18 | 6.25* | 3.97 | 3.32* | 1.16 | 3.13* | 1.04 |
| α_1 | 6.24 | 9.82 | 6.24 | 9.82 | 2.7 | 3.37 | 1.87 | 2.41 |
| CM | | | | | | | | |
| β_1 | 22.15* | 19.67 | 5.57* | 3.69 | 2.83* | 1.16 | 2.35* | 1.03 |
| α_1 | 4.85 | 7.33 | 4.85 | 7.33 | 2.22 | 2.52 | 1.68 | 1.78 |
| IV | | | | | | | | |
| β_1 | 27.84* | 24.36 | 6.4* | 3.82 | 3.75* | 1.26 | 2.79* | 1.08 |
| α_1 | 5.16 | 8.64 | 5.16 | 8.64 | 2.44 | 2.68 | 1.77 | 1.85 |
| Submareal Somero | | | | | | | | |
| OA | | | | | | | | |
| β_1 | 20.62* | 17.75 | 7.1* | 3.84 | 6.98* | 2.69 | 6.83* | 2.78 |
| α_1 | 3.38 | 6.25 | 3.38 | 6.25 | 2.29 | 4.08 | 1.79 | 2.84 |
| LP | | | | | | | | |
| β_1 | 27.81* | 25.39 | 7.64* | 4.84 | 7.51* | 3.36 | 7.62* | 3.5 |
| α_1 | 4.19 | 6.61 | 4.19 | 6.61 | 2.49 | 3.44 | 1.81 | 2.26 |
| CM | | | | | | | | |
| β_1 | 28* | 26.42 | 5* | 4.08 | 3.93* | 2.73 | 3.53* | 2.33 |
| α_1 | 7 | 8.58 | 7 | 8.58 | 4.29 | 4.96 | 3.13 | 3.38 |
| IV | | | | | | | | |
| β_1 | 41* | 38.32 | 7.83* | 5.42 | 4.83* | 3.05 | 3.87* | 2.32 |
| α_1 | 6 | 8.68 | 6 | 8.68 | 4.41 | 6.64 | 3.39 | 5.25 |

Cuadro 4C. Particiones aditiva, multiplicativa, q_1 y q_2 de la diversidad de bivalvos del intermareal y submareal somero de la bahía de Mazatlán. Se consideraron dos escalas espaciales (cuadrantes y localidades). * = $p < 0.0001$.

| Escala | Partición aditiva | | Partición multiplicativa ($q=0$) | | Índice de Shannon ($q=1$) | | Índice de Simpson ($q=2$) | |
|-------------------------|-------------------|----------|------------------------------------|----------|-----------------------------|----------|-----------------------------|----------|
| | Observada | Esperada | Observada | Esperada | Observada | Esperada | Observada | Esperada |
| Intermareal | | | | | | | | |
| β_2 | 26.25* | 20.52 | 1.78* | 1.52 | 1.11* | 1.01 | 1.03* | 1 |
| β_1 | 28.25 | 29.97 | 6.14* | 4.15 | 1.4* | 1.23 | 1.17* | 1.05 |
| α_1 | 5.5 | 9.51 | 5.5 | 9.51 | 2.42 | 3.07 | 1.75 | 2.02 |
| Submareal Somero | | | | | | | | |
| β_2 | 26.5* | 19.94 | 1.77* | 1.49 | 1.36* | 1.07 | 1.26* | 1.02 |
| β_1 | 29.26 | 32.6 | 6.58* | 4.86 | 4.54* | 3.77 | 3.86* | 3.4 |
| α_1 | 5.24 | 8.46 | 5.24 | 8.46 | 3.31 | 5.08 | 2.37 | 3.32 |

CAPÍTULO IV

CRECIMIENTO Y RELACIONES MORFOMÉTRICAS DE LA ALMEJA COQUINA *Donax punctatostratus* EN UNA PLAYA DEL SUR DE SINALOA, MÉXICO.

RESUMEN

En el Pacífico Oriental Tropical no existen estudios de las especies del género *Donax*. En el presente trabajo se estimaron las relaciones morfométricas y los parámetros de crecimiento y mortalidad de esta almeja en una playa arenosa de Isla de la Piedra localizada al sur de Mazatlán, México. Se realizaron 36 muestreos quincenales (noviembre, 2008 - junio, 2010), recolectando de forma directa un total de 2,324 almejas de diferentes tallas en la zona intermareal, las cuales fueron medidas y pesadas. El rango de longitud de las conchas fue de 2.78 - 25.64 mm (media=12.61 mm, D.E.=4.04 mm). La relación largo-peso del total de los organismos indicó un crecimiento isométrico ($a=0.0002$ g; $b=3.0$ g/mm; $r^2=0.97$), los reclutas (<6.99 mm) crecimiento alométrico positivo ($b=3.4$), al igual que los juveniles ($b=3.2$) y los adultos alométrico negativo ($b=2.6$). La alometría negativa de la relación largo/ancho y alto/ancho de los adultos indicó una forma comprimida de la concha, lo cual explica la estrategia de enterrarse con mayor facilidad en el sedimento. La talla máxima registrada de una concha vacía se usó para fijar el valor de L_{∞} a 39 mm y calcular K con el método Shepherd (SLCA). La tasa de crecimiento fue de 0.430 mm*año⁻¹. La L_{∞} también fue estimada con el método de Powell y Whetheral con diferentes intervalos de clase, dando valores de 29.16–34.22 mm. El coeficiente de mortalidad se estimó con varios métodos y los valores obtenidos fueron variables entre sí (0.84 - 1.15 año⁻¹). Su crecimiento es rápido y la mortalidad moderada, debido principalmente a las características de su hábitat, esto es, una zona con un hidrodinamismo alto en una región subtropical.

Palabras clave: Bivalvia, almeja coquina, dinámica poblacional, isla de la Piedra, Pacífico mexicano.

ABSTRACT

There are no studies of the genus *Donax* in the Eastern tropical Pacific. This work describes the morphometry relationships, growth and mortality of this clam in the sandy beach of isla de la Piedra located to the south of Mazatlán Bay, Mexico. Direct collections by hand were performed during 36 fortnightly samplings (June, 2010 November, 2008) at low tides in the intertidal zone of the beach. A total of 2,324 clams of different sizes were collected, then measured and weighed. The length range of the shells was 2.78- 25.64 mm (mean = 12.61 mm, SD = 4.04 mm). The length-weight ratio of the total organisms indicated an isometric growth ($a= 0.0002$ g; $b=3.0$ g/mm, $r^2=0.97$); in the recruits (<6.99 mm) a positive allometric growth ($b=3.4$); and in juveniles ($b=3.2$) and in adults, a negative allometric growth ($b=2.6$). The negative allometry of the length/width and height/width ratio of adults indicated a compressed form of the shell, which explains the observed strategy for a more easy and rapid burying behavior in the sand. The maximum-recorded size of an empty shell (39 mm) was used to set the value of L_{∞} and to estimate K with the Shepherd (SLCA) method. The growth rate was 0.430 years⁻¹. The L_{∞} also was estimated by the method of Powell and Whetheral using different class intervals, giving estimated values between 29.16-34.22 mm. The mortality coefficient was estimated using various methods; the values obtained were variable (0.84-1.15 year⁻¹). The growth of the clam is rapid and the mortality high, probably because of the characteristics of their habitat, this is an area with high hydrodynamics in a subtropical region.

Keywords: Bivalvia, coquina clam, population dynamics, isla de la Piedra, Mexican Pacific.

INTRODUCCIÓN

La almeja coquina *Donax punctatostratus* Hanley 1843, pertenece a la familia Donacidae. Presenta una distribución geográfica que va desde la isla de Cedros, Baja California sur (28.1°N) y la laguna San Ignacio, golfo de California hasta Manzanillo, Colima (19.1°N). Su distribución batimétrica va de la zona intermareal hasta los 17 m de profundidad (Coan y Valentich-Scott 2012). Aunque esta almeja no tiene interés comercial y no es consumida localmente, es recolectada para fabricar objetos decorativos y bisutería a lo largo de su distribución.

Los miembros del género *Donax* comúnmente se encuentran en playas arenosas de energía alta de las costas tropicales y templadas (Ansell 1983; Sastre 1984; Nel *et al.* 2001; Gaspar *et al.* 2002a; Laudien *et al.* 2003). Por la forma de su concha y por tener un pie bien desarrollado, tienen la habilidad de cavar en la arena fácilmente y rápidamente para evitar ser llevados por la acción del oleaje y las corrientes (McLachlan *et al.* 1995; De la Huz *et al.* 2002). Frecuentemente forman parte de la macrofauna dominante de comunidades con baja diversidad de especies (Ramón *et al.* 1995) y dominantes en zonas con condiciones inestables (sustratos suaves) debido a sus adaptaciones a estos ambientes (Gaspar *et al.* 2002a). Los Donacidae tienen una importante función ecológica ya que, al ser enterradores muy activos, afectan la estabilidad del sedimento y la disponibilidad de oxígeno, contribuyendo a la regulación de la dinámica y de la distribución vertical de la macroinfauna (Jaramillo *et al.* 2007). Además, son filtradores suspensívoros que producen heces y pseudo-heces (material regurgitado no digerido) que incrementa el contenido de materia orgánica en el sedimento, facilitando la penetración de la biota infaunal dentro de la columna de sedimento (Levinton 2001; Jaramillo *et al.* 2007).

Los estudios relacionados a la estructura poblacional de especies del género *Donax* se han enfocado en evaluaciones de las relaciones biométricas, de su crecimiento y de la mortalidad (Rhoads y Pannella 1970; Gaspar *et al.* 2002a, b). Sin embargo, en el Pacífico mexicano el conocimiento biológico y ecológico de estas especies es nulo, por lo que determinar la tasa de crecimiento y las relaciones biométricas de *D. punctatostratus* será de gran utilidad para entender más sobre los factores bióticos (endógenos fisiológicos) y

abióticos (exógenos) que influyen sobre la morfología y la dinámica poblacional de este taxón en esta región del mundo. Entre los principales factores ambientales que influyen en la morfometría de la concha de las especies de *Donax* está el tipo de sedimento (De la Huz *et al.* 2002; Nel *et al.* 2001), la exposición al oleaje, así como la profundidad, las corrientes, el régimen de marea, la temperatura y la salinidad (Newell e Hidu 1982; Levinton 2001; Gaspar *et al.* 2002).

Las estimaciones de la relación longitud-peso de *Donax trunculus*, *D. semistriatus* y *D. variagatus* en la costa sur de Portugal (Gaspar *et al.* 2001) indican que el crecimiento de *D. semistriatus* y *D. variagatus* es alométrico positivo, mientras que en *D. trunculus* es alométrico negativo. Estos autores mencionan que las especies de este género presentan tipos opuestos de crecimiento. Las tres especies son habitantes de sustratos arenosos y esta desigualdad la atribuyen a la diferente distribución batimétrica de éstas. Posteriormente, en un trabajo complementario, Gaspar *et al.* (2002a) analizaron también sus relaciones morfométricas estableciendo que existen diferencias inter-especificas en la relación largo – alto (L/A) y largo – ancho (L/An). Por ejemplo, *D. trunculus* en ambos casos presentó crecimiento alométrico negativo, mientras que *D. semistriatus* presentó una alometría positiva en L/A e isometría en L/An, y *D. variagatus* una alometría negativa en L/A y positiva en L/An. De acuerdo con estos autores, la alometría negativa de ambas relaciones en la primera especie se atribuye a su distribución batimétrica (aguas someras) donde habita comparada con las otras especies. *Donax trunculus* tiene la concha de forma comprimida y la superficie regular, lo cual la hace una almeja enterradora activa y eficiente, y esta estrategia ayuda a no ser expulsada del fondo del sedimento por la hidrodinámica local (de la Huz *et al.* 2002; Gaspar *et al.* 2002a).

Se han empleado diferentes métodos, directos e indirectos, para la estimación de los parámetros de crecimiento de los donácidos. El método directo se determina a partir del tiempo que transcurre entre dos eventos observables, con el fin de confirmar la periodicidad del crecimiento del organismo estudiado. Este método implica hacer mediciones directas del crecimiento de algunos individuos y extrapolar al total de la población. Puede llevarse a cabo mediante marcado y posteriormente recapturar el organismo. Las ventajas son la precisión en la estimación y puede ser empleado para

comprobar o validar métodos indirectos, las desventajas de este método es lo costoso que resulta ser, es de larga duración y puede causar mortalidad por la manipulación de los individuos. Algunos trabajos de este tipo se han realizado con *Donax trunculus* en la costa oeste de España (Ramón *et al.* 1995), y en la costa sur de Portugal (Gaspar *et al.* 1999), con *D. dentifer* en la bahía de Malaga, Colombia (Riascos y Urban 2002), con *D. serra* en la costa de Namibia (Laudien *et al.* 2003) y *D. hanleyanus* en mar de las Pampas, Argentina (Hermann *et al.* 2009). Los métodos indirectos se basan en el análisis de agrupamientos de individuos de tamaños aproximadamente similares, de esta manera se reúne a grupos anuales o cohortes. La muestra debe incluir un intervalo de tallas amplio y con un gran número de individuos pertenecientes a la población. Este método utiliza la frecuencia de tallas, tiene el supuesto de que la talla del organismo en una clase en particular y se distribuirá normalmente alrededor de una media. Una de las ventajas es que no es costoso, mientras que las desventajas pueden ser que una clase anual puede desarrollarse bajo condiciones variables resultando grupos de diferentes tamaños pero de la misma edad, y una o más clases anuales pueden ser pobremente representada o faltar en la muestra, por lo que se requiere de grandes muestras al azar de la población. Con este método se han realizado con *D. trunculus* en la costa de Europa y norte de África (Mazé y Laborda 1990), en la costa de la Península Ibérica (de la Huz *et al.* 2002), *D. variabilis roemeri* en Tuxpan, Veracruz (Belmar-Pérez y Guzmán del Prío 1997), *D. denticulatus* en isla Margarita, Venezuela (Marcano *et al.* 2003), *D. obesulus* en la costa de Perú (Aguirre-Velarde y Mendo-Aguilar 2008). Los resultados de estos estudios muestran diferencias importantes relacionadas con la especie estudiada, el método usado y la región donde se encuentra la población, inclusive cuando se estudia una misma especie.

El presente trabajo describe las relaciones morfométricas, los parámetros de crecimiento (K , L_{∞}) y la tasa mortalidad de una población de *D. punctatostriatus* en una playa arenosa de la isla de la Piedra, localizada al sur del puerto de Mazatlán, Sinaloa, utilizando la distribución de frecuencia de tallas con diferentes métodos y se comparan las estimaciones con otras poblaciones de donácidos de diferentes áreas geográficas. Esta investigación se realizó con el objetivo de generar información que permita entender aspectos importantes de la biología y la ecología de esta almeja. Adicionalmente los

resultados pueden considerarse para estudios futuros sobre la dinámica poblacional de otras poblaciones de esta especie en diferentes localidades donde se distribuye.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La isla de la Piedra es una playa arenosa que se encuentra al sur del puerto Mazatlán, Sinaloa, México (23°11'10.97''N-106°24'38.39''O; 23°11'13.06''N-106°24'21.81''O) (ver sección Área de estudio, Figura B).

Trabajo de campo. Se realizaron 36 muestreos quincenales (noviembre 2008 – junio 2010). Se realizó el método de error máximo relativo con el fin de estimar el tamaño mínimo de muestra, se consideraron los cuatros primeros meses de muestreo (noviembre-diciembre 2008, y enero-febrero 2009), en este caso el error se estandarizó en 50 individuos por mes, se utilizó la fórmula de Sparre y Venema (1995): $\varepsilon = t_{n-1} * s / \bar{x} * \sqrt{n}$

donde, ε es el error máximo relativo, t_{n-1} son los grados de libertad de la distribución t de student, s es la desviación estándar de la muestra, \bar{x} es la media de la muestra, n es el número de almejas. En cada ocasión, se recolectaron manualmente mediante búsqueda directa entre 25 – 110 almejas de todos los tamaños en la zona de barrido del intermareal durante las mareas bajas diurnas.

Los especímenes fueron colocados en frascos con etiqueta fijándolos con formol al 10%, para posteriormente trasladarlos al laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura (LEMA) del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara.

Trabajo de laboratorio. Todas las almejas se colocaron en papel secante para que absorbiera la sustancia fijadora y posteriormente se determinó la longitud de la concha (distancia máxima del margen anterior al posterior) utilizando un vernier digital con ± 0.01 mm de precisión, y el peso total (concha y parte blanda) con una balanza analítica con una precisión de ± 0.001 g. Adicionalmente se seleccionó el 77% de almejas de todos los tamaños para medirles el alto de la concha (máxima distancia de los márgenes dorsal y

ventral de la concha) y el ancho (espesor máxima de la concha cerrada). En el mes de julio del 2009, se consideró sólo una submuestra (25%) de las almejas pequeñas recolectadas (3.0 – 7.0 mm de longitud) debido a su gran abundancia.

Análisis de los datos

Distribución de frecuencia de tallas y reclutamiento. Se construyeron los histogramas de distribución de frecuencias de tallas mensuales a lo largo de todo el periodo de estudio. Posteriormente, los datos se agruparon para obtener la distribución del total de individuos. La anchura de clase se estimó dividiendo el intervalo (i.e. diferencia entre el puntaje más alto y el más bajo) entre el número de clases (Triola 2000). Además, se obtuvieron los valores de tendencia central y el coeficiente de variación ((C.V. = (D. E. / media)*100)), considerando este último como un indicador de reclutamiento, de manera que valores altos indican intervalos de tallas amplios respecto a la media y por lo tanto la posibilidad de reclutamiento frecuente (Ebert 1988).

Relaciones morfométricas. Para separar los grupos de almejas reclutas y juveniles, se realizaron una serie de regresiones lineales considerando las relaciones largo-alto, largo-ancho y alto-ancho, se separaron los individuos en intervalos de clases de un milímetro, el cambio de las dimensiones de la concha se expresó como una variación del patrón de crecimiento (Ocaña y Fernández 2011). Las almejas adultas se consideraron a partir de los 12 mm de longitud, de acuerdo a la longitud media de la talla mínima de primera madurez establecida para esta especie (ver capítulo V).

La relación largo-peso se estimó considerando cuatro grupos: a) el total de individuos, b) los adultos, c) los juveniles y d) los reclutas. Para establecer la relación largo-peso se usó la ecuación propuesta por Le Cren (1951): $W(i) = a * L(i)^b$, donde $W(i)$ = peso total (g), $L(i)$ = longitud (mm), a = intercepto (coeficiente de crecimiento inicial) y b = pendiente (coeficiente de crecimiento, i.e. tasa del crecimiento relativo de las variables).

Las relaciones morfométricas, (i.e. largo-alto, largo-ancho, alto-ancho), se consideraron únicamente los individuos ≥ 12 mm de longitud, los cuales correspondieron a las almejas adultas. A partir de estos datos y considerando las tres medidas de los ejes de la concha para las tres relaciones morfométricas (largo-alto, largo-ancho y alto-ancho), se hicieron los ajustes correspondientes a una función lineal (Ricker 1973; Laws y Archie

1981): $\text{Log } Y = \text{Log } a + b \text{ Log } X$, donde Y = alto (A) o ancho (An); X = largo (L); a = intercepto (coeficiente de crecimiento inicial) y b = pendiente (tasa de crecimiento relativo de las variables).

El coeficiente de alometría se expresa por el exponente b en las ecuaciones de regresiones lineales; en estas ecuaciones, ambas medidas son lineales y expresadas con las mismas unidades, donde $b=1$ (relación biométrica) y la relación largo–peso el exponente $b=3$ describen un crecimiento isométrico. Se estimaron los parámetros a y b de las relaciones biométricas mediante análisis de regresión lineal y el método de mínimos cuadrados. Se calculó el grado de asociación entre las variables utilizando el coeficiente de determinación (r^2) y se realizaron ANOVAs para determinar los intervalos de confianza al 95% de probabilidad de b y el nivel de significancia de r^2 . Para determinar si los valores de b obtenidos con las regresiones lineales son significativamente diferentes de los valores isométricos ($b=1$ ó $b=3$) y establecer si se tiene una relación alométrica negativa: $b<1$ ó $b<3$ o positiva: $b>1$ ó $b>3$, se realizó una prueba t ($H_0: b=1$ ó $H_0: b=3$) con niveles de significancia de $\pm 95\%$ ($\alpha=0.05$) (Sokal y Rohlf 1995).

Crecimiento y mortalidad. Usando las frecuencias de tallas se calcularon los parámetros de crecimiento L_∞ y K de la ecuación de Von Bertalanffy empleando diferentes rutinas de análisis contenidas en el software FiSAT II (Fish Stock Assessment Tools) (Gayanilo *et al.*, 1995). Estos métodos fueron: a) un análisis electrónico de frecuencia de tallas (ELEFAN I); b) un análisis de composición de tallas de Shepherd (SLCA); c) el método de Powell-Wetherall. Para cada uno de los métodos se estimaron los parámetros de crecimiento con tres diferentes tamaños de intervalo de clase (1, 2 y 4 mm); además, los datos se suavizaron utilizando promedios móviles de orden 3.

El coeficiente de mortalidad total (Z) se estimó por medio de los métodos Ault y Erhardt, Beverton y Holt, y Pauly contenidos en el software FiSAT II (Gayanilo *et al.*, 1995). En este caso la almeja estudiada no es explotada, por lo cual se asume que Z es igual a la mortalidad natural (M). Se realizó también una prueba χ^2 ($\alpha=0.05$) para probar la hipótesis de igualdad en el número de individuos hembras y machos. Debido a que no se encontró diferencia significativa ($p<0.05$) se evaluó a toda la población sin separar por sexos.

RESULTADOS

Distribución de frecuencia de tallas y reclutamiento. La talla de las 2,324 almejas consideradas en el análisis fue de 2.78 a 25.64 mm de largo (media = 12.61 mm, D.E. = 4.04 mm). Del total de almejas, 159 fueron reclutas (2.78 a 6.99 mm), 959 juveniles (7.0 – 11.99 mm) y 1,206 adultos (12.0–25.64 mm) (Cuadro IV.1; Figura IV.1).

El reclutamiento de almejas ocurre durante todo el año. Los meses de mayor frecuencia fueron de abril a septiembre en el primer año de muestreo (2009) y los coeficientes de variación mensuales oscilaron entre 29.5–34.6%. Lo mismo se observó en el siguiente año (2010) en los meses de marzo a junio, (C.V. = 24.2–31.3%); en diciembre 2008, febrero-marzo 2009 y, enero y mayo 2010 se presentó menor frecuencia de reclutamiento (Cuadro IV.2; Figuras IV.2 y IV.3).

Relaciones morfométricas. La relación largo-peso obtenida de las 2,324 almejas presentó un valor de a de 0.0002 g y de b de 3.0 g/mm ($r^2=0.97$), indicando un crecimiento isométrico (Cuadro IV.3; Figura IV.4). Los reclutas tienen un crecimiento alométrico positivo ($b=3.4$) ($r^2=0.84$), al igual que los juveniles ($b=3.2$; $r^2=0.91$), y los adultos ($b= 2.6$; $r^2=0.94$) tienen crecimiento alométrico negativo; en este último grupo el crecimiento de la longitud de la concha es superior al incremento del peso. Los valores de b fueron distintos de 3 ($p < 0.05$) (Cuadro IV.3).

El coeficiente de determinación más alto de las 841 almejas adultas correspondió a la relación alométrica Largo/Alto (0.94) y el de la relación Largo/Ancho el más bajo (0.84). La concha de *D. punctatostriatatus* tiene crecimiento alométrico negativo en las relaciones L/An y A/An, lo que indica que el crecimiento del largo y alto es más rápido al del ancho de la concha. En la relación L/A, el incremento es isométrico. De acuerdo a la prueba t ($p < 0.05$) en todos los casos los crecimientos fueron significativamente diferentes (Cuadro IV.3).

Crecimiento y mortalidad. Después de considerar los valores de los parámetros de crecimiento L_{∞} y K de von Bertalanffy con los diferentes métodos, se concluye que, el método de Shepherd es el que presentó valores de K más consistentes. Esta almeja tiene

una tasa de crecimiento de $0.430 \text{ mm} \cdot \text{año}^{-1}$, la talla máxima registrada (concha vacía) en isla de la Piedra (39 mm) fue usada para fijar el valor de L_{∞} y calcular K (Cuadro IV.4). La longitud asintótica también fue estimada con el método de Powell y Whetheral dando valores de 29.16-34.22 mm después de suavizar los datos con promedios móviles de orden 3, resultando de 27.64-28.41 mm. Los valores de las estimaciones de la mortalidad de esta almeja fueron poco variables con los métodos Ault y Erhardt (0.84 año^{-1}) y con Pauly (0.88 año^{-1}), muy diferente el valor estimado con Beverton y Holt (1.15 año^{-1}) (Cuadro IV.5).

DISCUSIÓN

El presente trabajo sobre la almeja *Donax punctatostratus* es el primero de este tipo en toda su área geográfica de distribución por lo que es importante comparar los resultados con los de otras especies del mismo género (Cuadro IV.6). En *D. punctatostratus* la relación largo–peso se estimó para cuatro diferentes grupos (todos los individuos, los reclutas, los juveniles y los adultos) con el fin de detectar posibles diferencias en las relaciones biométricas respecto al incremento de talla (edad) en esta especie. Los resultados fueron interesantes, pues en el primer grupo (todos los individuos), el crecimiento es isométrico. En cambio los reclutas y juveniles exhibieron una alometría positiva, y los adultos una alometría negativa. Precisamente la forma globosa de las conchas y la alometría positiva de los juveniles de *Donax* ha sido asociada con individuos que presentan dificultades para enterrarse y que permanecen semi-enterrados en la arena con mayores posibilidades de desplazamiento principalmente en la zona intermareal con mayor actividad del oleaje (Gaspar *et al.* 2001). Los reclutas exhiben poca variación en la forma de su concha, además de que en esta etapa es muy probable que tengan mayor actividad de alimentación relacionada con su dispersión y movilidad en toda el área de barrido de las corrientes de marea. La alometría negativa observada en las almejas adultas coincide con la observada en *D. trunculus* pero difiere de lo registrado en *D. semistriatus* y *D. variegatus* (Gaspar *et al.* 2001).

En el análisis de las relaciones L/A, L/An y A/An no se consideraron las almejas jóvenes y reclutas, porque considerar los individuos de <12 mm podría influir erróneamente

en las estimaciones, ya que las almejas pequeñas tienen poca variación tridimensional en sus conchas como se demostró con las relaciones biométricas de las almejas pequeñas. En algunos bivalvos la concha puede ser más alta que ancha al inicio de su crecimiento para contrarrestar la involuntaria expulsión del sustrato debido a las corrientes y turbulencias (Hinch y Bailey 1988), pero al crecer la concha de las almejas jóvenes y adultas modifican sus proporciones y su morfometría. Estos cambios ontogénicos en el tipo de crecimiento de algunos bivalvos han sido relacionados con los diferentes hábitos de vida debido a que los juveniles presentan conchas más hidrodinámicas pues son cavadores activos del intermareal, mientras que en los adultos la habilidad de cavar decrece al ser sedentarios en el submareal somero como se ha visto en otras especies del género *Donax* (Thayer 1975; Soares *et al.* 1996; Gaspar *et al.* 2002b; Ocaña y Fernández 2011).

La relación L/A indicó un crecimiento isométrico en adultos. Este tipo de crecimiento se atribuye a especies de donácidos que se distribuyen en aguas someras a profundas (Gaspar *et al.* 2002a), que en el caso de *D. punctatostriatus* corresponde a los individuos adultos que habitan en aguas someras. En el intermareal de la isla de la Piedra sólo se encontraron individuos juveniles y adultos de tallas pequeñas (7.0–25.64 mm de largo), como sucede con la especie *Donax serra* que se distribuye entre las zonas de entre mareas y la zona submareal somera especialmente en playas disipativas (McLachlan 1996).

Por otra parte la relación L/An, al igual que la relación L/P, presenta un crecimiento alométrico negativo lo cual, como ya se ha mencionado, indica una tendencia hacia el alargamiento de la concha asociado a especies de bivalvos que se distribuyen en aguas someras y son enterradores activos. De acuerdo con De la Huz *et al.* (2002), los sedimentos de grano grueso limitan la presencia de *Donax trunculus* en playas arenosas expuestas de la costa de la península Ibérica dado que la capacidad de enterrarse de los bivalvos habitantes de sustratos suaves depende del tamaño de la partícula, aunque los que habitan en playas expuestas deberán enterrarse más rápidamente para evitar la exclusión física de los individuos por la acción del oleaje y de las corrientes de marea. En el sustrato conformado por grano grueso, además de limitar la distribución de las almejas como *Mya arenaria*, les representan una mayor resistencia física para el enterramiento (Newell e Hidu 1982). Por otro lado, la predominancia de individuos pequeños en el intermareal y grandes en el

submareal somero ha sido relacionada con factores biológicos ya que existe competencia intraespecífica entre juveniles y adultos en *Donax trunculus* debido a la disponibilidad de alimento y espacio para el asentamiento (Gaspar *et al.* 2002b).

Los resultados de las relaciones morfométricas del presente estudio y los estudios previos en diferentes áreas geográficas son contrastantes. Las especies del género *Donax* presentaron distintos tipos de crecimiento. En otras especies de bivalvos se ha reconocido el efecto que tiene el tamaño de las partículas sobre la forma de las conchas (alometría positiva o negativa), su morfometría ayuda a la penetración en el sustrato como *Tellina tenuis*, *Macoma balthica* *Donax vittatus* y *Cerastoderma edule* (Trueman *et al.* 1966), al igual que en *Donax faba*, *D. serra*, *D. sordidus*, *D. hanleyanus*, *Mesodesma mactroides*, *Tivela stultorum* y *Siliqua patula* (McLachlan *et al.* 1995), *Mactra violacea* (Laxmilatha 2008), y en *Ruditapes philippinarum* (Caill-Milly *et al.* 2012). En este tipo de estudios es importante considerar las condiciones ambientales locales (i.e. tipo de sedimento, exposición al oleaje, corrientes) puesto que pueden ser notablemente distintas.

Para la población estudiada en la isla de la Piedra, el método de Shepherd resultó ser el más adecuado para estimar el crecimiento de *D. punctatostriatus* utilizando la distribución de frecuencia de tallas, ya que presentó estimaciones consistentes en los valores obtenidos al considerar diferentes intervalos de clase. Estimar los valores de crecimiento a partir de métodos indirectos, basados en el análisis de la distribución de frecuencia de tallas, puede considerarse una ventaja en este estudio, dado que el análisis es preciso debido a que se tiene un largo periodo de muestreo (Herrmann *et al.* 2009). En la zona del intermareal donde fueron recolectadas las almejas se encontraron principalmente reclutas y juveniles, no obstante también se encontraron adultos de tallas pequeñas. En la zona de muestreo los individuos adultos de tallas más grandes (>26.0 mm) no fueron encontrados, por lo que estos individuos están pobremente representados en las muestras. Sin embargo, al utilizar una concha vacía con la talla máxima observada (39 mm) se evitó subestimar el valor del parámetro K. Esta distribución batimétrica respecto a la talla ha sido también observada en otras especies de *Donax* (Gaspar *et al.* 2002b; Riascos y Urban 2002).

De acuerdo a los trabajos previos los valores de crecimiento en donácidos son contrastantes con los obtenidos en este estudio (Cuadro IV.7). Existen disimilitudes en las estimaciones inclusive entre poblaciones de la misma especie (e.g. *Donax trunculus*, *D. hanleyanus*) y en la misma área de estudio debido a los diferentes métodos utilizados, por lo cual es importante reconocer las inconsistencias relacionadas con las características metodológicas y diferenciarlas de posibles causas ambientales que podrían ser responsables de las diferencias observadas. Las grandes tallas registradas de los estudios previos en aguas templadas son sensiblemente más grandes que aquellas de aguas tropicales (Cuadro IV.7).

Las tasas de mortalidad determinada en donácidos de latitud tropical son altas (Ansell 1983). En el caso de *D. punctatostriatum*, la mortalidad fue estimada con tres métodos, aunque los valores son diferentes entre ellos; posiblemente, el método Beverton y Holt proporcionó un valor sobre-estimado (1.15 año^{-1}) debido a lo específico del método. Por otro lado, los métodos Ault y Erhardt, y Pauly presentaron consistencias en los valores (0.84 y 0.88 año^{-1}), aunque este último se debe tomar con cautela ya que la fórmula está establecida para peces y podría dar una estimación aproximada de M (Sparre y Venema 1995). De la información disponible sólo algunos trabajos registran la mortalidad, como el de Riascos y Urban (2002) para el Pacífico colombiano donde la mortalidad de *Donax dentifer* muestra dos tendencias, una en la población de la parte baja del intermareal en el que habitan los individuos pequeños (2-5 mm), presentando una mortalidad de 2.6 año^{-1} y otra con los individuos más grandes (19-25 mm) con una tasa de 1.7 año^{-1} . Se ha observado que las almejas pequeñas encontradas en la parte baja del intermareal son más vulnerables a la depredación por pájaros y cangrejos (Soares *et al.* 1996; Riascos y Urban 2002) lo que podría explicar la alta mortalidad encontrada en esta zona.

La playa arenosa de la isla de La Piedra es semiprotegida, con gran influencia del oleaje y de las mareas; es una playa muy dinámica de alta energía con recambio importante de sedimentos durante todo el año (Montaño-Ley 1985). La forma comprimida de la concha de la almeja *D. punctatostriatum* les ayuda a ser rápidos y eficientes en la acción de cavar en el sedimento evitando la sustracción física de los individuos por la acción del oleaje y las corrientes. La alometría negativa presentada en L/P, L/An y A/An apoya esta estrategia de

enterrarse con mayor facilidad en el sedimento en esta zona que se caracteriza por un alto hidrodinamismo. Esto explica porque la tasa de mortalidad de *D. punctatostratus* es más baja que la registrada en *D. dentifer* por Riascos y Urban (2002), ya que son más rápidos enterrándose, escapando de posibles depredadores.

Los bivalvos exhiben un amplio rango de variación morfológica, la cual está íntimamente ligada a su ciclo de vida y su ecología. Con este grupo de moluscos tenemos la posibilidad de examinar cuales variables ambientales influyen en el crecimiento y la forma de sus conchas. De los métodos aplicados en este estudio, el más preciso fue Shepherd (SLCA) para estimar el crecimiento de *Donax punctatostratus* y el de Ault y Erhardt para la mortalidad. Los resultados de la dinámica poblacional de la almeja coquina en isla de la Piedra permitieron conocer que tiene una tasa de crecimiento rápida y una mortalidad moderada debido a las características de su hábitat. Al no existir trabajos previos sobre *Donax punctatostratus* que permitan explicar los efectos del medio ambiente sobre la población, a partir de estudios posteriores será posible tener un conocimiento más completo sobre la biología y ecología de ésta. Es necesario complementar la información realizando estudios sobre el ciclo gametogénico de la especie, lo que permitiría dilucidar los periodos reproductivos, las tallas de diferenciación sexual y de primera madurez sexual, así como los efectos de los parámetros ambientales (i.e. temperatura, fotoperiodo) en la actividad reproductiva.

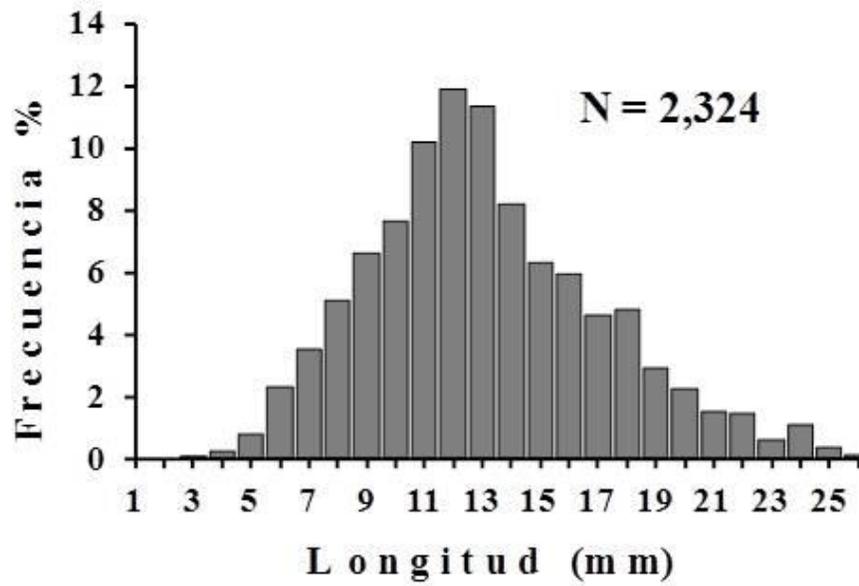


Figura IV.1. Distribución de frecuencias de tallas del total de individuos (nov. 2008 a jun. 2010) de la almeja coquina *Donax punctatostriatus* recolectados en la isla de la Piedra, Sinaloa, México.

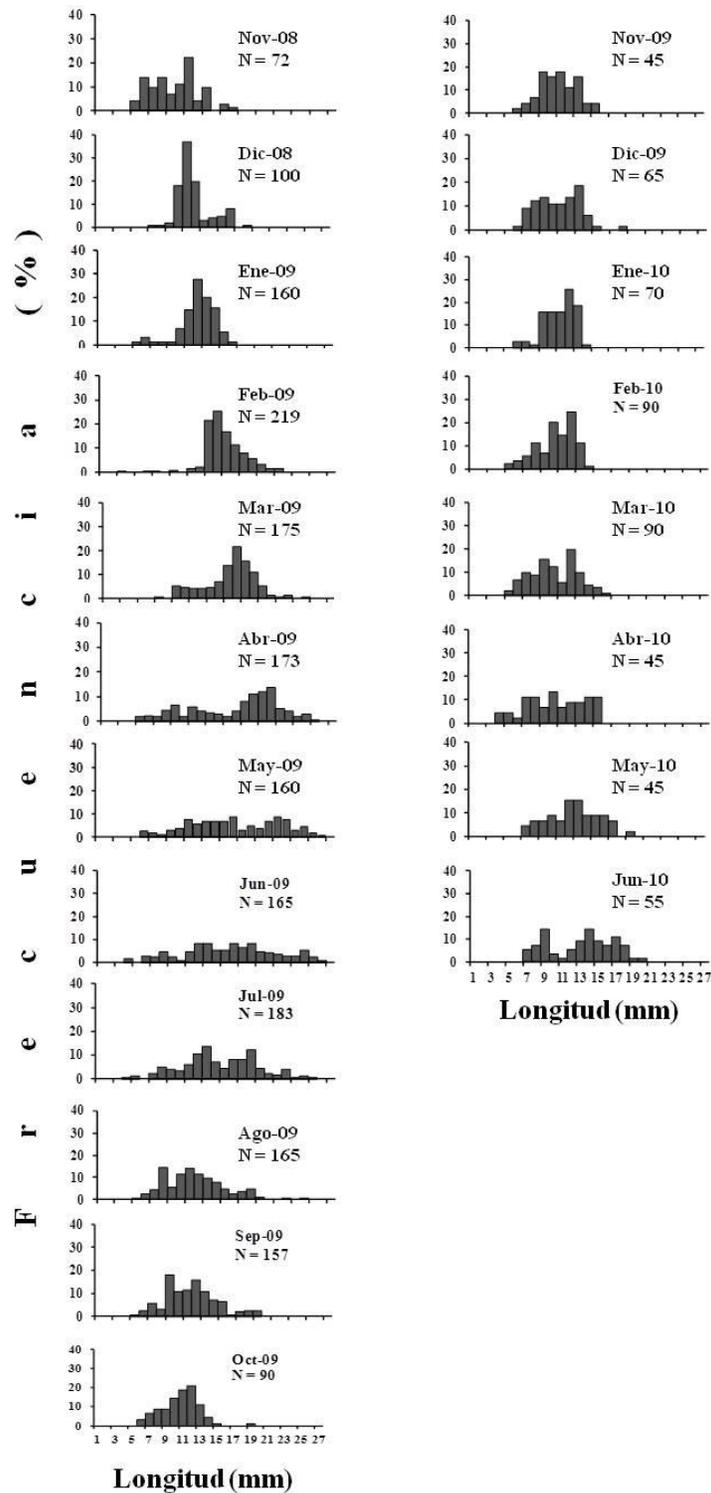


Figura IV.2. Distribución mensual de las frecuencia de tallas de la almeja coquina *Donax punctatostriatus* en la isla de la Piedra, Sinaloa, México.

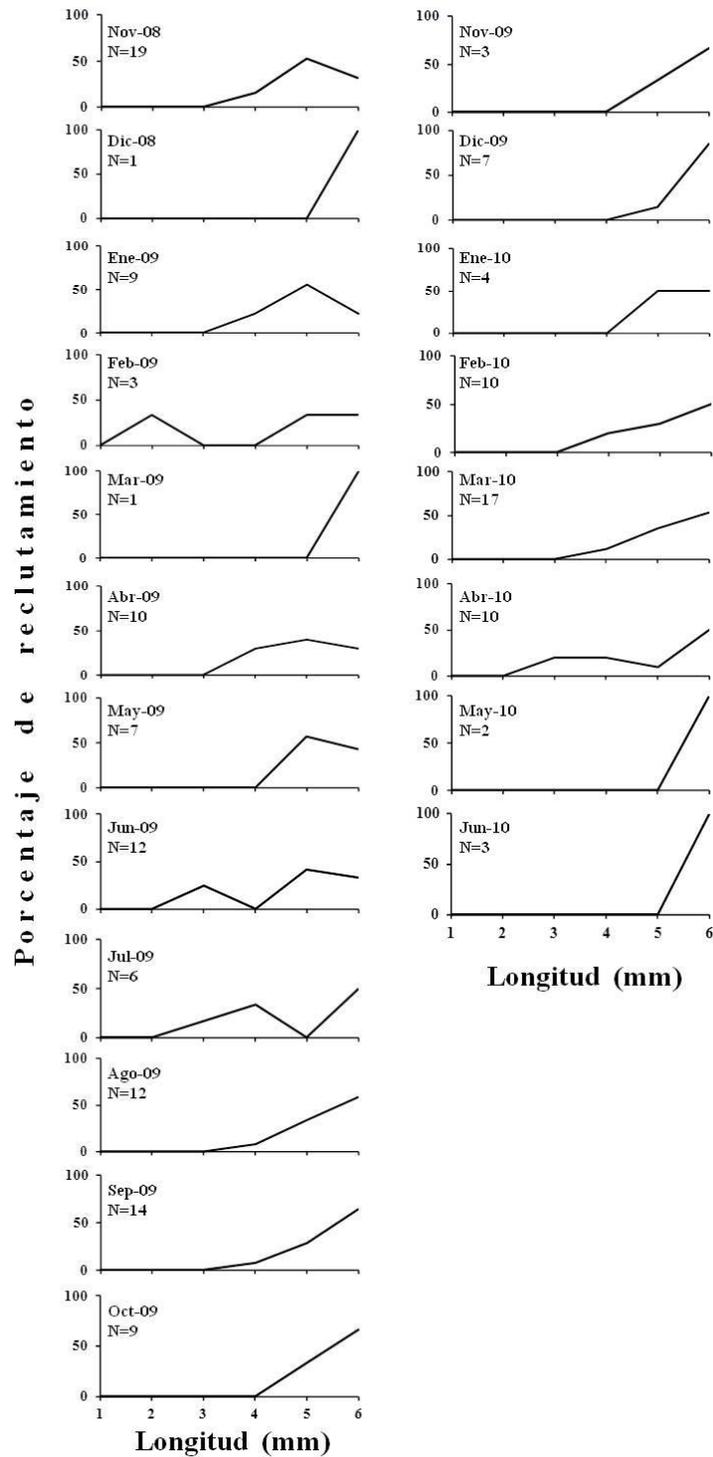


Figura IV.3. Porcentaje de reclutamiento mensual de la almeja *Donax punctatostriatus*, en isla de la Piedra, Sinaloa, México.

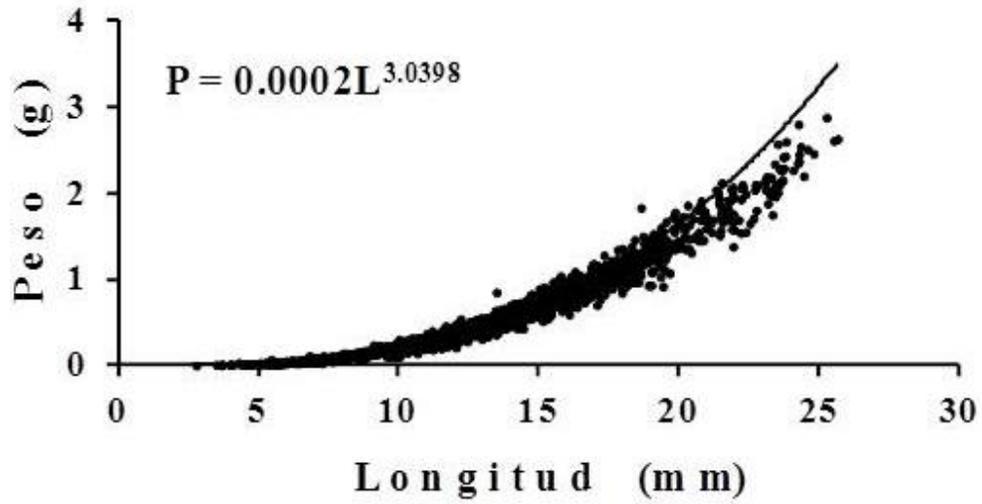


Figura IV.4. Relación largo-peso para el total de los individuos de la almeja coquina *Donax punctatosriatus* en la isla de la Piedra, Sinaloa, México.

Cuadro IV.1. Distribución de tallas de la almeja coquina *Donax punctatosstriatus* de la isla de la Piedra, Sinaloa, México (Nov. 2008 - Jun. 2010).

| Grupo | Número de individuos | Intervalo de tallas (mm) | Moda (mm) | Media \pm desviación estándar |
|------------------|-----------------------------|---------------------------------|------------------|---|
| Total | 2,324 | 2.78 – 25.64 | 11.0 | 12.61 \pm 4.04 |
| Reclutas | 159 | 2.78 – 6.99 | 6.49 | 5.89 \pm 0.88 |
| Juveniles | 959 | 7.00 – 11.99 | 11.0 | 9.91 \pm 1.40 |
| Adultos | 1,206 | 12.00 – 25.64 | 12.5 | 15.64 \pm 2.98 |

Cuadro IV.2. Medidas de tendencia central de los datos mensuales (noviembre 2008 – junio 2010) de *Donax punctatostriatus* en la isla de la Piedra, Sinaloa, México. D.E.= desviación estándar; C.V. = coeficiente de variación.

| | 2008 | | 2009 | | | | | | | |
|-------------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | Nov | Dic | Ene | Feb | Mar | Abr | May | Jun | Jul | Ago |
| Media (mm) | 8.90 | 11.27 | 11.53 | 14.23 | 14.75 | 15.50 | 15.73 | 15.04 | 13.95 | 11.19 |
| D. E. | 2.66 | 1.99 | 2.07 | 2.28 | 2.93 | 4.98 | 4.92 | 5.21 | 4.12 | 3.40 |
| C. V. (%) | 29.8 | 17.6 | 17.9 | 16.0 | 19.8 | 32.1 | 31.2 | 36.6 | 29.5 | 30.4 |

| | 2009 | | | | 2010 | | | | | |
|-------------------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|------|-------|-------|
| | Sep | Oct | Nov | Dic | Ene | Feb | Mar | Abr | May | Jun |
| Media (mm) | 10.97 | 10.15 | 10.22 | 10.17 | 10.34 | 9.78 | 9.65 | 9.95 | 12.03 | 12.56 |
| D. E. | 2.97 | 2.23 | 2.07 | 2.48 | 1.79 | 1.99 | 2.57 | 3.21 | 2.91 | 3.53 |
| C. V. (%) | 27.0 | 21.9 | 20.3 | 24.3 | 17.3 | 20.3 | 26.6 | 31.3 | 24.2 | 28.1 |

Cuadro IV.3. Parámetros de las relaciones peso-largo y biométricas de la coquina *Donax punctatostratus* de la Isla de la Piedra, Sinaloa, México. N = número de individuos; A = alto (mm); An = ancho (mm); L = longitud (mm); P = peso (g); E.E. = error estándar; IC = intervalos de confianza; * = $P < 0.05$.

| Relación biométrica | N | Ecuación Biométrica | Coefficiente de determinación | E.E. de b (95% I.C. de b) | Relación (prueba t) |
|---------------------|-------|--|-------------------------------|---------------------------|---------------------|
| ¹ L/P | 2,324 | $P = 0.0002L^{3.04}$ | 0.97* | 0.01 (3.019 – 3.059) | Isométrico |
| ² L/P | 159 | $P = 0.00008L^{3.43}$ | 0.84* | 0.12 (3.193 – 3.668) | Alométrico + |
| ³ L/P | 959 | $P = 0.0001L^{3.28}$ | 0.91* | 0.03 (3.224 – 3.353) | Alométrico + |
| ⁴ L/P | 1,206 | $P = 0.0005L^{2.66}$ | 0.94* | 0.02 (2.624 – 2.699) | Alométrico - |
| ⁵ L/A | 841 | $\text{Log A} = -0.202 + 1.023 \text{ Log L}$ | 0.94* | 0.009 (1.005 – 1.041) | Isométrico |
| ⁵ L/An | 841 | $\text{Log An} = -0.239 + 0.922 \text{ Log L}$ | 0.84* | 0.01 (0.895 – 0.949) | Alométrico - |
| ⁵ A/An | 841 | $\text{Log An} = -0.054 + 0.900 \text{ Log A}$ | 0.93* | 0.008 (0.884 – 0.917) | Alométrico - |

1= todos; 2= reclutas; 3= juveniles; 4, 5 = adultos.

Cuadro IV.4. Estimaciones con L máxima fija a 39 mm de los parámetros de crecimiento L_{∞} (mm) y K (año^{-1}) de la almeja *Donax punctatostriatus*, de la isla de la Piedra, Sinaloa, México.

| Métodos | |
|--|--|
| Shepherd K (año^{-1}) | Wetherall $L_{\infty} - Z/K$ |
| 0.430 | 29.16 - 3.44 |
| 0.420* | 28.28 - 3.19* |

* = Promedios móviles de orden 3

Cuadro IV.5. Estimaciones de la mortalidad natural (M) para la almeja *Donax punctatostriatum* de la Isla de la Piedra, Sinaloa, México.

| Método | Mortalidad natural |
|------------------------|---------------------------|
| Ault y Erhardt | 0.84 |
| Beverton y Holt | 1.15 |
| Pauly | 0.88 |

Cuadro IV.6. Estadística descriptiva y relaciones biométricas de especies del genero *Donax*. N = número de individuos; A = alto (mm); An = Ancho (mm); L = longitud (mm); P = peso (g); EE = error estándar; IC = intervalos de confianza.

| Especie (profundidad) | N | L media ± D.E. (min. – máx.) | Relación biométrica | Ecuación biométrica | Coefficiente de determinación (r ²) | E.E. de b (95% I.C. de b) | Relación (prueba t) |
|---|-----|------------------------------|---------------------|------------------------------|---|---------------------------|---------------------|
| ¹ <i>Donax faba</i> (0 m) | 13 | (¿? – 24) | A/L | A = 0.63L + 0.68 | 0.97 | - | Alometría – |
| | | | An/L | An = 0.37L + 0.54 | 0.99 | - | Alometría – |
| | | | P/L | P = 0.22L ^{2.89} | 0.99 | - | Alometría – |
| ¹ <i>D. serra</i> (0 m) | 30 | (¿? – 66) | A/L | A = 0.59L – 0.76 | 0.97 | - | Alometría – |
| | | | An/L | An = 0.42L – 3.48 | 0.99 | - | Alometría – |
| | | | P/L | P = 0.03L ^{3.37} | 0.99 | - | Alometría + |
| ¹ <i>D. sordidus</i> (0 – 5 m) | 22 | (¿? – 30) | A/L | A = 0.62L + 1.89 | 0.87 | - | Alometría – |
| | | | An/L | An = 0.41L – 0.34 | 0.94 | - | Alometría – |
| | | | P/L | P = 0.23L ^{2.93} | 0.98 | - | Alometría – |
| ¹ <i>D. hanleyanus</i> (0 m) | 47 | (¿? – 24) | A/L | A = 0.63L + 0.26 | 0.99 | - | Alometría – |
| | | | An/L | An = 0.48L – 0.24 | 0.97 | - | Alometría – |
| | | | P/L | P = 0.11L ^{3.09} | 0.99 | - | Alometría + |
| ² <i>D. variabilis roemeri</i> | - | (¿? – 24) | P/L | P = 0.00047L ^{2.65} | - | - | Alometría – |
| ³ <i>D. semistriatus</i> | 255 | 27.37±4.62 (17.40 – 42.80) | P/L | P = 0.00006L ^{3.17} | 0.92 | 0.057 (3.06 - 3.28) | Alometría + |
| ³ <i>D. trunculus</i> | 740 | 27.25±5.52 (16.00 – 44.00) | P/L | P = 0.0006L ^{2.57} | 0.99 | 0.049 (2.47 - 2.67) | Alometría – |
| ³ <i>D. variegatus</i> | 164 | 31.25±4.51 (21.00 – 40.12) | P/L | P = 0.00002L ^{3.37} | 0.94 | 0.064 (3.25 – 3.50) | Alometría + |
| ⁴ <i>D. semistriatus</i> | 263 | 27.31±4.58 (17.40 – 42.80) | A/L | Log A= -0.36+1.05 Log L | 0.93 | 0.018 (1.015 – 1.085) | Alometría + |
| | | | An/L | Log An= -0.48+0.98 Log L | 0.87 | 0.023 (0.94 – 1.031) | Isométrico |
| ⁴ <i>D. trunculus</i> | 740 | 27.25±5.52 (16.00 – 44.00) | A/L | Log A= -0.67+0.88 Log L | 0.93 | 0.009 (0.871 – 0.905) | Alometría – |
| | | | An/L | Log An= -0.29+0.86 Log L | 0.92 | 0.009 (0.848 – 0.884) | Alometría – |
| ⁴ <i>D. variegatus</i> | 170 | 30.94±4.77 (13.00 – 40.12) | A/L | Log A= -0.25+0.93 Log L | 0.91 | 0.023 (0.895 – 0.984) | Alometría – |
| | | | An/L | Log An= -0.79+1.12 Log L | 0.90 | 0.029 (1.065 – 1.179) | Alometría + |

Cuadro IV.6. Continúa.

| Especie (profundidad) | N | L media ± D.E. (min. – máx.) | Relación biométrica | Ecuación biométrica | Coefficiente de determinación (r ²) | E.E. de b (95% I.C. de b) | Relación (prueba t) |
|--|------|------------------------------|---------------------|------------------------------|---|---------------------------|---------------------|
| ⁵ <i>Donax trunculus</i> (0.5+1.0m) | 1975 | 25.08±4.69 (8.91 – 40.03) | P/L | P = 0.0003L ^{2.69} | 0.96 | 0.012 (2.67 – 2.72) | Alometría - |
| ⁵ <i>D. trunculus</i> (1.5+2.0m) | 1167 | 25.71±5.28 (11.88 – 41.14) | P/L | P = 0.0003L ^{2.75} | 0.94 | 0.020 (2.71 – 2.79) | Alometría - |
| ⁵ <i>D. trunculus</i> (3.0+6.0m) | 2917 | 28.55±5.22 (10.40 – 44.27) | P/L | P = 0.0004L ^{2.70} | 0.95 | 0.011 (2.68 – 2.72) | Alometría - |
| ⁵ <i>D. trunculus</i> (0.5+1.0m) | - | - | A/L | A = 0.822 L ^{0.88} | 0.96 | 0.004 (0.874 – 0.889) | Alometría - |
| | | | An/L | An = 0.221 L ^{1.12} | 0.91 | 0.008 (1.104 – 1.135) | Alometría + |
| ⁵ <i>D. trunculus</i> (1.5+2.0m) | - | - | A/L | A = 0.800 L ^{0.88} | 0.96 | 0.005 (0.879 – 0.898) | Alometría - |
| | | | An/L | An = 0.250 L ^{1.07} | 0.90 | 0.011 (1.057 – 1.099) | Alometría + |
| ⁵ <i>D. trunculus</i> (3.0+6.0m) | - | - | A/L | A = 0.780 L ^{0.89} | 0.97 | 0.003 (0.892 – 0.903) | Alometría - |
| | | | An/L | An = 0.326 L ^{0.99} | 0.91 | 0.006 (0.987 – 1.010) | Isométrico |
| ⁶ <i>D. striatus</i> | 282 | 13.11±5.26 (3.48 – 28.24) | A/L | A= -0.182+0.98L | 0.99 | 0.005 | Alometría - |
| | | | An/L | An= -0.549+1.13L | 0.98 | 0.009 | Alometría + |
| | | | An/A | An= -0.340+1.14A | 0.98 | 0.007 | Alometría + |
| ⁶ <i>D. denticulatus</i> | 285 | 15.62±5.77 (3.94 – 24.39) | A/L | A= -0.178+1.005L | 0.99 | 0.003 | Isométrico |
| | | | An/L | An= -0.435+1.028L | 0.98 | 0.006 | Alometría + |
| | | | An/A | An= -0.252+1.022A | 0.99 | 0.006 | Alometría + |

1 = McLachlan *et al.* 1995; 2 = Belmar-Pérez y Guzmán del Prío, 1997; 3 = Gaspar *et al.* (2001); 4 = Gaspar *et al.* (2002a); 5 = Gaspar *et al.* (2002b); 6 = Ocaña y Fernández (2011).

Cuadro IV.7. Estimaciones de los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy determinados en especies del género *Donax*.

| Especie | Región | Talla máxima (mm) | Método | K Año ⁻¹ | L _∞ (mm) | Referencia |
|---------------------------------|---|-------------------|------------------------|---------------------|---------------------|--|
| <i>Donax variabilis roemeri</i> | Tuxpan, Veracruz, México | 24 | Progresión modal | 0.520 | 37.8 | Belmar Pérez y Guzmán del Prío (1995) |
| <i>D. trunculus</i> | Costa oeste de España | 36 | Anillos de crecimiento | 0.71 | 41.8 | Ramón <i>et al.</i> (1995) |
| <i>D. trunculus</i> | Costa oeste de España | 36 | Frecuencia de tallas | 0.58 | 46.0 | Ramón <i>et al.</i> (1995) |
| <i>D. trunculus</i> | Costa sur de Portugal | 44 | Anillos de crecimiento | 0.58 | 47.3 | Gaspar <i>et al.</i> (1999) |
| <i>D. dentifer</i> | Bahía de Málaga, Colombia | 30.5 | Marcaje y recaptura | 0.624 | 29.3 | Riascos y Urban (2002) |
| <i>D. serra</i> | Costa de Namibia | 82 | Marcaje y recaptura, | 0.274 | 82 | Laudien <i>et al.</i> (2003) |
| <i>D. denticulus</i> | Ensenada La Guardia, Venezuela | 30 | Progresión modal | 1.79 | 30.0 | Marcano <i>et al.</i> (2003) |
| <i>D. obesolus</i> | Sarapampa, Perú | 31 | Frecuencia de Tallas | 0.991 | 33.7 | Aguirre-Velarde y Mendo-Aguilar (2008) |
| <i>D. hanleyanus</i> | Mar de las Pampas, costa del Atlántico, Argentina | 44 | IFM* | 0.410 | 44 | Herrmann <i>et al.</i> , (2009) |
| <i>D. hanleyanus</i> | Mar de las Pampas, costa del Atlántico, Argentina | 40 | Frecuencia de tallas | 0.470 | 44 | Herrmann <i>et al.</i> , (2009) |
| <i>D. hanleyanus</i> | Faro Querandí, costa del Atlántico, Argentina | 40 | Frecuencia de tallas | 0.480 | 44 | Herrmann <i>et al.</i> , (2009) |
| <i>D. punctatostriatius</i> | Isla de la Piedra, Sinaloa, México | 25.64 | Frecuencia de tallas | 0.430 | 39 | Este estudio |

* = Método de marcado fluorescente *in situ*.

CICLO REPRODUCTIVO DE *Donax punctatostriatatus* (BIVALVIA: DONACIDAE) EN UNA PLAYA DEL SUR DE SINALOA, MÉXICO

RESUMEN

Se describe el ciclo gametogénico, el periodo reproductivo, proporción sexual y la talla mínima de madurez sexual de una población de la almeja coquina *Donax punctatostriatatus* recolectada en una playa arenosa al sur del estado de Sinaloa, durante enero 2009 a junio 2010. De un total de 880 almejas el 95.4% fueron diferenciadas sexualmente, el 3.2% no presentó desarrollo gonadal y en el 1.4% no se determinó el sexo debido a la presencia de un trematodo del género *Postmonorchis* sp, gusano que se encontró dentro del tejido gonadal. La longitud total osciló entre 3.5-25.64 mm ($\bar{x} = 13.51$, D.E. = ± 4.47 mm). La proporción de sexos no fue significativamente diferente de 1:1 en toda la población ($p > 0.05$). La talla mínima de madurez sexual (L_{50}) se estimó mediante la ojiva de selectividad ajustada al modelo logístico, para ambos sexos $L_{50} = 12.03$ mm, en hembras $L_{50} = 12.14$ mm y en machos $L_{50} = 12.63$ mm. Se propone un ciclo gametogénico con seis estadios de madurez (0-V). La población es reproductivamente activa durante todo el año con un desove continuo, con picos en abril, julio y septiembre del 2009. El ciclo gametogénico empezó en marzo durante el periodo de temperaturas templadas (21-23°C) con rápida maduración de los gametos en ambos sexos, a finales de octubre y noviembre un nuevo ciclo comenzó cuando el 50% de los individuos estaban en el estadio desovado (V) con una temperatura promedio del agua entre 25-28°C coincidiendo con el periodo templado-cálido. Los meses con mayor actividad gametogénica, correspondieron con los aumentos de la temperatura promedio del agua y el fotoperiodo. El periodo más intenso de reclutamiento fue de julio-octubre 2009 coincidiendo con los promedios más altos de temperatura (28-31°C). Las variaciones del fotoperiodo mostraron valores altos de correlación de Pearson con la proporción de los machos maduros (0.67) y en los individuos maduros de ambos sexos (0.62), mientras que la relación entre la temperatura promedio del agua y la madurez de los individuos siempre fue baja.

Palabras clave: almeja coquina, reproducción, madurez sexual, *Postmonorchis* sp., golfo de California.

ABSTRACT

This work describes the gametogenic cycle, the sex ratio and minimum size at sexual maturity of a population of the coquina clam *Donax punctatostriatus* from a sandy beach of the southern Sinaloa coast from January 2009 to June 2010. A total of 880 clams were used to describe the gametogenic, 95.4% were sexually differentiated, 3.2% had no gonadal development and in 1.4% the sex was not determined due to the presence of a parasitic fluke worm *Postmonorchis* sp. This worm was found in the gonadal tissue. The total length ranged from 3.5-25.64 mm ($\bar{x} = 13.51$, $SD = \pm 4.47$ mm). The sex ratio was not significantly different from 1: 1 in the whole population ($p > 0.05$). The minimum size at maturity (L_{50}) was estimated by the selectivity curve adjusted to the logistic model. For both sexes $L_{50} = 12.03$ mm, in females $L_{50} = 12.14$ mm and in males $L_{50} = 12.63$ mm. A gametogenic cycle with six stages (0-V) is proposed. The population has reproductive activity throughout the year with continuous spawning and peaks in April, July and September of 2009. The gametogenic cycle began in March during a period of lower water temperatures (21-23 °C) when a rapid maturation of gametes is evident in both sexes. In late October and during November a new cycle began when 50% of the individuals were in the spawning stage (V) coinciding with higher water temperatures 25-28 °C. The months with the highest gametogenic activity correspond to the increase of the average water temperature and the photoperiod. The most intense recruitment period was July-October 2009 when the highest average temperature (28-31 °C) was recorded. Variations of photoperiod showed high values of the Pearson correlation coefficient with proportion of mature males (0.67) and mature individuals of both sexes (0.62), while the correlation values between water temperature and average maturity of the individuals was always low.

Keywords: coquina clam, reproduction, sexual maturity , *Postmonorchis* sp, California gulf.

INTRODUCCIÓN

La almeja coquina *Donax punctatostriatus* habita la zona de barrido del intermareal en arenas de grano medio del Pacífico mexicano. Su distribución geográfica comprende desde Isla de Cedros, Baja California sur (28.1°N), la Laguna San Ignacio (26.8°N), Bahía Choya, Sonora (31.4°N) hasta Manzanillo, Colima (19.1°N) (Coan y Valentich-Scott, 2012). Esta especie es filtradora suspensívora y sus poblaciones, como en otros donácidos, son temporalmente abundantes y son excelentes enterradores adaptados a la zona de rompientes de las playas (Gaspar *et al.* 1999; Herrmann *et al.* 2009).

Uno de los principales eventos de la dinámica poblacional de una especie es sin duda la reproducción. Los donácidos, como en la mayoría de los bivalvos, tienen sexos separados y la proporción sexual es cercana a la igualdad (1M:1H), aunque en algunas ocasiones los machos son sensiblemente más abundantes (Ansell 1983). Las etapas de madurez de la gametogénesis se han descrito de acuerdo a la apariencia de la gónada (i.e. color, textura, tamaño) y al desarrollo que presentan las células sexuales (Tirado y Salas 1999; Laudien *et al.* 2001; Gil y Thomé 2004). Se han descrito seis estadios de madurez del ciclo gametogénico para *Donax peruvianus* (Huaraz e Ishiyama 1980) y *D. trunculus* (Gaspar *et al.* 1999). En otras especies se han definido cuatro estadios, como en el caso de *D. serra* (Laudien *et al.* 2001) y *D. variabilis* (Cobb *et al.*, 2011). Algunas especies del género *Donax* (e.g. *D. vittatus*, *D. trunculus*, *D. serra*, *D. hanleyanus*, *D. cuneatus*) revelan diferencias en la biología reproductiva; esas diferencias son principalmente influidas por el medio ambiente (Ansell 1983).

Los trabajos enfocados en la relación entre la reproducción y las variables ambientales señalan que la temperatura, el fotoperiodo y la disponibilidad de alimento son los factores más influyentes en el inicio y la duración de la reproducción (desove) de los bivalvos (Dinamani 1987; Devauchelle y Mingant 1991; Ruiz *et al.* 1992). Los cambios estacionales de los diferentes estadios de madurez pueden estar relacionados con cualquier variable ambiental que pueda intervenir en la reproducción sexual (Paulet 1990). Esta relación es distinta en aguas tropicales y templadas. En los trópicos, la gametogénesis es comúnmente continua debido a la poca fluctuación de la temperatura y a la disponibilidad de alimento, mientras que en zonas templadas la gametogénesis tiene

un patrón cíclico definido porque ambas variables fluctúan considerablemente a lo largo del año (Urban 2000; Riascos y Urban 2002; Fabioux *et al.*, 2005; Chávez-Villalba *et al.*, 2008). En muchas especies de bivalvos la determinación del sexo comienza con la diferenciación gonadal, que se activa durante el desarrollo embrionario inicial. En los bivalvos marinos, el sexo no es determinado hasta que se diferencian las células germinales, ya sea en la etapa larval o en los juveniles (Paz *et al.*, 2001). Los donácidos, al igual que muchas especies de bivalvos de aguas tropicales y subtropicales, llegan a ser sexualmente maduras a los pocos meses de asentarse. Por ejemplo, en el caso de *Donax hanleyanus* la diferenciación sexual ocurre entre los 2-4 meses, contrario a las especies de latitudes altas, como *D. vittatus* y *D. trunculus*, las cuales alcanzan la madurez en su primer año de vida (Ansell 1983).

En el Pacífico mexicano se han realizado estudios sobre el ciclo reproductivo de bivalvos de importancia comercial, donde se relacionan las variables ambientales que influyen en la reproducción. En el caso del mejillón *Modiolus capax* de la bahía de los Ángeles, Baja California (29°N), se observó que la gametogénesis y la liberación de gametos (desove) estuvieron relacionadas con la temperatura más alta registrada (26-29°C) en la bahía (Garza-Aguirre y Bückle-Ramírez 1989). También el ciclo reproductivo del berberecho gigante, *Laevicardium elatum*, de bahía Concepción, Baja California Sur (26°30'-26°55'N), presentó una clara estacionalidad relacionada con la temperatura, el periodo inactivo ocurrió en los meses de junio a agosto cuando la temperatura osciló entre 28-30°C, y el desove inició en octubre cuando la temperatura disminuyó (18-23°C) (Villalejo-Fuerte *et al.* 1996).

En otras regiones del mundo se presentan fenómenos similares. Por ejemplo Rose *et al.* (1990) encontraron que la población de la ostra perlera *Pinctada maxima* de la playa Eighty-Mile de la costa oeste de Australia (18°30'-19°50'S) presentó diferentes estadios de desarrollo gonadal relacionados con las variaciones en la temperaturas del agua (18-32°C); el desove ocurría en los meses más fríos. Sin embargo, en otros casos la relación entre la temperatura y la gametogénesis pueden tener resultados contrastantes como en el caso de una población de la ostra *Crassostrea virginica*, en cuatro localidades (41°10', 41°08', 41°07', 41°06') de Long Island Sound, Connecticut, donde la

gametogénesis ocurrió bajo diferentes regímenes de temperatura y el desove inició cuando la temperatura estaba por arriba de los 20°C (Brousseau 1995).

En el caso de la coquina *Donax serra* se ha demostrado la importancia de la temperatura como una variable ambiental de gran influencia en su reproducción. Las poblaciones de esta almeja, en dos playas de Namibia (22°47'S y 22°59'S), iniciaron el desove cuando la temperatura estaba entre 12-20°C (Laudien *et al.* 2001). En otras especies, como en *D. variabilis* en dos playas de la costa central del golfo de Florida (27°55'N y 27°48'N), el ciclo reproductivo es continuo con rangos de temperatura de 12-32°C, sin aparente relación con la temperatura (Cobb *et al.* 2011). Algunos trabajos también hacen referencia sobre la importancia del fotoperiodo sobre el inicio y la duración de la gametogénesis, como en la escalopa *Pecten maximus* (Devauchelle y Mingant 1991) y el ostión *Crassostrea gigas* (Fabioux *et al.* 2005).

Los trabajos enfocados en la reproducción de bivalvos del Pacífico mexicano han sido realizados principalmente en especies de importancia comercial como *Modiolus capax* (Garza-Aguirre y Bückle-Ramírez 1989), *Pteria sterna* (Díaz y Bückle-Ramírez 1996), *Laevicardium elatum* (Villalejo-Fuerte *et al.* 1996), *Atrina maura* (Rodríguez-Jaramillo *et al.* 2001; Ángel-Pérez *et al.* 2007) y *Crassostrea corteziensis* (Chávez-Villalba *et al.* 2008). El conocimiento de la actividad reproductiva es necesario para identificar los periodos de desove y de reposo, información que se requiere para regular el manejo del recurso por usuarios y administradores. Existen algunos bivalvos aparentemente sin interés comercial alguno, como la almeja coquina *D. punctatostriatus*, que no han sido objetos de este tipo de estudio. Aunque hoy en día sus conchas son frecuentemente utilizadas en la elaboración de artesanías o como piezas de ornato, también son utilizadas para autoconsumo por las poblaciones locales. En determinadas épocas del año, principalmente cuando son abundantes y de talla considerable, representan un recurso potencial importante, del cual se requiere un conocimiento integral como una especie alternativa. Por este motivo, el presente trabajo describe el ciclo gametogénico, el periodo reproductivo, la proporción sexual y la talla mínima de madurez sexual de una población de la almeja coquina *D. punctatostriatus* de una playa arenosa al sur de Sinaloa. Además, se analizó la relación entre algunas variables

ambientales (temperatura y fotoperiodo) y la reproducción. Esta es la primera descripción del ciclo gametogénico de este bivalvo que contribuye al conocimiento de su dinámica poblacional y eventualmente al manejo de este recurso en esta región del Pacífico mexicano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio. La Isla de la Piedra es una playa arenosa localizada al sur del puerto de Mazatlán, Sinaloa, México (ver sección área de estudio, Figura B).

Trabajo de Campo. Los muestreos fueron realizados de enero 2009 a junio 2010 en la zona de barrido del intermareal de la playa durante la bajamar diurna. Se recolectaron mediante muestreo directo entre 25 a 30 individuos abarcando todas las clases de talla. Los individuos fueron colocados en un recipiente con agua de mar y transportados al laboratorio para su posterior análisis.

Trabajo de Laboratorio. De cada individuo se registró la longitud del margen antero-posterior de la concha, utilizando un vernier digital con 0.01mm de precisión. Antes de fijar el tejido de las gónadas con una solución de agua destilada y formaldehído al 10% para el proceso de la técnica histológica, se colocó una calza entre las valvas para asegurar una adecuada preservación de las partes blandas.

En los individuos pequeños (<15mm), se removió toda la masa visceral junto con el tejido gonadal y en los de mayor talla se removió parcialmente el pie, para después ser deshidratados a través de una serie de concentraciones de etanol (50, 80, 96, 100%), se aclararon con xileno y luego fueron embebidos en parafina. Posteriormente se hicieron cortes seriados de 5 μ de espesor, se montaron en portaobjetos y se tiñeron con el método hematoxilina de Harris y eosina para contrastar las estructuras celulares (López-Fraga *et al.* 1997).

Los cortes histológicos del tejido gonadal se observaron en un microscopio óptico (Carl Zeiss) empleando los aumentos de 10x, 25x y 40x. Las observaciones directas del tejido gonadal de *D. punctatostriatus* y la información de estudios previos sobre el ciclo reproductivo de *D. peruvianus* (Huaraz e Ishiyama 1980) y a *D. trunculus* (Gaspar *et al.*

1999) permitieron establecer los estadios de madurez de esta almeja y los periodos reproductivos de la población en el área de estudio. En este caso en particular estas etapas de madurez concordaron con la histología de la almeja coquina observada. Las características microscópicas de los estadios de ambos sexos se describen en el cuadro V.1 y se ilustran en las figuras V.1, V.2 y V.3.

Características de la gónada. Las gónadas de hembras y machos se encuentran en la masa visceral y están conformadas por numerosos folículos o alvéolos. En estos se lleva a cabo la gametogénesis. La parte externa de los alvéolos está compuesta de tejido conectivo, el cual proporciona sostén, y están limitados por el tejido muscular liso. En la parte interna de los alvéolos se encuentra una membrana basal en la que yacen dos tipos de células: a) las germinativas, que dan origen a las células sexuales, es decir, ovogonias en las hembras y espermatogonias en los machos y, b) las glucogénicas o foliculares (células nutritivas), cuya función es almacenar material de reserva como lípidos y glicoproteínas que sirven a la maduración de las células sexuales en la gametogénesis y en el desove ayudan a reabsorber las células remanentes que no fueran expulsadas.

Análisis de los datos. Se determinó la proporción sexual del total de individuos y de los diferentes estadios de madurez. Para probar la hipótesis nula de una proporción macho 1:1 hembra, se realizó una prueba Chi cuadrada (χ^2 ; $\alpha=0.05$) de acuerdo a la formula de Zar (2010):

$$\chi^2 = \sum [(O - E)^2] / E$$

donde O es la frecuencia observada y E es la frecuencia esperada.

Se estimó la talla media de primera madurez sexual (L_{50} o L_m), esto es, la talla en la cual el 50% de todos los individuos son sexualmente maduros. Se tomaron los datos de la frecuencia de tallas de las hembras, los machos y de ambos sexos. El método consistió en aplicar el modelo de la ojiva de selectividad ajustada al modelo logístico, de acuerdo a la fórmula de Gunderson *et al.* (1980):

$$P_x = \frac{1}{1 + e^{ax+b}}$$

donde: P_x = proporción de individuos maduros por clase de talla x . La curva resultante es la proporción de individuos sexualmente maduros vs el largo de la concha. Para obtener las constantes a (ordenada al origen) y b (pendiente) de la regresión, la ecuación se transformo en línea recta:

$$\ln [(1 / P_x) - 1] = (a * x) + b$$

Se calculó la talla del 50% de la población sexualmente maduro mediante la ecuación (King 1995):

$$L_{50} = a / b$$

Se consideraron como individuos maduros los que se encontraron en los estadios maduro III y parcialmente desovado (estadio IV) (Gaspar *et al.* 1999).

Para evaluar la influencia de las variables ambientales sobre la reproducción, se realizó un análisis con el coeficiente de correlación de Pearson (r) entre las variables biológicas, esto es, los individuos maduros (estadios III y IV) de hembras, machos y ambos sexos, y las variables ambientales (fotoperiodo y temperatura promedio). Este análisis se realizó en el programa Minitab 15 (2007).

RESULTADOS

Se recolectaron un total de 880 almejas, de las cuales en 840 (95.4%) se observó el desarrollo gonadal [421 (47.8%) hembras y 419 (47.6%) machos], mientras que 28 (3.2%) correspondieron a individuos indiferenciados sexualmente (Cuadro V.2, Figuras V.1, V.2 y V.3). En el caso de los doce individuos restantes (1.4%) no fue factible su determinación sexual, posiblemente a la presencia de un parásito (trematodo) dentro del tejido gonadal que no permitió la determinación del sexo.

Distribución de tallas. El rango de talla de la longitud de la concha en la población total fue de entre 3.5-25.64 mm ($\bar{x} = 13.51$, $DE = \pm 4.47$ mm). La talla de las hembras osciló entre 6.3-24.56 mm y la de los machos entre 6.0-25.64 mm. Los individuos indiferenciados sexualmente estuvieron entre los 3.5-9.0 mm (Cuadro V.2). La media fue

consistente en la tendencia de los incrementos de talla entre machos y hembras en los estadios de madurez, y los machos siempre fueron de mayor talla que las hembras. Sin embargo, la moda mostró inconsistencias en los aumentos de las tallas en los estadios parcialmente desovado y desovado. El 6% de las almejas estaban en estadio virginal (0), con rangos de tallas de 6.70-10.30 mm en las hembras y de 6.0-9.70 mm en los machos. El porcentaje mayor (38%) se observó en el estadio parcialmente desovado (IV) con intervalos de tallas de 10.54-23.77 mm en hembras y de 10.69-25.64 mm en machos. El estadio desovado (V) representó el 22%, con tallas entre 10.50-24.56 mm en las hembras y 11.0-23.72 mm en los machos (Cuadro V.2, Figura V.4).

Proporción sexual. De acuerdo a la prueba χ^2 , no existen diferencias significativas en la proporción de la población total, y en las etapas tempranas de madurez (virginal (0), madurez inicial (I) y madurez avanzada (II)), la proporción es H1:1M ($p > 0.05$) (Cuadro V.2.). En las etapas maduro (III) y parcialmente desovado (IV) se inclina hacia los machos ($p < 0.05$), mientras que en la etapa desovado (V) prevalecen las hembras ($p < 0.05$).

Talla mínima de madurez sexual. Los modelos de las curvas logísticas proporcionaron buenos ajustes de los datos, con valores del coeficiente de determinación 0.91 para las hembras, 0.82 para los machos y 0.80 para ambos sexos. La talla mínima de madurez sexual (L_{50}) de la almeja coquina fue de 12.14 mm en las hembras ($a=14.45$, $b=1.190$), los machos 12.63 mm ($a=9.65$; $b=0.764$) y de 12.03 mm para ambos sexos ($a=9.40$; $b=0.781$) (Figura V.5a-c).

Ciclo gametogénico. El análisis histológico demostró que la población de *D. punctatostriatus* fue reproductivamente activa durante el periodo de estudio, pues los seis estadios de madurez sexual estuvieron presentes en la mayoría de los meses. Esta almeja es gonocórica (sexos separados). No se encontraron especímenes hermafroditas durante el periodo de estudio. Las hembras y los machos mostraron sincronía en el ciclo gametogénico en las etapas tempranas de madurez. Una vez iniciada la gametogénesis (estadio I), el desarrollo de la gónada fue progresivo hasta el desove total (V) (Figura V.6). Los individuos vírgenes (estadio 0) de ambos sexos estuvieron presentes en la

mayoría de los meses del periodo de estudio, excepto en febrero, agosto y octubre del 2009, y en enero del 2010.

Considerando todos los muestreos mensuales se encontraron individuos en estadio parcialmente desovado (IV) en el 83% de las muestras, lo cual implica un desove continuo de esta especie. Los meses con pocos individuos en estadio IV (0.60-1.66%) fueron febrero-marzo de 2009 y enero-febrero en 2010. Los picos de desove (mayoría de individuos en estadio IV) ocurrieron en abril-julio y septiembre de 2009, y en marzo de 2010 (Figura V.6). Es importante notar que a pesar de tener un desove continuo en la almeja *D. punctatostriatus*, se observó un patrón del ciclo gametogénico durante los 18 meses de estudio. En el primer año (2009) el ciclo empezó en marzo durante el periodo templado-frío (21-23°C) con rápida maduración de los gametos en ambos sexos; a finales de octubre y noviembre un nuevo ciclo comenzó cuando el 50% de los individuos estaban en el estadio desovado (V) y la temperatura del agua se encontraba entre 25-28°C coincidiendo con el periodo templado-cálido. Los meses con mayor actividad gametogénica, es decir con todos los estadios representados, fueron de marzo-octubre de 2009, esto es, el desarrollo gonadal coincidió con los aumentos de la temperatura promedio del agua (21-29°C) y el fotoperiodo (12-13h). Un ciclo semejante se observó en el segundo año de estudio (2010) a partir del mes de marzo (Figuras V.6, V.7a, V.7b).

Los meses con un mayor reclutamiento (almejas juveniles) fueron de julio-octubre de 2009, coincidiendo con los promedios más altos de temperatura (28-31°C), mientras que en el año 2010 fueron febrero y marzo (Figuras V.6, V.7a, V.7c). Los datos de reclutamiento se tomaron del capítulo de crecimiento de la almeja coquina (ver Cuadro IV.2 y Figura IV.3 del capítulo IV). Es importante mencionar que en el mes de julio del 2009 se observó un gran número de almejas pequeñas de entre 3.0-7.0 mm, que no se reflejó en los datos porque se tomó una submuestra del 25% del total de individuos. El mayor porcentaje de individuos maduros (estadios III y IV) se presentó de abril-julio 2009, hubo una disminución en agosto del mismo año, para luego aumentar en septiembre. En noviembre y diciembre 2009 no hubo presencia de individuos maduros, cuando el fotoperiodo fue más corto, la temperatura promedio del agua y el reclutamiento disminuyeron considerablemente (Figuras V.7a-d).

Relación entre las variables ambientales y la reproducción. El coeficiente de correlación de Pearson entre el porcentaje de individuos maduros de ambos sexos y el fotoperiodo fue de 0.62 y de los individuos machos fue de 0.67, mientras que las hembras obtuvieron un valor bajo (0.32), y no se encontraron diferencias significativas con esta misma variable ($p > 0.05$) (Cuadro V.3). La correlación entre la temperatura y las hembras maduras obtuvo un valor negativo (-0.12), mientras que en el caso de los machos y de ambos sexos se obtuvieron valores bajos, en los tres casos no se encontraron diferencias significativas.

Endoparásito. En doce individuos (1.4%) se observó la presencia de un gusano alargado, con una ventosa terminal grande (oral) y otra en posición ventral (ventosa redondeada, pequeña) (Figura V.8). Por sus características, se trata de un trematodo (metacercaria) posiblemente del género *Postmonorchis* sp (Digenea: Monorchidae) (Young 1953; Carella *et al.* 2013). Sin embargo, se requiere una revisión más detallada con el fin de contar con una determinación taxonómica precisa de este parásito. Los gusanos se localizaron en la gónada, esto es, dentro de los folículos. No se encontraron en otro órgano de la almeja. Los individuos infectados aparecieron en los muestreos de marzo-junio y septiembre de 2009, y en junio de 2010, con tallas que oscilaron entre 10.76-24.24 mm (\bar{x} =18.8 mm, DE = \pm 4.3 mm).

DISCUSIÓN

En el presente estudio se describe por primera vez varios aspectos de la biología reproductiva (i.e. ciclo gametogénico, proporción sexual y talla mínima de madurez sexual) de la almeja coquina *Donax punctatostratus* en la isla de la Piedra. Esta almeja representa una alternativa de consumo potencial en el Pacífico mexicano y cualquier generación de información permitirá sugerir un adecuado manejo y aprovechamiento del recurso.

El análisis de la proporción de sexos reveló que puede considerarse 1:1, ya que las observaciones de toda la población no indicaron diferencias significativas. Esto mismo ocurre con otras especies como *D. peruvianus* en playa de Jahuay, Perú (Huaraz e

Ishiyama 1980), *D. trunculus* en el Faro, sur de Portugal (Gaspar *et al.* 1999), *D. venustus* y *D. semistriatus* en Málaga, España (Tirado y Salas 1999). En otros casos la proporción de machos supera a la de las hembras como en las coquinas *D. semistriatus* y *D. trunculus* en Idku, Egipto (Ibrahim *et al.* 2015). En este estudio los machos superaron en número a las hembras en los estadios de madurez maduro (III) y parcialmente desovado (IV), contrario a lo que ocurrió en los individuos desovados (V) donde las hembras excedían en número a los machos. Esto posiblemente se deba a que los machos desovan tempranamente comparativamente con las hembras como estrategia reproductiva, esto es, al momento del desove de las hembras siempre habrá esperma disponible para reproducirse, cuando las hembras se encontraron en el estadio desovado (V), muy pocos machos compartían esa etapa, la gran mayoría estaban en los estadios tempranos de la gametogénesis.

El inicio del desarrollo gonadal y el posterior desove pueden depender de varios estímulos ambientales; sin embargo, los individuos deben alcanzar cierta talla o edad para ser capaces de reproducirse (King 1995). Los donácidos de aguas templadas como *D. vittatus* maduran aproximadamente un año después de su asentamiento, mientras que las especies de aguas tropicales llegan a ser sexualmente maduros a los pocos meses después de asentarse (i.e. *D. hanleyanus*) (Ansell 1983). En el caso de *Donax punctatostratus* las tallas mínimas de primera madurez estimadas para los individuos hembras (12.14 mm), machos (12.63 mm) y ambos sexos (12.03 mm) con las curvas logísticas fueron consistentes en los tres casos, esto es, alcanzo su madurez aproximadamente durante su primer año de vida. En otras especies como *D. gouldii* en la costa sur de California, se ha registrado que las tallas de los individuos en la etapa de desovado se encontraron entre 12-16 mm (Coe 1955). En otros casos como *D. trunculus* en la costa sur de Portugal alcanzó su madurez sexual en el primer año de vida (13-21 mm) (Gaspar *et al.* 1999).

Los estímulos o la combinación de éstos induce a la actividad del desarrollo gonadal, los factores externos como el fotoperiodo, la salinidad, la disponibilidad de alimento y la temperatura pueden disparar el comienzo y la finalización del ciclo gametogénico (King 1995). La gametogénesis de las especies de aguas templadas, donde la temperatura y el alimento varían estacionalmente, presenta un patrón discontinuo

mientras que los bivalvos de aguas tropicales en muchas especies es normalmente continua porque la temperatura y la disponibilidad de alimento varían poco durante el año (Urban 2000). Algunas especies pueden presentar estos dos patrones combinados como el ostión *Crassostrea corteziensis* en bahía Ceuta, Sinaloa, su inicio y terminación es cuando incrementa o decrece la temperatura y, una vez iniciado, es continuo durante nueve meses con varios periodos de desove (Chavez-Villalba *et al.* 2008). Este patrón de la gametogénesis que presentó la ostra *C. corteziensis* fue muy similar con la almeja *D. punctatostriatus*, en este caso fueron ocho meses de actividad gametogénica (marzo-octubre 2009).

Un factor relevante es la disponibilidad de alimento porque significa tener energía para el buen funcionamiento de los procesos fisiológico de los organismos (i.e. crecimiento somático y gonadal). La alimentación es por la cual las especies regulan su desarrollo, y esta está relacionada a los cambios de la temperatura (incrementos o disminución. Esto es particularmente importante ya que en organismos ectotermos (poiquilotermos), como es el caso de los bivalvos, la temperatura influye en la mayoría de los procesos fisiológicos, como el inicio y la duración de la gametogénesis y de la reproducción (Rodríguez-Jaramillo 2014). Algunas especies almacenan reservas energéticas en sus tejidos y las utilizan posteriormente para los procesos reproductivos, independientemente de la disponibilidad de alimento en el medio ambiente. En los bivalvos, los lípidos, los carbohidratos y otras sustancias de reserva pueden ser almacenados en diferentes tipos de células somáticas (Rodríguez-Jaramillo 2014). Esto puede explicar, en el caso de *D. punctatostriatus*, la continúa actividad gametogénica observada en el periodo de estudio. La prolongada disponibilidad de alimento ayuda a mantener la energía necesaria para un incesante desarrollo gonádico. Esto es debido a que la disponibilidad de alimento en latitudes tropicales es más estable y constante durante el ciclo anual. Por lo tanto, las especies presentan actividad reproductiva todo el año, tratando de asegurar que su progenie tenga alimento disponible en el medio. Sin embargo, a pesar de esa homogeneidad ambiental, se presentan afloramientos o picos del fitoplancton en algunas épocas del año donde podría asegurar suficiencia alimentaria para su progenie (larvas) y muy probablemente sincronicen ese momento para llevar a cabo el

desove. En otros casos las surgencias hacen que existan nutrientes en la superficie del agua induciendo la disponibilidad de alimento (Urban 2000).

Los cambios estacionales en la gametogénesis pueden estar relacionados con cualquier variable ambiental que pueda influir en la reproducción, particularmente en el proceso de desove. En este trabajo la proporción de las hembras maduras fueron inversamente correlacionadas a la temperatura, mientras que en los machos y en ambos sexos tuvieron una correlación muy baja con esta misma variable ambiental. Como ya se mencionó anteriormente, esto se debe a que las especies tropicales tienen un desove continuo y prolongado por lo cual no requieren de grandes variaciones de la temperatura del agua (King 1995). Por otro lado, la madurez de los individuos de la coquina estuvo correlacionada con los cambios en la duración diaria de la luz del día y la oscuridad (fotoperiodo) durante el periodo de estudio. La duración de esta variable (fotoperiodo diario), o los cambios estacionales de éste, puede ser uno de los factores que participan en la estimulación iniciando o regulando la velocidad de crecimiento (desarrollo) de las gónadas (Gonor 1973).

En condiciones de laboratorio los resultados de la correlación entre el desove y los cambios de temperatura pueden ser contrastantes. En el caso de *Donax trunculus* el inicio del desove se logró manipulando las variaciones de la temperatura y la adición de esperma en el agua; sin embargo, en *D. deltoides*, con esas mismas condiciones no se indujo el desove, por lo que se concluye que el éxito del desove experimental puede ser especies-específico (O'Connor y O'Connor 2011). Mientras que en el ostión *Crassostrea corteziensis* de bahía Ceuta, Sinaloa, la fase inicial de la gametogénesis fue en marzo-abril finalizando en noviembre de acuerdo a la variación de la temperatura (Chávez-Villalba *et al.* 2008). En otros casos, factores como el oxígeno disuelto pueden tener una relación estrecha con la reproducción debido a condiciones muy particulares, como en la especie *D. dentifer* en bahía Málaga, Pacífico colombiano, y esto es debido a la ubicación del área de estudio (desembocaduras de ríos y aberturas de estuarios), además durante el periodo de estudio se presentó el evento El Niño (1997-98) (Riascos y Urban 2002).

Las almejas juveniles (reclutamiento) de *Donax punctatostriatus* se presentaron en todos los meses de este estudio, con un claro incremento en los meses de julio-octubre

2009 y en febrero-marzo de 2010. El patrón de reclutamiento puede ser variable entre diferentes especies de *Donax*, entre localidades, inclusive con la misma especie en diferentes años. Estas diferencias puede deberse a lo impredecible de las condiciones hidrodinámicas de la zona y/o los periodos prolongados de desove (Ansell 1983; Laudien *et al.* 2001). En este caso, este último esquema puede influir en el patrón que presentó *D. punctatostriatum*, por un lado el desove se extendió durante todo el periodo de estudio con un evidente incremento en los meses de abril-septiembre del 2009, dando como resultado un intenso reclutamiento que comenzó en julio del mismo año, a los tres meses del primer pico de almejas desovadas. Considerando este espacio de tiempo, Ansell (1983) mencionó que el periodo larval de *Donax* spp. se ha estimado entre 3-4 semanas, luego se asientan en el submareal somero, y posteriormente las almejas juveniles migran a la zona de barrido de la playa. Muy probablemente los especímenes más pequeños de 3.5-7.0 mm recolectados en este estudio podrían tener entre 2-3 meses de edad.

Se observaron almejas inmaduras (estadios 0 y I), 12 hembras y 13 machos en evidente reabsorción de células sexuales, este fenómeno posiblemente se debió: 1) liberaron sus gametos inmaduros, y 2) no desovaron. En ambos casos seguramente estas almejas (i.e., estadios 0 y I) se sincronizaron con el desove de los individuos maduros cuando la mayoría de la población se encontraba en reabsorción de células remanentes. Esta condición puede estar relacionada a la temperatura del agua y ha sido previamente registrada en otras especies de bivalvos como *Pinctada máxima* (Rose *et al.* 1990), *Donax trunculus* (Gaspar *et al.* 1999) y *Donax serra* (Laudien *et al.* 2001). Garza-Aguirre y Bückle-Ramírez (1989) hacen referencia que en algunas especies de bivalvos pueden reabsorber los gametos recién formados a causa de la variación de la temperatura y la disponibilidad de alimento. Las almejas pequeñas pueden ser vulnerables a los cambios de temperatura y ocurre el fenómeno de liberación de gametos o reabsorción, sincronizándose con el resto de la población.

Con respecto a los gusanos planos que se localizaron consistentemente dentro de los folículos del aparato reproductor de los doce individuos de *Donax punctatostriatum*, afectando la posibilidad de distinguir el sexo. De acuerdo a Young (1953), esto es debido a que estos gusanos absorben los nutrientes que están disponibles para el desarrollo de los

gametos. Estudios previos han demostrado que los trematodos pueden causar esterilidad, pero no afectan la salud de las almejas (Coe 1953; Young 1953; Carella *et al.* 2013), esto es, los individuos infectados no desarrollarán madurez en la gónada, pero le permitirá seguir con las demás actividades fisiológicas. En el caso de *Postmonorchis donacis* una vez que son juveniles entran en el tejido conectivo de la masa visceral y se convierten en esporocistos. Estos incrementan en talla y producen una cercaria con cola, luego en metacercaria para finalmente enquistarse en la base de los sifones, en los márgenes del manto o en las branquias. Los adultos presumiblemente viven en el recto de los peces (Young 1953).

La presencia del gusano plano encontrado en las gónadas de *D. punctatostriatum*, también ha sido registrado en poblaciones como *D. gouldii* (Coe 1953; Winter and Hatch 2010) y *D. variabilis* (Cobb *et al.* 2011). En las playas arenosas del sur de California donde es frecuente encontrar a la almeja *D. gouldii*, se ha reportado la infestación por el trematodo *Postmonorchis donacis* (Young 1953). Este parasito se ha encontrado en la masa visceral del cuerpo y cuando se presenta en grandes cantidades se localizan en las gónadas.

Existen además estudios en los que la histología ha permitido reconocer la presencia de parásitos en distintos órganos e inclusive identificarlos taxonómicamente, lo cual tiene significancia en los casos de hiperparasitismo en especies de importancia comercial como es el caso de *Donax serra* (Tharme *et al.* 1996), *Amiantis purpurata* (Cremonte *et al.* 2001), *Spisula solidissima* (Yungkul y Powell 2004), *D. variabilis* (Cobb *et al.* 2011), y *D. trunculus* (Carella *et al.* 2013). La presencia de esta metacercaria del género *Postmonorchis* sp localizado en la parte sur del golfo de California es importante para investigar más sobre este endoparásito y establecer sus límites de distribución y prevalencia en el área.

En este estudio se proporciona una amplia información sobre los eventos reproductivos de la especie *Donax punctatostriatum* de isla de la Piedra. Esta almeja se caracterizó por tener una reproducción continua, con intensos periodos de reclutamiento, como es común en especies de aguas tropicales y subtropicales. Este bivalvo tiene un crecimiento rápido el cual podrían alcanzar la talla de primera madurez sexual (12 mm)

entre los 8-9 meses. Los seis estadios de madurez gonadal de esta almeja evidenciaron un periodo prolongado de actividad gametogénica. En estudios futuros se deben contemplar métodos cuantitativos del desarrollo gonadal, como las mediciones de los diámetros de oocitos, además de considerar más sitios del rango de distribución geográfica, para complementar la dinámica poblacional de esta almeja. Esta información facilitará un adecuado manejo en el futuro de este posible recurso en el Pacífico mexicano.

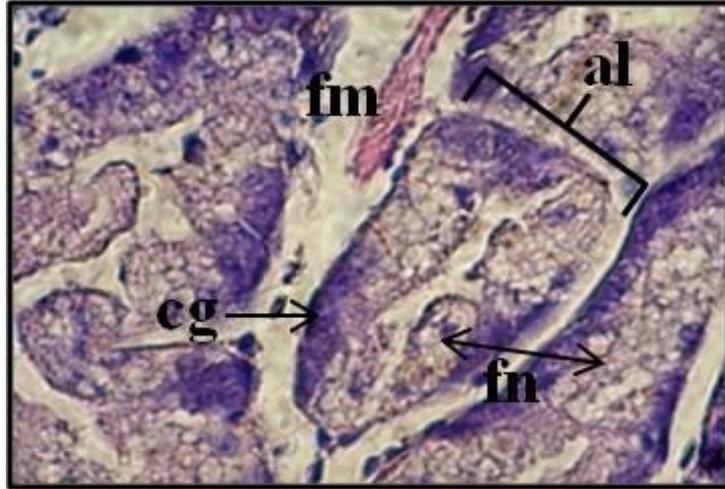


Figura V.1. Individuo indiferenciado de 8.85 mm de longitud de la almeja *Donax punctatostriatus*, en la isla de la Piedra, Sinaloa. 40x. al= alvéolo; cg= células goniales; fm= fibras musculares; fn= fagocitos nutritivos.

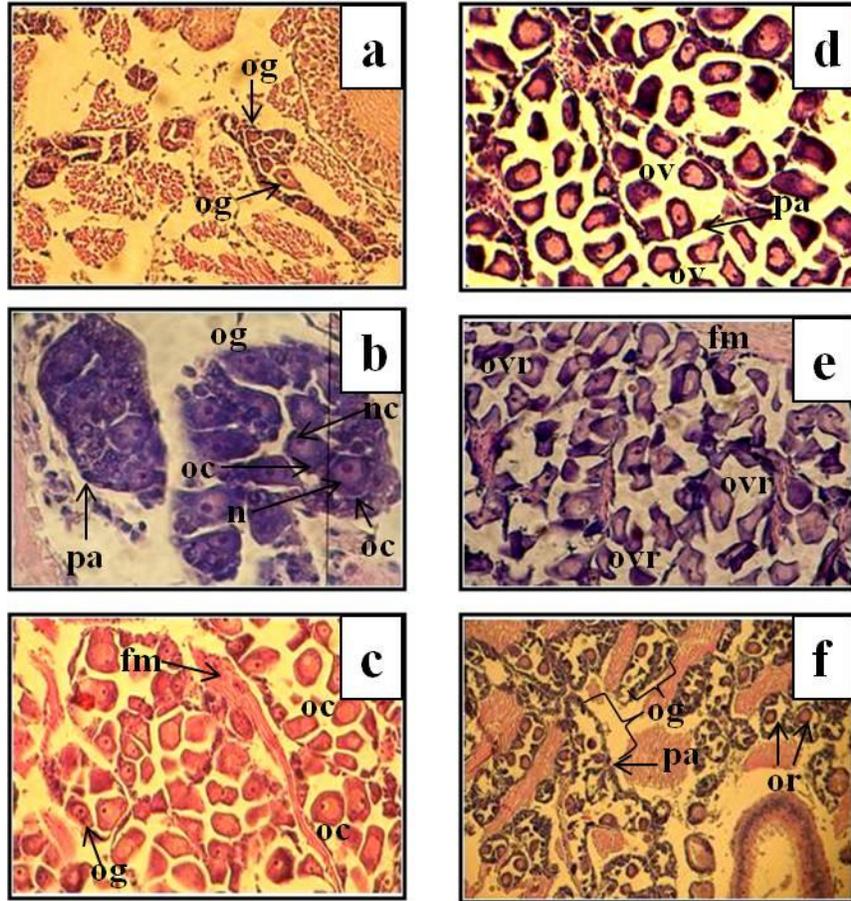


Figura V.2. Estadios de madurez gonadal de las hembras de la almeja *Donax punctatostriatus*, en la isla de la Piedra, Sinaloa. Estadios: a) virginal (0); b) madurez inicial (I); c) madurez avanzada (II); d) maduro (III); e) desovado parcial (IV); f) desovado (V). fm= fibras musculares; n= núcleo; nc= nucléolo; oc= ovocitos; og= ovogonias; or= óvulos en reabsorción; ov= óvulo; ovr= óvulos remanentes; pa= pared alveolar. a, b= 40x; c - e = 25x; f = 10x.

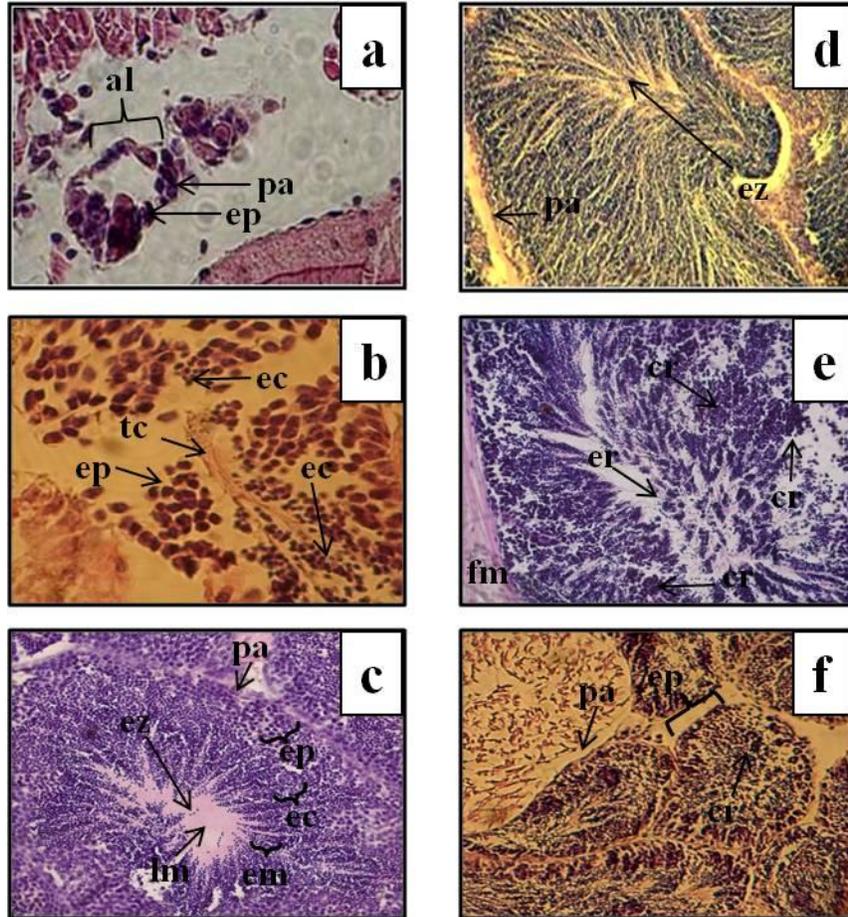


Figura V.3. Estadios de madurez gonadal de los machos de la almeja *Donax punctatostriatus*, en la isla de la Piedra, Sinaloa. Estadios: a) virginal (0); b) madurez inicial (I); c) madurez avanzada (II); d) maduro (III); e) desovado parcial (IV); f) desovado (V). cr= células en reabsorción; ec= espermatocitos; em= espermátides; ep= espermatogonia; er= espermatozoides remanentes; ez= espermatozoides; lm= lumen; tc= tejido conjuntivo. a, b, e = 40x; c, d=25x; f = 10x

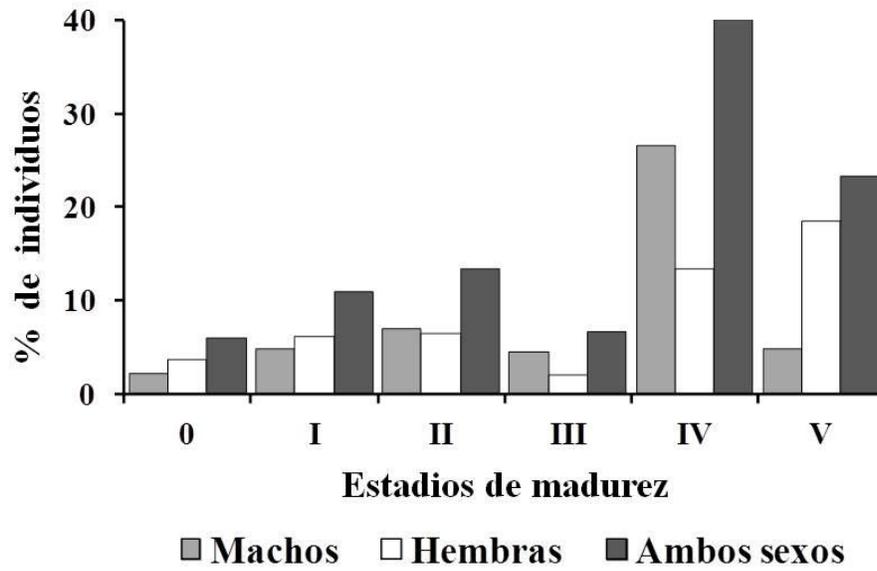


Figura V.4. Estadios de madurez sexual de la almeja coquina *Donax punctatostratus*, en la isla de la Piedra, Sinaloa. 0) virginal; I) madurez inicial; II) madurez avanzada; III) maduro; IV) desovado parcial; V) desovado.

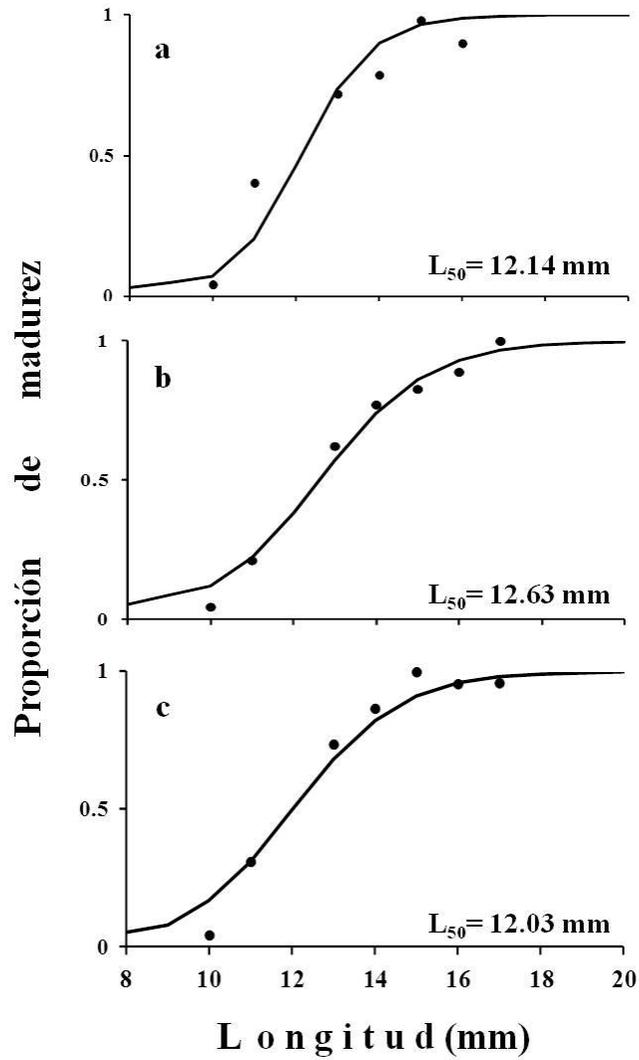


Figura V.5. Talla mínima de madurez sexual (L_{50}) de *Donax punctatostriatus*, en isla de la Piedra, Sinaloa. a) hembras, b) machos, c) ambos sexos.

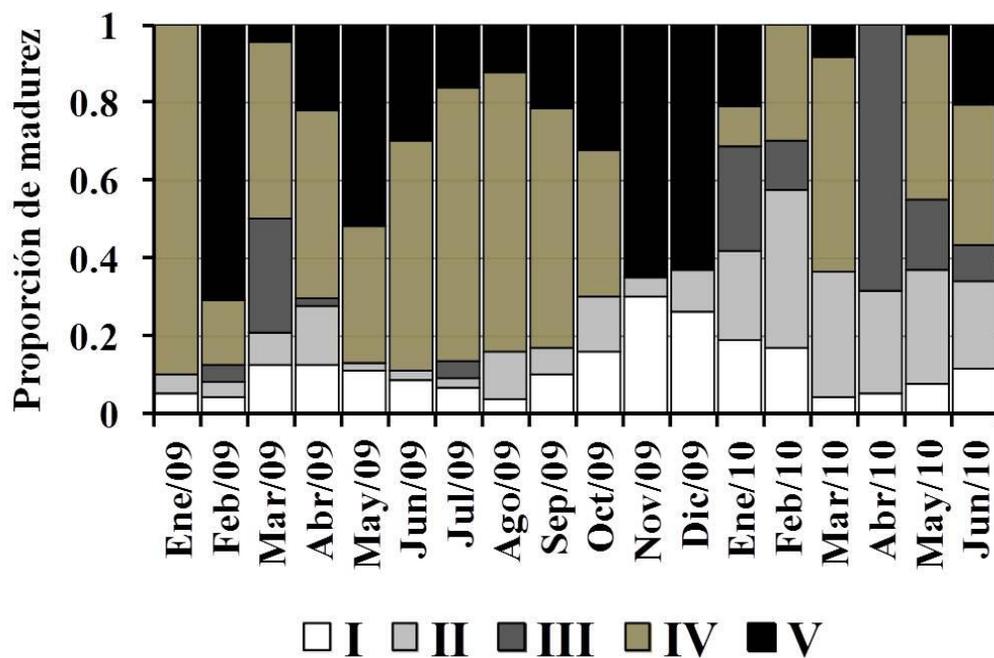


Figura V.6. Ciclo gametogénico de la almeja coquina *Donax punctatostriatus* (ambos sexos) en isla de la Piedra, Sinaloa. I) Madurez inicial; II) madurez avanzada; III) maduro; IV) desovado parcial; V) desovado.

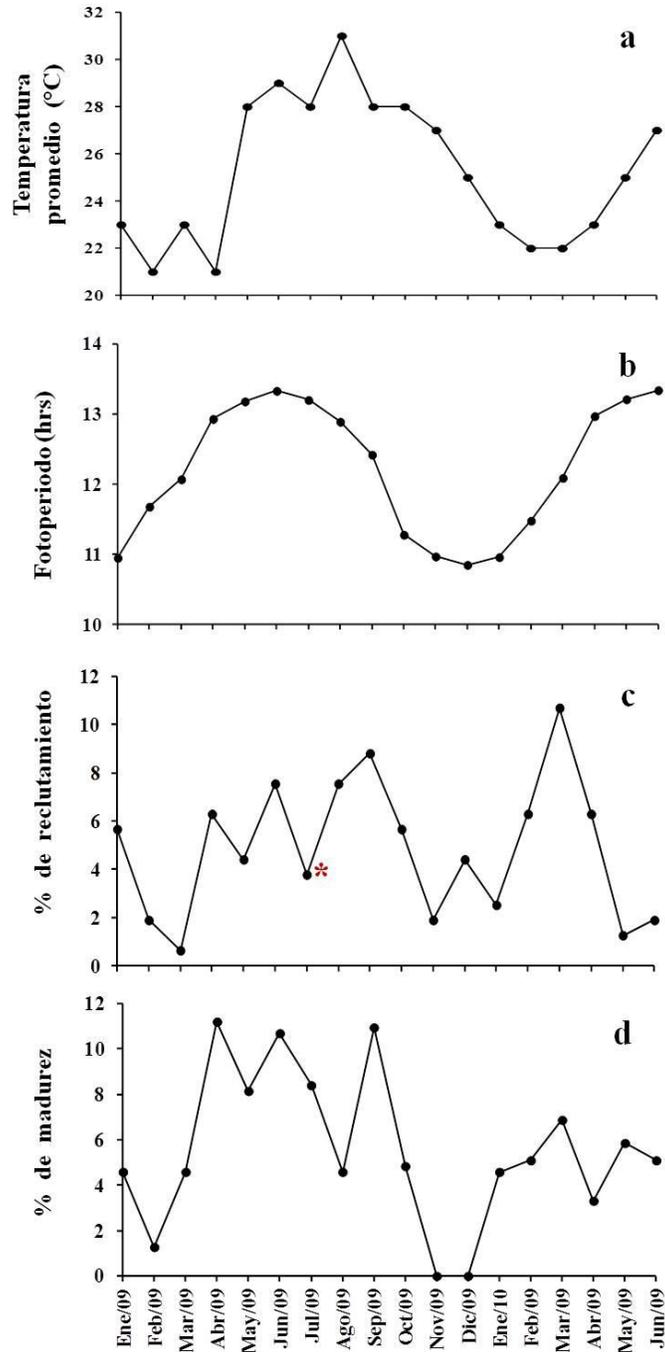


Figura V.7. Cambios de las variables ambientales (a) temperatura y (b) fotoperiodo, y los porcentajes de (c) reclutamiento (almejas de >7 mm) y de (d) madurez (estadios III y IV de ambos sexos) de *Donax punctatostriatus* durante el periodo de estudio en isla de la Piedra, Sinaloa. * = 25% del número de almejas.

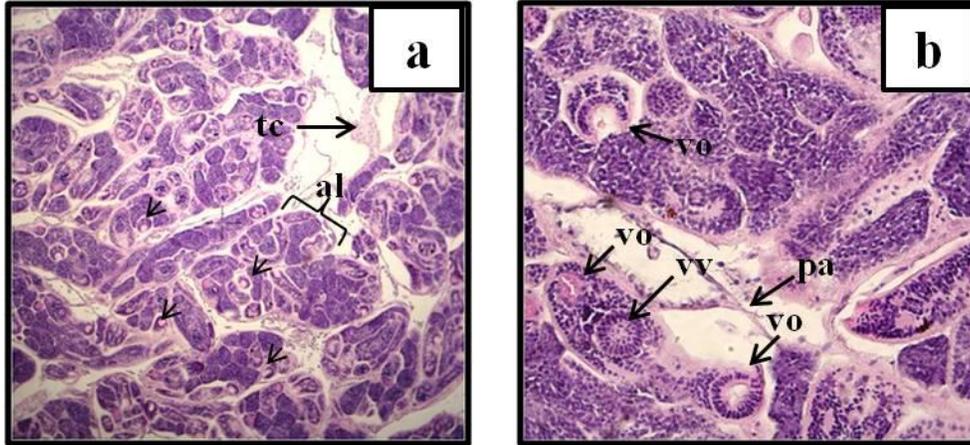


Figura V.8. Parásito (trematodo) en la gónada de la almeja *Donax punctatostriatus*, en la isla de la Piedra, Sinaloa. Longitud=13.33 mm. Al=alvéolo; pa= pared alveolar; tc= tejido conectivo; vo= ventosa oral; vv= ventosa ventral; flechas señalando las ventosas. a) 10x; b) 40x.

Cuadro V.1. Categorías de madurez gonadal de la almeja *Donax punctatostriatus* en isla de la Piedra, Sinaloa. Estadios de madurez adaptados de Huaraz e Ishiyama (1980) y Gaspar *et al.* (1999).

| Estadios | Alvéolos | Machos | Hembras |
|----------------------------|--|--|---|
| Indiferenciado | Pequeños y estrechos. Células goniales en la pared alveolar. Presencia de fagocitos nutritivos. | - | - |
| 0-Virginal | Pequeños con pared gruesa. Presencia de células nutritivas. | Las espermatogonias se encuentran alrededor de la pared alveolar en forma compacta. No se observan espermatides ni espermatozoides. | Tejido gonadal con aspecto granular. Gran cantidad de células germinales que se diferencian en ovogonios. Los ovocitos son pequeños adheridos al epitelio germinativo. No presenta crecimiento celular. |
| I-Madurez inicial | Alvéolos grandes. | Presencia de espermatogonias, proliferación de espermatocitos primarios y secundarios formando pequeños racimos. Algunos espermátides proliferan hacia la luz. | Los ovocitos de forma elíptica e invaden la luz de los alvéolos. Crecimiento celular (vitelogénesis). Ovocitos con núcleos grandes y se aprecia nucléolo. |
| II-Madurez avanzada | Se observan fibras musculares transversales entre los alvéolos. Epitelio basal empieza a aplanarse. | Intensa proliferación de espermatocitos primarios y secundarios. Espermátides se disponen en haces celulares, convergiendo radialmente hacia el centro del alvéolo | Los ovocitos de forma redondeada, tienden agruparse en el lumen del alvéolo. Ovocitos en diferentes grados de diferenciación, evidente crecimiento celular. |
| III-Maduro | Alvéolos más grandes. Lumen invadido de células maduras. | Alvéolos llenos de espermatozoides. Epitelio germinativo con pocas espermatogonias | Óvulos adquieren forma poligonal. |
| IV-Desove parcial | Deformes, epitelio laxo o colapsado. Grandes espacios vacíos. | Células germinales tienden hacer un remolino hacia los tubos seminíferos. Se observan diferentes grados de concentración de espermatozoides. | Óvulos remanentes libres en la luz de los alvéolos, se observan deformes. |
| V-Desovado | Alvéolos completa o parcialmente vacíos, la pared es más delgada y flácida. Apariencia aplanada. Células sexuales remanentes en reabsorción. | En las paredes internas se observa proliferación de espermatogonias y algunos espermatocitos. | Ovogonias proliferan en el epitelio germinativo, en algunos individuos se aprecian ovocitos pequeños e incipientes. |

Cuadro V.2. Número de individuos por estadio de madurez y proporción de sexos de la almeja coquina *Donax punctatostriatus*, en la isla de Piedra, Sinaloa. 0) virginal; I) madurez inicial; II) madurez avanzada; III) maduro; IV) desovado parcial; V) desovado. $X^2_{0.05,1}=3.84$; * = $p < 0.05$. D. E. = desviación estándar; H = hembra; M = macho.

| Estadios de madurez | Número de individuos (%) | Estadios de madurez | Proporción de sexos H:M | x^2 observada | p | Intervalo de tallas (mm) | Moda | Media \pm D. E. |
|--|--------------------------|---------------------|-------------------------|-----------------|-------|--------------------------------|----------------|--------------------------------------|
| Indiferenciados sexualmente | 28 (3.2) | | | | | 3.5 – 9.0 | - | 6.4 \pm 1.46 |
| 0 | 50 (6.0) | H 31 M 19 | 1.63 : 1 | 2.9 | 0.09 | 6.70 – 10.30 6.00 – 9.70 | 6.80 - | 7.89 \pm 0.93 8.20 \pm 1.05 |
| I | 66 (8.0) | H 51 M 40 | 1.2 : 1 | 1.3 | 0.25 | 6.30 – 13.46 6.52 – 12.86 | 8.40 10.24 | 9.39 \pm 1.24 9.50 \pm 1.53 |
| II | 112 (13.0) | H 54 M 58 | 0.93 : 1 | 0.1 | 0.70 | 7.60 – 15.65 7.19 – 20.77 | 9.12 10.0 | 10.50 \pm 1.60 10.90 \pm 3.20 |
| III | 55 (6.5) | H 17 M 38 | 0.44 : 1 | 8.0 | 0.05* | 10.00 – 17.37 9.24 – 22.77 | 12.71 13.01 | 13.20 \pm 2.30 13.00 \pm 2.75 |
| IV | 349 (41.5) | H 113 M 223 | 0.50 : 1 | 36.0 | 0.00* | 10.54 – 23.77 10.69 – 25.64 | 11.07 13.0 | 14.63 \pm 3.52 16.28 \pm 3.97 |
| V | 208 (25.0) | H 155 M 41 | 3.78 : 1 | 66.3 | 0.00* | 10.50 – 24.56 11.0 – 23.72 | 12.07 12.93 | 15.82 \pm 4.01 13.73 \pm 2.88 |
| Total de almejas con desarrollo gonadal | 840 (100) | H 421 M 419 | 1 : 1 | 0.0 | 0.94 | 6.30 – 24.56 6.0 – 25.64 | 11.07 13.0 | 13.65 \pm 4.37 14.10 \pm 4.48 |
| Total de almejas | 868 | | | | | 3.5 – 25.64 | 11.0 | 13.51 \pm 4.47 |

Cuadro V.3. Correlación de Pearson entre individuos maduros de la almeja *Donax punctatosstriatus* y las variables ambientales en isla de la Piedra, Sinaloa. H-M= ambos sexos; FP= fotoperiodo (horas/luz); T°C= temperatura promedio del agua. * = $p < 0.05$.

| | Hembras | Machos | H-M | FP |
|---------------|----------------|---------------|--------------|-----------|
| Machos | 0.51* | | | |
| H-M | 0.77* | 0.99* | | |
| FP | 0.32 | 0.67* | 0.62* | |
| T°C | -0.12 | 0.33 | 0.20 | 0.36 |

CONCLUSIONES GENERALES

De acuerdo a los resultados del ensamblaje de bivalvos del intermareal y submareal somero en la bahía de Mazatlán comprendidos en los capítulos I, II y III, se presentan las siguientes conclusiones:

COMPOSICIÓN DE ESPECIES, RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN

- Se recolectó un total de 21,694 individuos en la bahía de Mazatlán representados por 89 especies de bivalvos repartidas en 55 géneros y en 28 familias.
- Las familias con mayor número de especies fueron Mytilidae con 14, Veneridae con 10, Arcidae con ocho, Tellinidae y Semelidae con seis.
- El inventario total de especies de bivalvos actualizado en la bahía es de 132 (estudios previos y el presente estudio), este valor representa el 34% de la riqueza de bivalvos del sur del golfo de California y aproximadamente el 15% del Pacífico Oriental Tropical.
- En este trabajo se incluyen 37 nuevos registros, cuatro extensiones de distribución geográfica (*Lithophaga hastasia*, *Adula soleniformis*, *Mactrellona subalata* y *Strigilla ervilia*), y se registra a *Crassinella* aff. *pacifica* como una posible especie nueva.
- Existen cuatro principales formas de vida en los ensamblajes de bivalvos del intermareal y submareal somero de la bahía: 27 especies epifaunales, 26 infaunales, 16 semi-infaunales y 20 endolíticas.
- De acuerdo a la frecuencia absoluta, un bajo porcentaje (10%) de bivalvos se distribuyo ampliamente en las localidades y los ambientes: *Acar rostrata*, *Arcopsis solida*, *Brachidontes adamsianus*, *Carditamera affinis*, *Isognomon janus*, *Ostrea conchaphila*, *Plicatuloostrea anomioides*, *Saccostrea palmula* y *Striostrea prismática*
- El análisis de distinción taxonómica promedio y su variación ($\Delta+$ y $\Lambda+$), indica que todas las especies de todos los sitios tienen una representatividad alta de la diversidad taxonómica de la bahía.

- Se recolectó un mayor número de especies con la técnica cuadrantes por transectos en el submareal somero, diez especies fueron recolectadas exclusivamente con este método, siete con la draga del naturalista y una con el muestreo directo.

ESTRUCTURA Y RELACIÓN DE VARIABLES BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

- Los ANOVAs, evidenciaron que los atributos estructurales como la abundancia, la equidad de Pielou, la diversidad de Shannon y la dominancia de Simpson fueron significativamente diferentes entre los ambientes intermareal superior, intermareal inferior y submareal somero. La riqueza presentó diferencias significativas en la interacción (localidades * ambientes).

- Los PERMANOVAs concluyeron que todos los factores (localidades y ambientes) y la interacción (localidades * ambientes) fueron estadísticamente diferentes. La comparación *a posteriori* de los ambientes a través de las localidades de ambos análisis revelaron consistentemente disimilitudes entre los ambientes intermareal superior–submareal somero y los ambientes intermareal inferior–submareal somero. Las especies que aportaron a las disimilitudes entre las localidades y ambientes fueron: *Brachidontes semilaevis*, *Arcopsis solida*, *Lithophaga aristata*, *Carditamera affinis*, *Acar rostrata*, *B. adamsianus*, *Striostrea prismatica*, *Ostrea conchaphila*, *Plicatulostrea anomioides*, *Chione subimbricata*, *Lithophaga plumula*, *Isognomon janus* y *Acar gradata*.

- No se encontraron diferencias significativas entre el intermareal superior e inferior, por lo que en los análisis posteriores solo se consideraron dos ambientes: intermareal y submareal somero.

- La mayor densidad promedio observada en las especies del intermareal corresponde a: *Brachidontes semilaevis* (196.0 ind/m²), *B. adamsianus* (35.0 ind/m²), *Arcopsis solida* (18.0 ind/m²) y *Lithophaga aristata* (15.0 ind/m²), y en el submareal somero a *Lithophaga aristata* (7.1 ind/m²), *Acar rostrata* y *Brachidontes semilaevis* (3.2 ind/m²).

- En el intermareal se obtuvo una correlación significativa entre la composición y abundancia de los bivalvos y la exposición al oleaje, esta variable es la que mejor explica el

patrón de distribución de las especies. En el submareal somero la clorofila *a* y la materia orgánica son las que mejor explican la distribución de las especies.

- Los análisis de clasificación y NMDS realizados con los datos de las localidades y sus ambientes formaron grupos bien definidos. Las localidades separadas de los grupos presentaron menor riqueza de especies y menor abundancia de individuos respecto a las demás. En los grupos más afines la diferencia se debió a las especies exclusivas de cada entidad.

ANÁLISIS EN MULTI-ESCALAS ESPACIALES DE LA DIVERSIDAD

- En el intermareal y submareal somero en la bahía de Mazatlán, la rareza ecológica (especies únicas y duplicadas) y la rareza biológica (especies singletons y doubletons) estuvieron caracterizadas principalmente por las familias Tellinidae, Veneridae, Semelidae, Mytilidae, Crassatellidae y Ungulinidae.

- Cuatro familias fueron exclusivas de un ambiente, todas representadas por una especie: Cardiidae (*Laevicardium substriatum*) y Donacidae (*Donax gracilis*) en el intermareal; y Phadidae (*Parapholas calva*) y Gastrochaenidae (*Lamychaena truncata*) en el submareal somero.

- El uso de las particiones aditivas, multiplicativas e índices q_1 y q_2 de la diversidad permitió evaluar con mayor detalle la contribución de los componentes de las diversidades α , β y γ en la bahía, además de mostrar diferentes patrones de la diversidad de bivalvos en las localidades y en los ambientes.

- En las localidades del intermareal rocoso, las particiones aditivas y multiplicativas mostraron que la diversidad de renovación entre cuadrantes (β_1) contribuyó más a la diversidad total de los bivalvos. Los valores más altos fueron encontrados en Isla Venados y Los Pinos, en esa misma escala (β_1) las particiones de los índices q_1 y q_2 mostraron que el mayor número de especies abundantes y muy abundantes están en las mismas localidades. En estas playas se encontraron la mayor riqueza, rareza biológica y rareza ecológica; ambas playas se caracterizan por presentar mayor heterogeneidad de sustrato

(oquedades, pozas de marea, áreas arenosas) y se encuentran protegidas de la acción del oleaje, lo que beneficia el establecimiento de diferentes formas de vida.

- En las localidades del submareal somero las particiones aditivas evidenciaron que diversidad β_1 fue el componente más importante; la mayor renovación de especies entre cuadrantes fue en Isla Venados. En esta localidad, caracterizada por la presencia de extensos arrecifes rocosos y pequeñas estructuras coralinas, se encontró la mayor riqueza de especies. Los resultados de las particiones multiplicativas indicaron que Isla Venados y Los Pinos tuvieron la mayor tasa de renovación de especies entre cuadrantes, mientras que en las particiones de q1 y q2 de Los Pinos y Olas altas presentaron la mayor renovación de especies entre cuadrantes.

- La heterogeneidad de sustratos de los ambientes de la bahía contribuyen a mantener la alta riqueza de especies y las diferentes formas de vida de los bivalvos. La diversidad de renovación (β_1 y β_2) es la escala que más contribuye a la diversidad total (γ) de la bahía.

De acuerdo a los resultados del análisis poblacional y el estudio histológico de las gónadas de la almeja coquina *Donax punctatosriatus*, comprendidos en los capítulos IV y V, se presentan las siguientes conclusiones:

CRECIMIENTO Y RELACIONES MORFOMÉTRICAS

- El intervalo de tallas de la almeja coquina *Donax punctatosriatus* en isla de la Piedra fue 2.78 - 25.64 mm (media=12.61 mm, D.E.= ± 4.04 mm).

- La relación largo-peso de las 2,324 almejas indicó un crecimiento isométrico. Las relaciones largo/ancho y alto/ancho de los adultos presentaron alometría negativa, lo cual es consistente con la forma comprimida de la concha, esto facilita la acción de enterrarse en el sedimento.

- El valor de longitud máxima teórica de la concha (L_∞) se fijo en 39 mm, la tasa de crecimiento de la almeja fue de $0.430 \text{ mm} \cdot \text{año}^{-1}$ calculado con el método Shepherd

(SLCA). También la longitud máxima fue estimada con el método de Powell y Whetheral con valores de 29.16–34.22 mm.

- La mortalidad natural se estimó con varios métodos y los valores obtenidos fueron diferentes entre sí (0.84 - 1.15 año⁻¹). Su crecimiento es rápido y la mortalidad moderada, debido principalmente a las características de su hábitat, esto es, una zona muy hidrodinámica.

CICLO REPRODUCTIVO

- Para estudiar la biología reproductiva de la almeja *Donax punctatostriatus*, se analizaron un total de 880 individuos con una longitud total que osciló entre 3.5-25.64 mm (\bar{x} = 13.51, D.E. = \pm 4.47 mm).

- El 95.4% de las almejas presentaron desarrollo gonadal, el 3.2% fueron indiferenciadas sexualmente y 1.4% de los individuos presentaron un gusano trematodo, por lo que no se les determinó el sexo debido a que estos parásitos se encontraban en el tejido gonadal.

- La proporción de sexos de toda la población no fue significativamente diferente de 1:1.

- La talla mínima de madurez sexual (L_{50}) se estimó mediante la ojiva de selectividad ajustada al modelo logístico. Este valor fue de L_{50} = 12.03 mm para ambos sexos, de L_{50} = 12.14 mm en hembras y de L_{50} = 12.63 mm en machos.

- Se propone un ciclo gametogénico con seis estadios de madurez (0-V). La población fue reproductivamente activa durante todo el año y el desove continuo, con picos en abril, julio y septiembre del 2009. El ciclo gametogénico empezó en marzo durante el periodo templado (21-23°C), la maduración de los gametos de ambos sexos es rápida. A finales de octubre y noviembre comenzó un nuevo ciclo cuando el 50% de los individuos se encontraba aún en el estadio desovado (V) con una temperatura promedio del agua entre 25-28°C.

- Los meses con mayor actividad gametogénica coincidieron con los incrementos de la temperatura promedio del agua y el fotoperiodo. En los meses de noviembre y diciembre de

2009 no hubo presencia de individuos maduros cuando el fotoperiodo fue más corto y la temperatura promedio del agua y el reclutamiento disminuyeron considerablemente.

- El periodo más intenso de reclutamiento fue de julio-octubre 2009, coincidiendo con los promedios más altos de temperatura (28-31°C).
- Se identificó un trematodo (metacercaria) posiblemente del género *Postmonorchis* sp (Digenea: Monorchidae), en las gónadas de la almeja. Los individuos infectados prevalecieron en los meses de marzo-junio y septiembre de 2009, y en junio de 2010

LITERATURA CITADA

- Abbott R.T. 1974. American seashells. Van Nostrand Reinhold Co. New York, N.Y. USA 391p.
- Acosta-González G., Rodríguez-Zaragoza F.A., Hernández-Landa R.C. y Arias-González J.E. 2013. Additive diversity partitioning of fish in a Caribbean Coral Reef undergoing shift transition. PLoS ONE, 8(6): 1-11. DOI: 10.1371/journal.pone.0065665.
- Aguirre-Velarde A. y Mendo-Aguilar J. 2008. Crecimiento y producción de *Donax obesulus* Reeve, 1854 (Bivalvia: Donacidae) en playa Sarapampa, Asia, Lima. Ecología Aplicada, 7(1,2): 63-70.
- Almazán-Núñez R.C., Puebla-Olivares F. y Almazán-Juárez A. 2009. Diversidad de aves en bosque de Pino-Encino del centro de Guerrero, México. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), 25(1): 123-142.
- Alonso-Rodríguez R. 2004. Hidrología y condiciones ambientales que determinan la proliferación de dinoflagelados causantes de marea roja en la bahía de Mazatlán, Sin. México. Tesis de doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, 117p.
- Álvarez-Romo J.C., Ortiz-Arellano M.A., Flores-Campaña L.M. y Arbola-González F. 2007. Moluscos de la Isla San Ignacio de la Bahía de Navachiste, Sinaloa, México. pp38-40. In: Ríos-Jara E., Esqueda-González M.C., Galván-Villa C.M. (Eds). Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México. Universidad de Guadalajara, México. 299p.
- Anderson M.J., Gorley R.N. y Clarke K.R. 2008. PERMANOVA+Primer: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK. 214p.
- Angel-Pérez C., Serrano-Guzmán S.J. y Ahumada-Sempoal M.A.. 2007. Ciclo reproductivo del molusco *Atrina maura* (Pterioidea: Pinnidae) en un sistema lagunar costero, al sur del Pacífico tropical mexicano. International Journal of Tropical Biology and Conservation/Revista de Biología Tropical, 55(3-4): 839-852.
- Ansell A.D. 1983. The biology of the genus *Donax*. In: A. McLachlan, T. Erasmus, editors. Developments in hydrobiology: sandy beaches as ecosystems. Junk: The Hague. pp. 607-635.
- Arreguín-Romero J.L. 1982. Estudio de los moluscos de la zona rocosa litoral de la Bahía de Mazatlán, con referencia especial a su zonación. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Guadalajara. 100p.

- Baker J.M. y Crother J.H. 1987. Intertidal rock. In: Biological surveys of estuaries and coasts. Baker J.M. y Wolff W.J. (eds.). Cambridge University Press. 449p.
- Barbiero D.C., Macedo I.M., Mais B. y Zalmon I.R. 2011. Comparative study of the estimated sample size for benthic intertidal species and communities. *Latin American Journal Aquatic Research*, 39(1): 93-102. DOI: 10.3856/vol39-issue1-fulltext-9.
- Barreiro-Güemes, M. T. y Signoret-Poillon M. 1999. Productividad primaria en sistemas acuáticos costeros. Métodos de evaluación. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Xochimilco, México, D. F., 81 p. ISBN 970-654-636-7
- Barros F., Underwood A.J. y Archambault P. 2004. The influence of troughs and crests of ripple marks on the structure of subtidal benthic assemblages around rocky reefs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60: 781-790. DOI: 10.1016/j.ecss.2003.12.008.
- Bell J.J. y Carballo J.L. 2008. Patterns of sponge biodiversity and abundance across different biogeographic regions. *Marine Biology*, 155: 563–570. DOI: 10.1007/s00227-008-1036-6.
- Belmaker J., Ziv Y., Shashar N. y Conolly S.R. 2008. Regional variation in the hierarchical partitioning of diversity in coral-dwelling fishes. *Ecology*, 98(10): 2829-2840.
- Belmar-Pérez J. y Guzmán del Prío S.A. 1997. Reproducción y crecimiento de la almeja *Donax variabilis roemeri*, en la barra norte de Tuxpan, Veracruz, México (1994-1995). Pp98. En: III Congreso Latinoamericano de Malacología y VI Reunión Nacional de Malacología y Conquiliología. Farfan C. (Ed.). Ensenada, B.C. México. 227p.
- Bouchet, P. 2006. The Magnitude of Marine Biodiversity. En: *The Exploration of Marine Biodiversity: Scientific and Technological Challenges*. C.M. Duarte (ed.). Fundación BBVA. Bilbao, España. pp. 33-64.
- Bouchet P. y Rocroi J.P. 2010. Nomenclator of Bivalve Families. *Malacologia*, 52(2): 1–184.
- Bouchet P., Lozouet P., Maestrati P. y Heros V. 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 421–436.
- Brown J.H. y Lomolino M.V. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 691p.
- Caill-Milly N., Bru N., Mahé K., Borie C. y D'Amico F. 2012. Shell shape analysis and spatial allometry patterns of Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in a mesotidal coastal lagoon. *Journal of Marine Biology*, 2012: 1-11. DOI: 10.1155/2012/281206.

- Camacho-Montoya C., Valdez-Pineda M.C., Pérez-González R. y Rodríguez-Negrete R.E. 2007. Moluscos en un área de crianza de las langostas *Panulirus inflatus* y *P. gracilis* (Decapada: Palinuridae) en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. p67–69. In: Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México. Ríos-Jara E., Esqueda-González M.C., Galván-Villa C.M. (Eds). Universidad de Guadalajara, México. 299p.
- Carella F., Culurgioni J., Aceto S., Fichi G., Pretto T., Luise L., Gustinelli A. y de Vico G. 2013. *Postmonorchis* sp inq. (Digenea: Monorchiidae) metacercariae infecting natural beds of wedge clam *Donax trunculus* in Italy. *Diseases of Aquatic Organisms*, 106: 163-172.
- Castillo-Rodríguez Z.G. 2013. Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 1-12. Doi: 10.7550/rmb.33003.
- Chandy S., Gibson D.J. y Robertson P.A. 2006. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology*, 43: 792-801.
- Chávez-Villalba J., Hernández-Ibarra A., López-Tapia M.R. y Mazón-Suástegui J.M. 2008. Prospective culture of the Cortez oyster *Crassostrea corteziensis*, from Northwestern México: Growth, gametogenic activity, and condition index. *Journal of Shellfish Research*, 27(4):711-720.
- Chiarucci A., Bacaro G., Arévalo J.R., Delgado J.D. y Fernández-Palacios J.M. 2010. Additive partitioning as a tool for investigating the flora diversity in oceanic archipelagos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 83-91.
- Clarke K.R. y Gorley R.N. 2006. Primer v6: User manual and tutorial. Primer-E. Plymouth, UK.
- Clarke K.R. y Warwick R.M. 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series*, 184: 21–29.
- Clarke K.R. y Warwick R.M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, 216: 265–278.
- Clough Y., Holzschuh A., Gabriel D., Purtauf T., Kleijn D., Kruess A., Steffan-Dewenter I. y Tschardtke T. 2007. Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. *Journal of Applied Ecology*, 44: 804-812.
- Coan E. 1983. The Eastern Pacific Donacidae. *The Veliger*, 25(4): 273-298.

- Coan E.V. 1968. A biological survey of Bahía de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. III. Benthic Mollusca. Transactions of the San Diego Society of Natural History, 15(8): 107-132.
- Coan E.V. y Valentich-Scott P. 2012. Bivalve seashells of tropical west America. Marine Bivalve Mollusks from Baja California to Northern Perú. Santa Barbara Museum of Natural History. 1258p.
- Coan E.V., Valentich-Scott P. y Bernard F.R. 2000. Bivalve Seashells of Western North America. Marine Bivalve Mollusks from Arctic Alaska to Baja California. Santa Barbara Museum of Natural History. 764p.
- Cobb J.C., Stephenson S.P. y Arnold W.S. 2011. Reproductive cycle and recruitment patterns of the coquina clam *Donax variabilis* Say along the central Gulf Coast of Florida. Journal of Shellfish Research, 30(1):23-34.
- Colwell R.K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Comisión Nacional de la Biodiversidad. 2012. http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalización/doctos/rmp_020.html.
- Connell M.L. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science (Washington, D.C.), 199:1302-1310.
- Costa S.S. y Sanches-Melo S. 2008. Beta diversity in stream macroinvertebrates assemblages: among-site and among-microhabitat components. Hydrobiología, 598: 131-138.
- Cremonte F., M.A. Kroeck y Martorelli S.R. 2001. A new monorchiid cercaria (Digenea) parasitising the purple clam *Amiatis purpurata* (Bivalvia: Veneridae) in the Southwest Atlantic Ocean, with notes on its gonadal effect. Folia Parasitologica, 48: 217-223.
- Crist T.O. y Veech J.A. 2000. Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying α -, β - and λ -diversity with sample size and habitat area. Ecology Letters, 9:923-932.
- Crist T.O., Veech J.A., Gering J.C. y Summerville S. 2003. Partitioning species diversity across Landscapes and Regions: A hierarchical analysis of α , β and λ diversity. The American Naturalist, 162(6): 734-743.
- 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.

- De la Huz R., Rastra M. y López J. 2002. The influence of sediment grain size on burrowing, growth and metabolism of *Donax trunculus* L. (Bivalvia: Donacidae). *Journal of Sea Research*, 47: 85-95.
- Devauchelle N. y C. Mingant. 1991. Review of the reproductive physiology of the scallop, *Pecten maximus*, applicable to intensive aquaculture. *Aquatic Living Resources*, 4:41-51.
- Díaz A.H. y Bückle-Ramírez L.F. 1996. Ciclo gonádico de *Pteria sterna* (Gould, 1851) (Mollusca, Bivalvia) en Baja California, México. *Ciencias Marinas*, 22(4): 495-509.
- Ebert T.A. 1988. Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: A correlation with headlands. *Limnology Oceanography*, 33(2):286-294.
- Ellingsen K.E., Hewitt J.E. y Thrush S.F. 2007. Rare species, habitat diversity and functional redundancy in marine benthos. *Journal of Sea Research*, 58: 291-301. DOI: 10.1016/j.seares.2007.10.001.
- Elliott J.M. 1977. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association, Scientific Publication No. 25*. 155p.
- English S., Wilkinson C. y Baker V. 1997. *Survey Manual for Tropical Marine Resources*. 2nd. Edition. Australian Institute of Marine Sciences. Townsville, Australia. 390p.
- Escalante-Espinoza T. 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos*, 52: 53–56.
- Esqueda M.C., Ríos-Jara E., Michel-Morfin E. y Landa-Jaime V. 2000. The vertical distribution and abundance of gastropods and bivalves from rocky beaches of Cuatecomate Bay, Jalisco. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 48(4): 765–775.
- Ferreira M.A.P., Paixao L. F., Alcântara-Neto C. P., Santos S. S. D. y Rocha R. M. 2006. Morphological and Morphometric Aspects of *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) oocytes in three stages of the gonadal cycle. *International Journal of Morphology*, 24(3):437-442.
- Fontana G.K., Uglund I., Gray J.S., Willis T.J. y Abbiati M. 2008. Influence of rare species on beta diversity estimates in marine benthic assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 104-108. DOI: 10.1016/j.jembe.2008.07.014.
- Fraschetti S., Terlizzi A. y Benedetti-Cecchi L. 2005. Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Marine Ecology Progress Series*, 296: 13–29.

- Garza-Aguirre M.C y Bückle-Ramírez L.F. 1989. Ciclo reproductivo del mejillón *Modiolus capax* (Conrad, 1837) (Bivalvia, Mytilidae, Anisomyaria) en la bahía de Los Ángeles, Baja California, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 16(1): 157-170.
- Gaspar M.B., Ferreira R. y Monteiro C.C. 1999. Growth and reproductive cycle of *Donax trunculus* L., (Mollusca: Bivalvia) off Faro, southern Portugal. Fisheries Research, 41:309-319.
- Gaspar M.B., Santos M.N. y Vasconcelos P. 2001. Weight-length relationships of 25 bivalve species (Mollusca: Bivalvia) from the Algarve coast (southern Portugal). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 81:805-807.
- Gaspar M.B., Santos M.N., Vasconcelos P. y Monteiro C.C. 2002a. Shell morphometric relationships of the most common bivalve species (Mollusca: Bivalvia) of the Algarve coast (southern Portugal). Hydrobiologia, 477: 73-80.
- Gaspar M.B., Chícharo L.M., Vasconcelos P., García A., Santos A.R. y Monteiro C.C. 2002b. Depth segregation phenomenon in *Donax trunculus* (Bivalvia: Donacidae) populations of the Algarve coast (southern Portugal). Scientia Marina, 66(2): 111-121.
- Gaston K.J. y Blackburn T.M. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell Publishing Company. 392p.
- Gayanilo F.C. Jr., Sparre P. y Pauly D. 1994. The FAO-ICLARM Stock assessment tools (FiSAT). FAO computerized information series (Fisheries). No 8, Rome, FAO.
- Gering J.C. y Crist T.O. 2002. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. Ecology Letters, 5:433-444.
- Gering J.C., Crist T.O. y Veech J.A. 2003. Additive Partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. Conservation Biology, 17(2): 488-499.
- Gonor J.J. 1973. Reproductive cycles in Oregon populations of the ichinoid, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). I. Annual gonad growth and ovarian gametogenic cycles. Journal Experimental Marine Biology Ecology, 12:45-64.
- González-Bulnes L.C. 1981. Algunos aspectos taxonómicos y distribución de los moluscos del Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 262p.
- González-Medina F.J., Holguín-Quiñones O.E. y de la Cruz-Agüero G. 2006. Spatiotemporal variability of some shallow-bottom macroinvertebrates (Gastropoda,

- Bivalvia and Echinodermata) from Espíritu Santo Archipelago, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 32(1A): 33–44.
- González-Villareal L.M. 2005. Guía ilustrada de los gasterópodos marinos de la bahía de Tenacatita, Jalisco, México. *Scientia-CUCBA*, 7(1):1-84.
- Gray J.S. 1974. Animal-sediment relationships. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 12: 223-261.
- Gray J.S. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 23-49.
- Gunderson D.R., Callahan P. y Goiney B. 1980. Maturation and fecundity of four species of *Sebastes*. *Marine Fisheries Review*, 42:74–79.
- Hauser I., Oschmann W. y Gischler E. 2007. Modern bivalve shell assemblages on three atolls offshore Belize (Central America, Caribbean Sea). *Facies*, 53(4): 451-478.
- Heaven C.S. y Scrosati R.A. 2008. Benthic community composition across gradients of intertidal elevation, wave exposure, and ice scour in Atlantic Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 369: 13–23.
- Heino J., Mykrä H. y Kotanen J. 2008. Weak relationships between landscape characteristics and multiple facets of stream macroinvertebrate biodiversity in a boreal drainage basin. *Landscape Ecology*, 23: 417–426. DOI: 10.1007/s10980-008-9199-6.
- Heino J., Soininen J., Lappalainen J. y Virtanen R. 2005. The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms. *Limnology and Oceanography*, 50(3): 978–986.
- Hendrickx M.E. y Brusca R.C. 2002. Mollusca. p159–273. In: Listado y Distribución de la macrofauna del Golfo de California, México, Parte 1. Invertebrados. Hendrickx M.E., Brusca R.C., Findley L.T. (Eds). Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona. 429p.
- Hendrickx M.E. y Toledano-Granados A. 1994. Catálogo de moluscos. Colección de referencia de la estación Mazatlán, ICMYL-UNAM. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 71p.
- Hendrickx M.E., Brusca R.C., Cordero M. y Ramírez G. 2007. Marine and brackish-water molluscan biodiversity in the Gulf of California, Mexico. *Scientia Marina*, 71: 637–647.

- Hendrickx M.E., R.C. Brusca y L.T. Findley. 2005. Listado y Distribución de la macrofauna del Golfo de California, México, Parte 1. Invertebrados. Arizona-Sonora Desert Museum. 429 p.
- Hermann M., M.L. Lepore, J. Laudien, W.E. Arntz y P.E. Penchaszadeh. 2009. Growth estimations of the Argentinean wedge clam *Donax hanleyanus*: A comparison between length-frequency distribution and size-increment analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 379:8-15.
- Herrmann M., Lepore M.L., Laudien J., Arntz W.E. y Penchaszadeh P. E. 2009. Growth estimations of the Argentinean wedge clam *Donax hanleyanus*: A comparison between length-frequency distribution and size-increment analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 379:8-15.
- Hill M.O. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2): 427-432.
- Hinch S.G. y Bailey R.C. 1988. Within and among lake variation in shell morphology of the freshwater clam *Elliptio complanata* (Bivalvia: Unionidae) from south-central Ontario lakes. *Hydrobiologia*, 157: 27-32.
- Hinch, S. G. y R. C. Bailey. 1988. Within and among lake variation in shell morphology of the freshwater clam *Elliptio complanata* (Bivalvia: Unionidae) from south-central Ontario lakes. *Hydrobiologia*, 157: 27-32.
- Holguín-Quiñones O. E. y González-Pedraza A. C. 1994. Moluscos de la franja costera de Michoacán, Colima y Jalisco, México. Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.
- Huaraz L. F. e Ishiyama C. V. 1980. Madurez sexual de la “concha mariposa” (*Donax peruvianus*) de la playa de Jahuay, Ica, Perú. *Revista de Ciencias, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 72(1):47-56.
- Hui-Ping L., Wagner H.H. y Xiao-Yong C. 2007. A contribution diversity approach to evaluate species diversity. *Basic and Applied Ecology*, 8: 1-12. DOI: 10.1016/j.baae.2006.06.004.
- Jaramillo E., Contreras H. y Duarte C. 2007. Community structure of the macroinfauna inhabiting tidal flats characterized by the presence of different species of burrowing bivalves in Southern Chile. *Hydrobiologia*, 580:85-96. DOI: 10.1007/s10750-006-0463-y
- Josefson A.B. 2009 Additive partitioning of estuarine benthic macroinvertebrate diversity across multiple spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 396: 283-292. DOI: 10.3354/meps08375.

- Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2): 363-375.
- Jurasinski, G., Retzer V. y Beierkuhnlein C. 2009. Inventory, differentiation, and proportional diversity: A consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159(1): 15-26.
- Keen A.M. 1971. Seashells of Tropical West America. Marine mollusks from Baja California to Peru. Second edition. Stanford University Press, Stanford, California. 1064p.
- Keen M.A. y Coan E. 1974. Marine molluscan genera of western North America (from Baja California to Peru). Stanford University Press. Stanford, California. 208pp.
- King M. 1995. Fisheries Biology, Assessment and Management. Fishing News Books. 341p.
- Klimek S., Marini L., Hofmann M. e Isselstein J. 2008. Additive partitioning of plant diversity with respect to grassland management regime, fertilisation and abiotic factors. *Basic and Applied Ecology*, 9: 626-634.
- Landa-Jaime V. y Arciniega-Flores J. 1998. Macromoluscos bentónicos de fondos blandos de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Ciencias Marinas*, 24(002):155-167.
- Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76: 5-13.
- Laudien J.T. Brey y W.E. Arntz. 2001. Reproduction and recruitment patterns of the surf clam *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) on two Namibian sandy beaches. A Decade of Namibian Fisheries Science. Payne A.I.L., S.C. Pillar y R.J.M. Crawford (Eds). *South African Journal Marine Science*, 23:53-60.
- Laudien J., Brey T. y Arntz W.E. 2003. Population structure, growth and production of the surf clam *Donax serra* (Bivalvia, Donacidae) on two Namibian sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58S (2003): 105-115.
- Laxmilatha P. 2008. Biometric relationships of *Maetra violacea* (Gmelin) from Kerala, south-west coast of India. *Indian Journal Fisheries*, 55(4): 349-351.
- Le Cren E.D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the Perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 20(2): 201-219.
- Leitão A., Chaves R., Santos S., Guedes-Pinto H. y Boudry P. 2007. Interspecific hybridization in oysters: Restriction enzyme digestion chromosome banding confirms

- Crassostrea angulata* x *Crassostrea gigas* F1 hybrids. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 343(2): 253-260. DOI: 10.1016/j.jembe.2006.12.007.
- Leonard D.P.R., Clarke K.R., Somerfield P. y Warwick R.M. 2006. The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessment. Journal of Environmental Management, 78: 52-62. DOI: 10.1016/j.jenvman.2005.04.008.
- Levin L.A., Etter R.J., Rex M.A, Gooday A.J., Smith C.R., Pineda J., Stuart C.T., Hessler R.R. y Pawson D. 2001. Environmental influences on regional deep-sea species diversity. Annual Review of Ecology and Systematic, 32: 51-93.
- Lavín M.F., Castro R., Beier E., Godínez V.M., Amador A., Guest P. 2009. SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. Journal Geophysics Research, 114: 1-22.
- Levinton J.S. 2001. Marine Ecology. Function, Biodiversity, Ecology. 2nd ed. Oxford University Press, Inc. 515p.
- Longo-Reynoso F., Chávez-Villalba J., Conchard J.C. y Le Pennec M. 2000. Oocyte size, a means to evaluate the gametogenic development of the Pacific Oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). Aquaculture, 190:183:199.
- López-Uriarte E., Ríos-Jara E., Galván-Villa C.M., Juárez-Carrillo E., Enciso-Padilla I., Robles-Jarero E.G. y Pérez-Peña M. 2009. Macroinvertebrados bénticos del litoral somero de Punta La Rosada, Bahía Chamela, Jalisco. Scientia-CUCBA, 1-2: 57-68.
- Loreau M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and λ diversity. Ecology Letters, 3: 73-76.
- Lubchenco J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. American Naturalist, 112:23-39.
- MacArthur R.H., Recher H. y Cody M.L. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. American Naturalist, 100: 319-332.
- Magurran E.A. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing. 248p.
- Marcano J. S., Prieto A., Larez A. y Salazar H. 2003. Crecimiento de *Donax denticulatus* (Linné 1758) (Bivalvía: Donacidae) en la Ensenada La Guardia, isla de Margarita, Venezuela. Zootecnia Tropical, 21(3).

- Martins G.M., Thompson R.C., Hawkins S.J., Neto A.I. y Jenkins S.R. 2008. Rocky intertidal community structure in oceanic islands: scales of spatial variability. *Marine Ecology Progress Series*, 356: 15–24.
- Mazé R.A. y Laborda A.J. 1990. Cambios estacionales de una población de *Donax trunculus* (linnaeus, 1758) (Pelecypoda: Donacidae) en la ría de El Barquero (Lugo, NO. de España). *Scientia Marina*, 54(2): 131-138.
- McLachlan A. 1996. Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. *Marine Ecology Progress Series*, (131): 205-217.
- McLachlan A., Jaramillo E., Defeo O., Dugan J., de Ruyck A. y Coetzee P. 1995. Adaptations of bivalves to different beach types. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187: 147-160.
- McLachlan A., Jaramillo E., Donn T.E. y Wessels F. 1993. Sandy beach macrofauna communities and their control by the physical environment: A geographical comparison. *Journal of Coastal Research, Special Issue 15*: 27-38. Fort Lauderdale (Florida), ISSN 0749-0208.
- Miloslavich P., Cruz-Motta J.J., Klein E., Iken K., Weinberger V., Konar B., Trott T., Pohle G., Bigatti G., Benedetti-Cecchi L., Shirayama Y., Mead A., Palomo G., Ortiz M., Gobin J., Sardi A., Díaz J.M., Knowlton A., Wong M. y Peralta A.C. 2013. Large-Scale Spatial Distribution Patterns of Gastropod Assemblages in Rocky Shores. *PLoS ONE*, 8(8): e71396. DOI:10.1371/journal.pone.0071396
- Mistri M., Ceccherelli V.U. y Rossi R. 2000. Taxonomic distinctness and diversity measures: responses in lagonal macrobenthic communities. *Italian Journal Zoology*, 67: 297–301. DOI: 10.1080/11250000009356327.
- Montaño-Ley Y. 1985. Estudio del transporte litoral de arenas en la Isla de la Piedra, Mazatlán, Sin., usando trazadores fluorescentes. *Anales Instituto Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 12(1): 15–32.
- Moreno C.E. y Rodríguez P. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 163: 279-282.
- Moreno C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *M&T–Manuales y Tesis SEA*, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Morris P.A. 1980. A field guide to Pacific coast shells, including shells of Hawaii and the Gulf of California. Houghton Mifflin Company Boston, USA. 297p.
- Nambu R., Saito H., Tanaka Y., Higano J. y Kuwahara H. 2012. Wave actions and topography determine the small-scale spatial distribution of newly settled Asari clams

- Ruditapes philippinarum* on a tidal flat. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 99: 1-9.
- Nel R., McLachlan A. y Winter D.P.E. 2001. The effect of grain size on the burrowing of two *Donax* species. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 265: 219-238.
- Newell C.R. y Hidu H. 1982. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shelled clam *Mya arenaria* L. Journal Experimental Marine Biology and Ecology, 65: 285-295.
- Nogués-Bravo D. 2003. El estudio de la distribución espacial de la biodiversidad: Conceptos y Métodos. Cuadernos de Investigación Geográfica, (29):67-82.
- O'Connor W.A. y O'Connor S. J. 2011. Early ontogeny of the pipi, *Donax (Plebidonax) deltoides* (Donacidae; Bivalvia). Molluscan Research, 31(1):53-56.
- Ocaña F. A. y Fernández A. 2011. Morfometría de la concha de *Donax denticulatus* y *Donax striatus* de dos playas de Cuba Oriental. Revista Marina Costera, 3: 67-75.
- Olabarria C., Carballo J.L. y Vega C. 2001 Spatio-Temporal changes in the tropics structure of rocky intertidal mollusc assemblages on a tropical shore. Ciencias Marinas, 27(2): 235–254.
- Orozco-Romo M.L. 1980. Estudio del macrobentos de la Bahía de Mazatlán. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guadalajara. 131p.
- Ortiz Arellano M.A. 2005. Sistemática y ecología de la malacofauna de la zona intermareal de las Islas de la Bahía de Navachiste, Sinaloa, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Unidad Sinaloa. Instituto Politécnico Nacional. 189p.
- Páez-Osuna F., Fong-Lee M.L. y Fernández-Pérez H. 1984. Comparación de tres técnicas para analizar materia orgánica en sedimentos. Nota científica. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 11(1):233-239.
- Parker R.H. 1964. Zoogeography and ecology of some macro-invertebrates, particularly mollusks, in the Gulf of California and the continental slope off Mexico. Dansk Naturhistorisk Forening (Copenhagen), Videnskabelige Meddelelser, 126: 1–178.
- Paz M., Mikhailov A. y Torrado M. 2001. Sexual differentiation of the somatic gonad tissue in marine bivalve mollusks: esterase- and fibronectin-like recognition signals. The International Journal Developmental Biology, 45(S1): S119-S120.

- Peres J.M. 1982 Zonations. In: Kinne O. (Ed.). Marine Ecology. Wiley, New York. pp 9-45.
- Pérez Peña M. y Ríos Jara E. 1998. Gastropod mollusks from the continental shelf off Jalisco and Colima, Mexico”: Species collected with a trawling net. *Ciencias Marinas*, 24(4): 425-442.
- Porri F., McQuaid C.D. y Radloff S. 2006. Spatio-temporal variability of larval abundance and settlement of *Perna perna*: differential delivery of mussels. *Marine Ecology Progress Series*, 315: 141-150.
- Price A.R.G. 2002. Simultaneous ‘hotspots’ and ‘coldspots’ of marine biodiversity and implications for global conservation. *Marine Ecology Progress Series*, 241: 23–27.
- Rafaelli D. y Hawkins S. 1996. *Intertidal Ecology*. Chapman & Hall. Osney Mead, Oxford. 354p.
- Ramírez R., Tuya F., Sánchez-Jerez P., Fernández-Gil C., Bergasa O., Haroun R.J. y Hernández-Brito J.J. 2005. Estructura poblacional y distribución espacial de los moluscos gasterópodos *Osilinus atrata* y *Osilinus sauciatus* en el intermareal rocoso de las islas Canarias (Atlántico centro-oriental). *Ciencias Marinas*, 31(004): 697-706.
- Ramón M., Abelló P. y Richardson C.A. 1995. Population structure and growth of *Donax trunculus* (Bivalvia: Donacidae) in the western Mediterranean. *Marine Biology*, 121: 665-671.
- Reineck H.E. y Singh I.B. 1980. *Depositional Sedimentary Environments, with Reference to Terrigenous Clastics*. Second ed. Springer-Verlag, New York. 551p.
- Rendón-Díaz L.Y. 2010. Diversidad ecológica de moluscos del estero de Urías y costas de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa. 81p.
- Rhoads D.C. y Pannella G. 1970. The use of molluscan growth patterns in ecology and paleoecology. *Lethaia*, 3: 143-161.
- Riascos J.M. y Urban J.H. 2002. Dinámica poblacional de *Donax dentifer* (Veneroidea: Donacidae) en Bahía Málaga, Pacífico Colombiano durante el fenómeno “El niño” 1997/1998. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 50(3/4): 1113-1123.
- Ricciardi A. y Bourget E. 1999. Global patterns of macroinvertebrates biomass in marine intertidal communities. *Marine Ecology Progress Series*, 185: 21-35.

- Ricotta C. 2005. On hierarchical diversity decomposition. *Journal of Vegetation Science* 16: 223-226.
- Ríos-Jara E., E. López-Uriarte, M. Pérez-Peña y E. Juárez-Carrillo. 2003. Nuevos registros de escafópodos para las costas de Jalisco y Colima, México. *Hidrobiológica*, 13(002): 167-170.
- Ríos-Jara E., López-Uriarte E. y Galván-Villa C.M. 2008. Bivalve molluscs from the continental shelf of Jalisco and Colima, Mexican Central Pacific. *American Malacology Bulletin*, 26: 119-131.
- Ríos-Jara E., Pérez-Peña M., López-Uriarte E. y Juárez-Carrillo E. 2003. Scaphopod mollusks from the Atlas V expedition (continental shelf of Jalisco and Colima, México) on board of the R/V “El Puma”. *Ciencias Marinas*, 29(1): 67-76.
- Ríos-Jara E., Navarro-Caravantes C.M., Galván-Villa C.M. y López-Uriarte E. 2009. Bivalves and gastropods of the Gulf of Tehuantepec, Mexico: A checklist of species with notes on their habitat and local distribution. *Journal of Marine Biology*, 2009: 1-12. DOI: 10.1155/2009/176801.
- Rodil I.F., Compton T.J. y Lastra M. 2012. Exploring macroinvertebrate species distributions at regional and local scales across a sandy beach geographic continuum. *PLoS ONE*, 7(6): e39609. DOI: 10.1371/journal.pone.0039609.
- Rodríguez-Jaramillo C., Maeda-Martínez A.N., Valdez M.E., Reynoso-Granados T., Monsalvo-Spencer P., Prado-Ancona D., Cardoza-Velasco F., Robles-Mungaray M. y Sicard M.T. 2001. The effect of temperatura on the reproductive maturity of the penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). *Journal of Shellfish Research*, 20(1): 39-47.
- Rodríguez-Zaragoza F.A. y Arias-González J.E. 2008. Additive diversity partitioning of reef fishes across multiple spatial scales. *Caribbean Journal of Science*, 44(1): 90-101.
- Rodríguez-Zaragoza F.A., Cupul-Magaña A.L., Galván-Villa C.M., Ríos-Jara E., Ortiz M., Robles-Jarero E.G., López-Uriarte E. y Arias-González J.E. 2011. Additive partitioning of reef fish diversity variation: A promising marine biodiversity management tool. *Biodiversity Conservation*, 20:1655-1675. DOI: 10.1007/s10531-011-0053-9.
- Roger S.I., Clarke K.R. y Reynolds J.D. 1999. The taxonomic distinctness of coastal bottom-dwelling fish communities of the North-east Atlantic. *Journal of Animal Ecology*, 68: 769–782.

- Román-Contreras R., Cruz-Abrego F.M. y Ibáñez-Aguirre A.L. 1991. Observaciones ecológicas de los moluscos de la zona intermareal rocosa de la Bahía de Chamela, Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, Serie Zoológica*, 62(1): 17-32.
- Roy K., Jablonsky D. y Valentine J.W. 2000. Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society London*, 267: 293–299.
- Roy K., Jablonsky D., Valentine J.W. y Rosenberg G. 1998. Marine latitudinal diversity gradients: Test of causal hypotheses. *Proceeding National Academy of Sciences*, 95: 3699-3702.
- Sánchez-Vargas D.P. 1984. Ecología y estructura de las comunidades de moluscos y crustáceos decápodos en la ensenada de Puerto Viejo, Mazatlán, Sinaloa. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 186pp.
- Sará G., Romano C. y Mazzola A. 2008. A new lessepsian species in the western Mediterranean (*Brachidontes pharaonis*, Bivalvia: Mytilidae): density, resource allocation and biomass. *Marine Biodiversity Records*, 1(e8):1-7. DOI: 10.1017/S17552672060008X.
- Sastre M.P. 1984. Relationships between environmental factors and *Donax denticulatus* populations in Puerto Rico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 19: 217-230.
- Skoglund C. 2001. Panamic Province Molluscan Literature: Additions and Changes from 1971 through 2000. I. Bivalvia; II. Polyplacophora. *The Festivus (Supplement)*. 140p.
- Smith S.D.A. 2008. Interpreting molluscan death assemblages on rocky shores: Are they representative of the regional fauna?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 151–159. DOI: 10.1016/j.jembe.2008.07.019.
- Soares A.G., Mclachlan A. y Schlacher T.A. 1996. Disturbance effects of stranded kelp on populations of the sandy beach bivalve *Donax serra* (Röding). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 205: 165-186.
- Sokal R.R. y Rohlf F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, W.H., New York. 877p.
- Spalding M.D., Fox H.E., Allen G.R., Davidson N., Ferdaña Z.A., Finlayson M., Halpern B.S., Jorge M.A., Lombana A., Lourie S.A., Martin K.D., McManus E., Molnar J., Recchia C.A. y Robertson J. 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57(7): 573–583. DOI: 10.1641/B570707.

- Sparre P. y Venema S.C. 1995. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la Alimentación. Valparaíso, Chile. 420p.
- Stendera S.E. y Johnson R.K. 2005. Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, 50:1360-1375.
- Stohlgren, T.J., Quinn J.F., Ruggiero M., Waggoner G.S. 1995. Status of biotic inventories in US national parks. *Biological Conservation*, 71: 97-106.
- Summerville K.S. y Crist T.O. 2005. Temporal patterns of species accumulation in a survey of Lepidoptera in a beech-maple forest. *Biodiversity and Conservation*, 14: 3393-3406. DOI: 10.1007/s10531-004-0546-x.
- Tharme R.E., Webb S.C. y Brown A.C. 1996. Organisms associated with the sandy-beach bivalve *Donax serra* Röding, with a description of *Cercaria serrae* sp. nov. (Trematoda). *South African Journal of Zoology*, 31(2): 86-90.
- Thayer C.W. 1975. Morphological adaptations of benthic invertebrates to soft substrata. *Journal Marine Research*, 33: 177-189.
- Triola M.F. 2000. Estadística elemental. Séptima edición. Addison Wesley Longman, México. 824p.
- Trueman E.R., Brand A.R. y Davis P. 1966. The effect of substrate and shell shape on the burrowing of some common bivalves. *Proceedings of the Malacological Society of London*, (37): 97-109.
- Underwood A.J. y Chapman M.G. 1996. Scales of spatial patterns of distribution on intertidal invertebrates. *Oecología*, 107: 212–224.
- Urban H.J. 2000. Culture potential of the pearl oyster (*Pinctada imbricata*) from the Caribbean. I. Gametogenic activity, growth, mortality and production of a natural population. *Aquaculture*, 189: 361-373.
- Valdivia N., Scrosati R.A., Molis M. y Knox A.S. 2011. Variation in Community Structure across Vertical Intertidal Stress Gradients: How Does It Compare with Horizontal Variation at Different Scales?. *PLoS ONE*, 6(8): e24062. DOI:10.1371/journal.pone.0024062.
- Veech J.A. y Crist T.O. 2010. Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology*, 9(7): 1988-1992.
- Vega C., Olabarria C. y Carballo J.L. 2008. Variación espacio temporal de moluscos y macroalgas en sustratos rocosos intermareales en la Bahía de Mazatlán. *Ciencia y Mar*,

XII(34): 3–16.

- Villalejo-Fuerte M., B.P. Ceballos-Vázquez y F. García-Domínguez. 1996. Reproductive cycle of *Laevicardium elatum* (Sowerby, 1833) (Bivalvia: Cardiidae) in bahia Concepcion, Baja California Sur, México. *Journal of Shellfish Research*, 15(3): 741-745.
- Wagner H.H., Wilde O. y Ewald K.C. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology*, 15: 219-227.
- Walkley A. y Black I.A. 1934. An examination of the Degthareff method for determining organic carbon in soils: Effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Science*, 63: 251-263.
- Warwick R.M. y Clark K.R. 1995. New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129: 301–305.
- Warwick R.M. y Clark K.R. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35: 532–543.
- Warwick R.M. y Clark K.R. 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, 39: 207–231.
- Warwick R.M. y Light J. 2002. Death assemblages of mollusks on St Martin’s Flats, Isles of Scilly: a surrogate for regional biodiversity?. *Biodiversity and conservation*, 11: 99–112.
- Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecology Monography* 30: 279-338.
- Wilkinson T., Wiken E., Bezaury-Creel J., Hourigan T., Agardy T., Herrmann H., Janishevski L., Madden C., Morgan L. y Padilla M. 2009. Ecoregiones marinas de América del Norte. Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal. 200p.
- Williams V.L., Witkowski E.T.F. y Balkwill K. 2005. Application of diversity indices to appraise plant availability in the traditional medicinal markets of Johannesburg, South Africa. *Biodiversity and Conservation*, 14:2971–3001. DOI: 10.1007/s10531-004-0256-4.
- Wyrтки L. 1966. Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, 4: 33–68

- Young R.T. 1953. *Postmonorchis donacis*, a new species of monorchid trematode from the Pacific coast, and its life history. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 43(3): 88-93.
- Yungkul K. y E.N. Powell. 2004. Surfclam histopathology survey along the Delmarva mortality line. *Journal of Shellfish Research*, 23(2): 429-441.
- Zajac R.N., Vozarik J.M. y Gibbons B.R. 2013. Spatial and temporal patterns in Macrofaunal diversity components relative to sea floor landscape structure. *PLoS ONE* 8(6): e65823. DOI: 10.1371/journal.pone.0065823.
- Zamorano P. y Hendrickx M.E. 2007. Biocenosis y distribución de los moluscos de aguas profundas en el Pacífico mexicano: una evaluación de los avances. pp49-50. In: *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. Ríos-Jara E., Esqueda-González M.C., Galván-Villa C.M. (Eds). Universidad de Guadalajara, México. 299p
- Zamorano P., Barrientos-Luján N.A. y Ramírez-Luna S. 2008. Malacofauna del infralitoral rocoso de Agua Blanca, Santa Elena Cozoaltepec, Oaxaca. *Ciencia y Mar*, XII (36): 19-33.
- Zamorano-deHaro P. 2006. Biocenosis y distribución de los moluscos asociados al talud continental del Pacífico Mexicano. Tesis de maestría. Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Unidad Académica Mazatlán. 124p.
- Zamudio L., Leonardi A.P., Meyers S.D. y O'Brien J.J. 2001. ENSO and eddies on the Southwest coast of Mexico. *Geophysical Research Letters*, 28: 13–16.
- Zar J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th edition. Pearson Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 944p.
- Zvuloni A., van Woesik R. y Loya Y. 2010. Diversity partitioning of stony corals across multiple spatial scales around Zanzibar Island, Tanzania. *PLoS ONE* 5(3): e9941. DOI: 10.1371/journal.pone.0009941.