

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE EDUCACION
SUPERIOR DE ENSENADA



DIVISION DE OCEANOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

RELACION DE LA INFAUNA CON LAS CARACTERISTICAS DEL SEDIMENTO EN
PLANICIES DE MAREA DEL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

MAESTRIA EN CIENCIAS

Presenta:

ANA CLAUDIA NEPOTE GONZALEZ

Ensenada, Baja California, México. Octubre de 2002.

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis no hubiera sido posible sin el valioso apoyo de los miembros de mi comité: Luis E. Calderón, Sharon Herzka y Arturo Martín a quienes agradezco el tiempo que invirtieron en la revisión del manuscrito y su paciencia para conmigo.

Por otra parte, mis compañeros del Laboratorio de Ecología y Pesquería de la Zona Costera tuvieron mucho que ver en este trabajo. Quiero agradecerles a todos por su compañía y ayuda durante las distintas etapas de mi tesis. Muchísimas gracias a Nancy Saavedra de quien aprendí mucho, José Luis Cadena, Victor Moreno, Silvia Avilés, Alma Morelos y Héctor.

Las distintas conversaciones que tuve con Sergio Aguiñiga, Walter Daessle, Arturo Siqueiros, Miguel Téllez y Gabriel Rendón enriquecieron con ideas este trabajo. Muchas gracias por la asesoría externa y desinteresada.

Gracias a los ayudantes de campo que se animaron a meterse al agua fría del invierno y que disfrutaron, junto conmigo, la calidez de la playa durante el verano: Nancy, Fili, Alejandra, Jesús, Jorge Fonseca, Silvia Avilés, Sarita, Luis y Victor.

Muchas gracias a la Dra. Silvia Ibarra y a la M.C. Miriam Poumian por las facilidades prestadas en su laboratorio.

Muy en especial, quiero agradecer al Dr. Richard Brusca (Museo del Desierto en Tucson) por su amable ayuda en la identificación taxonómica de los crustáceos. Igualmente, al Dr. Miguel Téllez (UABC) por el tiempo que dedico en la identificación de los moluscos.

Gracias a Maricarmen Neocoechea y a Sarita Frontana por su ayuda con la taxonomía de los poliquetos y a Guillermo Ortuño por ampliar mis dudas y por su ayuda en la elaboración del mapa que acompaña a este documento.

Mi estancia en Ensenada estuvo enriquecida por la agradable compañía y amistad de muchos amigos. En especial gracias a Pablo y a Clara por su apoyo en todo momento, por ofrecerme su casa y compartir conmigo un montón de cosas. Gracias a mi combocuate (Carlos Peynador) por su amistad y por abrirme las puertas de su casa (y de lorax también).

Gracias a Horacio que me acompañó durante la etapa final de mi estancia en Ensenada. En este tiempo, descubrí uno de los mejores refugios para escribir una tesis acompañada de muy buena música, literatura y arte (y pláticas enriquecedoras!).

Muchas gracias a los profesores del departamento de ecología quienes además de compartir sus conocimientos conmigo, también me brindaron una cálida amistad durante mi estancia como estudiante. Mil gracias a Vicente Ferreira y familia, a Horacio, a Eric Mellink, a Sharon y Juan Pablo, a Oscar Sosa, a Luis Calderón y a Bertha Lavaniegos (por permitirme tantas interrupciones en su oficina).

Finalmente quiero expresar mi más sincero agradecimiento a los amigos de siempre y a los nuevos también. Estos dos años hubieran sido muy distintos sin su cariño y soporte.

Gracias a Silvia Valverde (la tica), Memo, Daniel, Clara y Pablo, Sharon, Eric, Luis, Horacio, Victor, Nancy, Sarita, Silvia Avilés, Adriana, Alma, Carlos, David Rivas, Pili y Alex, Carolina y Arturo.

Gracias a Jorge Chon por todo su amor, por atreverse a compartir este sueño conmigo y por tantísimas cosas compartidas de distintas formas.

Este trabajo forma parte del proyecto “Ecosystem-based conservation and resource management of the Upper Gulf of California: a mass balance approach” financiado por el programa UC-MEXUS y el CONACyT (Ref. CICESE 62239) y el CICESE (Ref. 622143). Mis estudios de maestría fueron financiados por el CONACyT.

.

RESUMEN de la tesis de ANA CLAUDA NEPOTE GONZALEZ, presentada como requisito parcial, para la obtención del grado de MAESTRA EN CIENCIAS en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Octubre de 2002.

RELACION DE LA INFAUNA CON LAS CARACTERISTICAS DEL SEDIMENTO EN PLANICIES DE MAREA DEL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA

Aprobado por:

**Dr. Luis E. Calderón Aguilera
Director de Tesis**

Las playas arenosas son consideradas sistemas en los cuales los factores físicos son más importantes que los procesos biológicos en la estructuración de la comunidad béntica que en ellas habita. El Alto Golfo de California (AGC) es uno de los ambientes someros más dinámicos en México debido a que en él ocurre una de las mareas más amplias del mundo, con un intervalo anual de aproximadamente 7 m frente a la costa de San Felipe. El objetivo del presente estudio fue describir los patrones espaciales y temporales de la infauna en dos planicies de marea en el AGC y relacionarlos con el tamaño de grano, el contenido de materia orgánica en el sedimento y el gradiente de la zona intermareal. Se colectaron muestras de sedimento bajo condiciones de mareas vivas (junio del 2001 a febrero del 2002) usando un nucleador manual de 11 cm de diámetro interno, a lo largo de dos transectos perpendiculares a la línea de costa en San Felipe, Baja California y en el Golfo de Santa Clara, Sonora. En total, se colectaron 4,316 organismos pertenecientes a 47 taxa de 8 grandes grupos: Cephalochordata, Crustácea, Echinodermata, Brachiopoda, Mollusca, Nematoda, Nemertinea y Annelida. Los Caécidos (Mollusca: Gasteropoda) fue el grupo más abundante (hasta un 60% del total colectado en San Felipe). Los mayores porcentajes de materia orgánica ($0.46 \pm 0.12\%$) en el sedimento se encontraron en el nivel inferior del intermareal en ambas localidades. La mediana del tamaño de grano fue mayor en el nivel superior del intermareal en ambas localidades (-0.2ϕ). Tanto la abundancia de organismos como la riqueza de taxa fueron mayores en el nivel del intermareal inferior. Los mayores valores de abundancia ($9,224 \pm 2170 \text{ org. m}^{-2}$) se registraron en San Felipe para el nivel medio del intermareal. La mayor riqueza de taxa (19 taxa) se registró en los niveles medio e inferior del intermareal donde por lo general, dominaron las arenas finas en ambas localidades. Lo anterior sugiere que la estructura de la comunidad béntica en el AGC es regida por mecanismos que tienen que ver con las mareas y no sólo por las características del sedimento.

Palabras clave: infauna, planicies de marea, Alto Golfo de California, grupos funcionales, sedimentos

ABSTRACT of the thesis presented by ANA CLAUDIA NEPOTE GONZALEZ as partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCES degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, México. October of 2002.

INFAUNA AND SEDIMENT CHARACTERISTICS ON TIDAL FLATS AT THE UPPER GULF OF CALIFORNIA

Sandy beaches are considered systems where physical factors are more important than biological processes in shaping benthic communities. The Upper Gulf of California (UGC) is one of the most dynamic shallow water environments in México due to the tidal range of ~7 m at San Felipe shore. The objective of this study was to describe spatial and temporal patterns of the infauna in two tidal flats at the UGC and to relate them with grain size, organic matter content in the sediment and the intertidal gradient across shore. I collected sediment samples under spring tides conditions (June 2001 to February 2002) using a manual core (11 cm diameter) on two transects perpendicular to the shore line in San Felipe, Baja California, and Golfo de Santa Clara, Sonora. In total, I collected 4,316 organisms belonging to 47 taxa. The most abundant groups were crustaceans, polychaetes and mollusks. The family Caecidae (Mollusca: Gasteropoda) was the most abundant group (up to 60% of the total sampled in San Felipe). The highest percentages of organic matter content in the sediment were presented at the inferior level of the intertidal zone in both localities. The coarsest sediments were found at the upper level in the intertidal zone in both localities. Organisms abundance and taxa richness were correlated with intertidal level. The highest values of abundance and richness were at the medium and inferior levels where, fine sediments were present. This suggest that the benthic structure of infauna at the UGC is controlled more by complex tidal mechanisms than grain size.

Key words: infauna, tidal flats, Upper Gulf of California, functional groups

CONTENIDO

I.	INTRODUCCIÓN.	1
I.1	CLASIFICACIÓN DE PLAYAS ARENOSAS.	2
I.2	FACTORES QUE AFECTAN LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES BÉNTICAS EN PLAYAS ARENOSAS.	5
I.3	COMUNIDADES BÉNTICAS DEL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA.	6
I.4	OBJETIVOS.	8
I.4.1	<i>Objetivo general</i>	8
I.4.2	<i>Objetivos particulares</i>	8
I.5	HIPOTESIS.	9
II.	MATERIALES Y METODOS	10
II.1	AREA DE ESTUDIO	10
II.2	TRABAJO DE CAMPO	14
II.3	TRABAJO DE LABORATORIO	17
II.3.1	<i>Granulometría</i>	17
II.3.2	<i>Estimación del contenido de materia orgánica</i>	19
II.3.3	<i>Estimación de abundancia de organismos por área y biomasa</i>	20
II.4	ANALISIS DE DATOS	20
III.	RESULTADOS	24
III.1	CARACTERISTICAS DE LAS PLAYAS	24
III.1.1	<i>Granulometría</i>	24
III.1.2	<i>Contenido de Materia Orgánica</i>	27
III.1.3	<i>Relaciones entre factores abióticos</i>	30
III.2	ABUNDANCIA DE ORGANISMOS Y RIQUEZA DE TAXA.	31
III.3	RELACIONES ENTRE LA ABUNDANCIA Y LA RIQUEZA CON FACTORES ABIÓTICOS.	35
III.4	COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD	36
III.5	INDICES ECOLÓGICOS.	40
III.6	ANÁLISIS DE SIMILITUD DE LA INFAUNA	42
III.7	GRUPOS FUNCIONALES	47
IV.	DISCUSIÓN	52
IV.1	CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DE LAS PLAYAS.	52
IV.1.1	<i>Granulometría</i>	52
IV.1.2	<i>Porcentaje de materia orgánica</i>	53
IV.2	ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE ORGANISMOS Y SUS RELACIONES CON FACTORES ABIÓTICOS	55
IV.3	COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD	58
IV.4	INDICES ECOLÓGICOS	61
IV.5	ANALISIS DE SIMILITUD DE LA INFAUNA	62
IV.6	GRUPOS FUNCIONALES	64
V.	CONCLUSIONES	69
	LITERATURA CITADA	71

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
1. El Alto Golfo de California se localiza en el extremo Norte del Golfo de California e incluye la desembocadura del río Colorado.	11
2. Diseño experimental del trabajo de campo. Para cada una de las dos playas muestreadas se trazaron dos transectos perpendiculares a la línea costa separados entre sí por 300 m. A lo largo de cada transecto se ubicaron 3 cuadrantes de 25 m ² cada uno. Cada cuadrante se ubicó en distintos niveles del intermareal: nivel superior, nivel medio y nivel inferior.	15
3. Mediana del tamaño de grano (mm) a lo largo de los 3 niveles del intermareal. 1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior. Muestra analizada = ~ 50 g de sedimento por cada cuadrante.	25
4. Clasificación del tamaño de grano (phi). Los números indican los niveles del intermareal. 1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior. Valores bajos de ϕ corresponden a una mejor clasificación del sedimento. Muestra analizada = ~ 50 g de sedimento por cada cuadrante.	26
5. Porcentaje de materia orgánica por cada nivel del intermareal en cada uno de los transectos por localidad. 1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior. Muestra analizada = ~ 80 – 100 g de sedimento por cada cuadrante.	29
6. Valores promedio (error estándar) de abundancia, biomasa y riqueza de la infauna por muestreo en cada nivel del intermareal en San Felipe. Nivel 1 = superior, nivel 2 = medio, nivel 3 = inferior.	32
7. Valores promedio (error estándar) de abundancia, biomasa y riqueza de la infauna por muestreo en cada nivel del intermareal en el Golfo de Santa Clara. Nivel 1 = superior, nivel 2 = medio, nivel 3 = inferior.	34
8. Escalamiento no-métrico multidimensional (n-MDS) para San Felipe. Las letras en mayúsculas indican los meses de muestreo (J = junio 2001, O = octubre 2001, F = febrero 2002) y los números indican el nivel en el intermareal (1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior).	43
9. Escalamiento no métrico multidimensional (n-MDS) para el Golfo de Santa Clara. Las letras en mayúsculas indican los meses de muestreo (J = junio 2001, O = octubre 2001, F = febrero 2002) y los números indican el nivel en el intermareal (1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior).	44
10. Grupos funcionales representados en porcentajes de abundancias en San Felipe. Los números indican el nivel en el intermareal (1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior).	49
11. Grupos funcionales representados en porcentajes de abundancias en el Golfo de Santa Clara. Los números indican el nivel en el intermareal (1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior).	50

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
I. Clasificación del tamaño de grano de sedimentos. Las partículas están categorizadas en la escala de Wentworth con unidades phi (ϕ) entre paréntesis.	19
II. Grado de clasificación de tamaño de grano para cada valor de desviación estándar calculado. Fuente: Rendón-Márquez (1995).	19
III. Correlaciones no paramétricas de Spearman Rho entre las variables abióticas para cada localidad.	30
IV. Valores de las regresiones lineales entre la abundancia y la riqueza de taxa con las variables ambientales en San Felipe, B. C. r^2 = coeficiente de determinación, F = distribución, p = valor de significancia < 0.05.	35
V. Valores de las regresiones lineales entre la abundancia y la riqueza de taxa con las variables ambientales en el Golfo de Santa Clara, Son. r^2 = coeficiente de determinación, F = distribución, p = valor de significancia < 0.05.	36
VI. Grupos taxonómicos encontrados en la infauna del Alto Golfo de California y sus respectivos porcentajes de abundancia en cada localidad estudiada. Se resalta en negritas los grupos que representaron más del 10% de la abundancia relativa.	37
VII. Frecuencia de ocurrencia (F) y abundancias promedio (org m^{-2}) \pm error estándar de los grupos que presentaron 50% en por lo menos una ocasión en ambas localidades durante el periodo de muestreo. Los espacios vacíos indican la ausencia de organismos de un taxón.	39
VIII. Valores de diversidad ($H' \log_2$) y equitatividad (J') por mes en cada nivel del intermareal en San Felipe.	41
IX. Valores de diversidad ($H' \log_2$) y equitatividad (J') por mes en cada nivel del intermareal en el Golfo de Santa Clara.	42
X. Grupos taxonómicos que contribuyeron en un 50% a la similitud entre muestras por mes en San Felipe. Resultados obtenidos mediante un análisis de similitud de SIMPER, PRIMER.	45
XI. Grupos taxonómicos que contribuyeron en un 50% a la similitud entre muestras por mes en el Golfo de Santa Clara. Resultados obtenidos mediante un análisis de similitud de SIMPER, PRIMER.	46
XII. Fuentes bibliográficas para la determinación de los grupos funcionales de cada taxón.	47

RELACION DE LA INFAUNA CON LAS CARACTERISTICAS DEL SEDIMENTO EN PLANICIES DE MAREA DEL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA.

I. INTRODUCCIÓN

Los sistemas ecológicos se caracterizan por su heterogeneidad espacio-temporal (Legendre, 1993 y Thrush *et al.*, 1997). El estudio de los factores que influyen en la distribución y abundancia de organismos bénticos se ha desarrollado principalmente en costas de sustratos rocosos de donde han surgido teorías claves sobre ecología de comunidades (Connel, 1975; Dayton 1975; Peterson, 1991; Paine, 1994).

Las costas de sustratos blandos se consideran como inestables dado que se componen de partículas de varios tamaños que van desde arenas gruesas hasta arenas muy finas, limos y arcillas (Knox, 2001). El tipo de playa que se forma en un litoral en particular depende de la velocidad de las corrientes marinas y del tamaño de grano de los sedimentos del litoral. Las partículas en suspensión se sedimentan cuando la velocidad de la corriente disminuye, mientras que los granos gruesos y arenas se asientan rápidamente, las partículas más finas (62-125 μm) tienen velocidades de asentamiento del orden de ~ 300 m por día (Gibbs *et al.*, 1971; King, 1975). Consecuentemente, las aguas en los estuarios y en mares semicerrados donde abundan las partículas finas, tienden a ser turbias debido al material en suspensión (Knox, 2001).

Las playas arenosas son consideradas sistemas en los cuales los factores físicos son más importantes que los procesos biológicos para la determinación de la estructura de comunidades bénticas (McLachlan y Bate, 1983; Straughan, 1982 y Wenner, 1988).

Diversos estudios han evaluado la interacción de los factores abióticos con la abundancia, distribución y riqueza específica de organismos bénticos en playas arenosas. Las características físicas que han sido mayormente estudiadas son el perfil de la playa (Dexter 1983; Finchman 1974; Jaramillo y González 1991; Jones 1970; McLachlan *et al.*, 1981), la temperatura (Jaramillo 1987; Jones, 1970; Vohra, 1971), el contenido de agua en el sedimento (Bally 1983; Jaramillo 1987; Salvat, 1964; Wendt y McLachlan, 1985) y el tamaño de grano (Weiser, 1959; Bally, 1981; Gray, 1981; McLachlan *et al.*, 1981; Hutchings *et al.*, 1983; Snelgrove y Butman, 1994; McLachlan, 1996).

I.1 Clasificación de playas arenosas.

Diversos autores han desarrollado sistemas de clasificación de playas basadas en la presencia/ausencia de distintos grupos taxonómicos como una herramienta para entender las interacciones entre los organismos y las características físicas de las playas arenosas. La primera clasificación que se hizo sobre playas arenosas fue la propuesta por Dahl (1952), quien señaló tres zonas intermareales definidas por el tipo de organismos que viven en cada zona:

1. Borde externo de la playa opuesto al mar que se caracteriza por la presencia de crustáceos capaces de respirar aire,
2. Zona meso-litoral caracterizada por isópodos cirolánidos,
3. Zona sublitoral con una mezcla de distintos grupos de fauna, donde abundan los poliquetos y los moluscos.

Posteriormente, Salvat (1964, 1966) consideró que la zonación de las playas arenosas es el resultado de las características físicas, más que de la composición de sus organismos.

Definió cuatro zonas con relación a la presencia de humedad generada por los ciclos de mareas:

1. Zona de arena seca o humedecida por el rocío del oleaje durante el nivel más alto de mareas vivas,
2. Zona de retención alcanzada por todas las mareas donde algo de humedad está siempre presente,
3. Zona de resurgencia sujeta al movimiento del agua durante pleamar y bajamar,
4. Zona de saturación permanente de agua con poco flujo de agua intersticial.

Brown (1983) propuso la existencia de dos zonas generales para todas las playas arenosas conjuntando las clasificaciones propuestas por Dahl (1952) y Salvat (1966). La zonación propuesta por Brown consiste en una zona sobre la línea de marea alta que es habitada por animales capaces de respirar aire, y una zona más baja habitada por animales capaces de respirar bajo el agua.

La interacción entre el perfil de playa, las características del oleaje y el tipo de sedimento en una playa afectan dramáticamente la estructura de la comunidad que habita la zona intermareal (Brazeiro, 2001). Con base en la energía del oleaje y en el tamaño de grano, Short y Wright (1983) propusieron una clasificación de playas con tres tipos principales: disipativas, intermedias y reflectivas. Las playas disipativas tienen una zona de rompiente extensa, arenas finas, olas grandes y poca pendiente en la cual la energía de las olas se disipa. Las reflectivas se caracterizan por la ausencia de la zona de rompiente, y arenas muy gruesas o cantos rodados como sustrato, perfiles con pendientes más pronunciadas que reflejan la acción del oleaje hacia el mar. Las playas intermedias poseen

condiciones más variables que las ubican en un estado de “transición” entre los dos extremos anteriores.

Otra manera de clasificar a las playas es la propuesta por Brown y McLachlan (1990) en la que el grado de exposición al oleaje determina el tipo de playa. Las playas expuestas son definidas como aquéllas que reciben acción directa del oleaje. Las playas semi-expuestas están sujetas a la acción moderada del oleaje. Las playas protegidas reciben una acción limitada y las playas muy protegidas no están expuestas a la acción del oleaje directamente y en ellas pueden formarse planicies de marea.

En general, las playas arenosas soportan una macrofauna diversa y abundante que es dominada por crustáceos, bivalvos y poliquetos (Brown y McLachlan, 1990). Los valores de riqueza de especies, abundancia y biomasa tienden a incrementarse conforme las playas cambian de tener condiciones reflectivas a presentar condiciones disipativas (Defeo *et al.*, 1992, Jaramillo y McLachlan, 1993; McLachlan *et al.*, 1993; Brazeiro, 1999; Jaramillo *et al.*, 2000). Para los fines del presente trabajo se seguirá la zonación propuesta por Short y Wright (1983) y por Brown y McLachlan (1990) debido a que son las más utilizadas por otros autores para fines de comparación.

La aplicación de estos esquemas de zonación para explicar la estructura de las comunidades en distintas playas arenosas ha tenido un éxito limitado debido a la variación estacional que la composición de la infauna tiene en respuesta a cambios ambientales o a las diferentes historias de vida de cada taxa (Haynes y Quinn, 1995). Algunas especies de invertebrados en playas templadas se reproducen en distintas épocas del año (Dexter, 1985; Holland y Polgar, 1976) y como consecuencia, la estructura de la comunidad intermareal

varía temporalmente dependiendo del reclutamiento y de la mortalidad de las especies dominantes (Dexter, 1979; Leber, 1982; Shelton y Robertson, 1981; Underwood, 1981).

I.2 Factores que afectan la estructura de las comunidades bénticas en playas arenosas.

La estructura de los ensambles de especies bénticas y la distribución en parches de sus organismos están determinadas por la topografía y las características del sedimento de las playas que habitan (Hall, 1994). El tamaño de grano del sedimento clástico es una medida de la cantidad de energía en el medio, lo cual a su vez da lugar a la depositación. En general, los sedimentos más gruesos se encuentran en ambientes de mayor energía y los sedimentos más finos en ambientes de energía baja (Reineck y Singh, 1975). Otra medida de la energía del medio físico es la clasificación del tamaño de grano que indica qué tan bien separados están los granos (Carr, 1982).

Bally (1981, 1983) reportó que la riqueza y abundancia de especies disminuían conforme aumentaba el grado de exposición de las playas, y por lo tanto la fuerza del oleaje, mientras que la talla de los organismos y la biomasa se incrementaba. Posteriormente, McLachlan (1990) confirmó este patrón reportando que los valores de riqueza se incrementaban conforme las condiciones de las playas cambiaban de ser reflectivas a disipativas, y de playas con pendientes fuertes a playas con pendientes reducidas. Jaramillo y McLachlan (1993) reportaron que el número de especies, la abundancia y la biomasa generalmente decrecen conforme se incrementa el tamaño de grano en el sedimento y la pendiente de la playa, lo cual es consistente con condiciones disipativas. La producción, la biomasa y la diversidad de organismos de las costas arenosas

intermedias se incrementa al disminuir la fuerza hidrodinámica y el tamaño de grano (ver revisión en Reise, 2001).

El tipo de sedimento y el contenido de materia orgánica afectan la composición de la comunidad infaunal en playas arenosas y ambos factores varían en respuesta a la acción del oleaje (Knox 2001). La materia orgánica puede ser definida según Darnell (1967) como cualquier tipo de material biogénico en distintos estados de descomposición microbiana que representa un recurso potencial de energía para los consumidores. Las planicies de marea se caracterizan por altos valores de biomasa y de productividad secundaria, lo cual refleja disponibilidad de detritus y plancton proveniente de los mares adyacentes, ríos y marismas (Knox, 2001). Consecuentemente, el sistema intersticial pudiera ser visto como un sumidero de carbono donde los aportes orgánicos del mar son remineralizados.

I.3 Comunidades bénticas del Alto Golfo de California.

El Alto Golfo de California es uno de los ambientes someros más dinámicos en México debido a que en él se presenta una de las mareas más amplias del mundo. El intervalo anual de mareas en San Felipe, Baja California, es de casi 7 m con corrientes de mareas de alrededor de 1 m s^{-1} durante mareas vivas (Álvarez y Jones, 2002).

Debido al amplio intervalo de mareas que existe en esta región, durante condiciones de marea baja se forman planicies de 400 a 900 m de longitud en ambas costas, lo que permite explorar el sedimento al descubierto y muestrear las comunidades infaunales a lo largo del gradiente de marea.

Entre los invertebrados que se conocen para esta zona están los cnidarios, moluscos, artrópodos y equinodermos. Alrededor de la Isla Montague (localizada en la boca del delta

del río Colorado), se han reportado 17 especies de macroinvertebrados (organismos mayores a 500 μm), y en la región oceánica adyacente se reportaron 48 especies (Alvarez-Borrego, 2000). Findley *et al.* (en prensa) reportan un total de 484 especies de invertebrados béticos de las cuales 43 son endémicas del Golfo de California.

Cupul-Magaña y Téllez-Duarte (1997) estudiaron las características de la fauna macrobética y su relación con la morfología y dinámica de la playa en El Pelicano, en la costa este de Baja California al sur de San Felipe. En dicho estudio, los autores reportaron seis especies de invertebrados y documentaron que las características físicas del medio cambian a través del tiempo, lo cual influye en la distribución y abundancia de las especies de la comunidad bética.

Villarreal-Chávez y Carmona-Cedillo (1999) describieron la comunidad infaunal de la zona intermareal en la costa oriental de la desembocadura del río Colorado. Los autores determinaron tres regiones distintas en un transecto desde el delta hacia la zona marina: 1) comunidad interna (dentro de la zona del delta), 2) comunidad media (zona de transición entre el delta y las playas arenosas al Este del Alto Golfo) y 3) comunidad externa (playas del Golfo de Santa Clara). Los resultados de dicho estudio mostraron que la comunidad media fue la más rica en biomasa ($58.07 \pm 27.4 \text{ mg m}^{-2}$), en riqueza de especies (46) y en concentración de materia orgánica ($6.05 \pm 0.1\%$) lo cual estaba asociado al sustrato formado por sedimentos finos (limos y arcillas). La comunidad interna fue considerada una zona muy inestable y sujeta a gran erosión. La materia orgánica fue de $7.12 \pm 1.1\%$ y la riqueza fue de 12 especies. La comunidad externa estuvo compuesta por sedimentos

arenosos y por valores de riqueza específica mayores a los encontrados en la comunidad interna (14) pero con menor porcentaje de materia orgánica ($0.66 \pm 0.004\%$).

Las mareas de gran amplitud en el Alto Golfo generan un gradiente de humedad, que aunado a la variación estacional en la composición de los sedimentos (Cupul-Magaña y Téllez-Duarte, 1997) hacen de la zona intermareal del Alto Golfo un sitio ideal para estudiar el efecto del tamaño de grano, el contenido de materia orgánica y de la acción de las mareas en la estructuración de las comunidades bénticas. Debido a que los organismos bénticos de la zona intermareal forman un eslabón en el flujo de energía entre los productores primarios y los consumidores (invertebrados, peces y aves playeras), la comprensión de los mecanismos que determinan la variación espacial y temporal en la biomasa de macroinvertebrados tiene una importancia tanto básica en biología como aplicada (Ricciardi y Bourget, 1999).

I.4 OBJETIVOS.

I.4.1 Objetivo general

Describir los patrones espaciales y temporales de la infauna en dos playas arenosas del Alto Golfo de California y relacionarlos con factores abióticos como tamaño de grano, contenido de materia orgánica en el sedimento y gradiente de la zona intermareal.

I.4.2 Objetivos particulares

- Identificar los grupos taxonómicos más abundantes y frecuentes de la infauna en cada localidad.
- Estimar valores de biomasa, frecuencia relativa y abundancia de especies y grupos funcionales de la infauna.

- Analizar la variación espacio-temporal de la densidad y diversidad de organismos en función del tamaño de grano y el contenido de materia orgánica.
- Comparar los valores de abundancias, diversidad y patrones de zonación del Alto Golfo de California con los resultados obtenidos para otras localidades con condiciones similares en el mundo.

I.5 HIPOTESIS.

1. Debido a las características de las playas arenosas del Alto Golfo, se espera que los valores de diversidad y abundancia de especies sean altos por las condiciones de tamaño de grano fino, playa con poca pendiente y poco oleaje.
2. Se espera observar patrones claros de zonación en la zona intermareal. Se espera que en la parte superior de la zona intermareal dominen los crustáceos mientras que en la parte inferior exista una comunidad con mayor riqueza de grupos.
3. Dada la acción de mezcla por mareas en el Alto Golfo, lo cual genera condiciones de turbidez con un alto contenido de partículas en suspensión, se espera una mayor abundancia de organismos suspensívoros en la parte inferior de la zona intermareal.

II. MATERIALES Y METODOS

II.1 AREA DE ESTUDIO

El Alto Golfo de California comprende la región norte del Golfo de California. Se localiza al Noreste de Baja California y Noroeste de Sonora entre los 30° 25' y 31° 40' latitud N y 113° 50' y 114° 50' longitud O (figura 1). La región comprende un triángulo de aproximadamente 70 kilómetros de lado con vértices en la boca del río Colorado, San Felipe, Baja California y en Puerto Peñasco, Sonora (Lavín *et al.*, 1997).

El Alto Golfo es una zona somera con una profundidad media de 15 m que se encuentra sujeta a corrientes fuertes de marea (Lavín *et al.*, 1997). Las profundidades mayores (40 - 60 m) están en la costa de Sonora, contrastando con la costa de Baja California que es más somera y con pendiente más suave (Godínez Sandoval, 1997). El fondo marino es plano y está constituido principalmente por sedimentos de grano fino, como limos y arcillas transportados y depositados por el río Colorado (Thompson, 1968; Brusca, 1980).

El litoral en la región del delta está formada por planicies de marea lodosas, sin embargo, a ~ 10 km al sur de ésta zona predominan las playas arenosas. Estas playas varían en la textura de sus sedimentos. Carriquiry y Sánchez (1999) describieron un gradiente de texturas en dirección NE-SO caracterizado por sedimentos más finos (~ 6 ϕ) y pobremente clasificados en la costa de Baja California, con respecto a los sedimentos encontrados en la costa de Sonora (~ 3 ϕ).

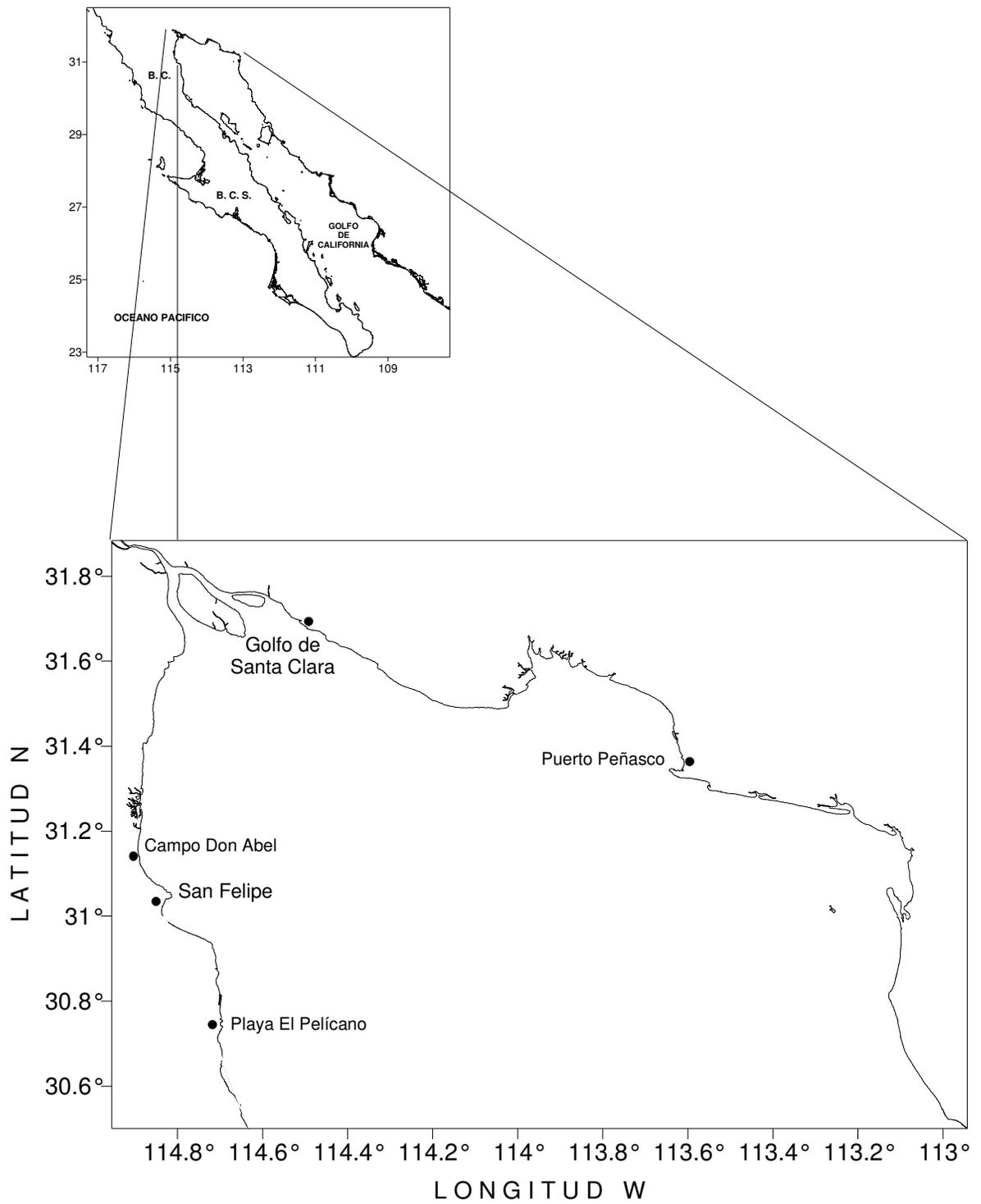


Figura 1. El Alto Golfo de California se localiza en el extremo Norte del Golfo de California e incluye la desembocadura del río Colorado.

El ciclo de marea es semidiurno con variaciones en el nivel del mar de hasta 6.95 m en San Felipe (Gutiérrez y González, 1989; Álvarez y Jones, 2002). Esta variación en los niveles del mar origina corrientes de marea con velocidades de entre 0.20 m s^{-1} y $\sim 1 \text{ m s}^{-1}$ durante mareas vivas (Hendrickson, 1973; Álvarez y Jones, 2002).

En la zona del delta existe una gran turbidez causada por la resuspensión de sedimentos. Se han observado valores de coeficiente de extinción de la luz tan bajos como -0.05 m^{-1} y una carga sedimentaria con máximos de 8 g l^{-1} (Zamora-Casas, 1993). A pesar de estas condiciones, Santamaría-del-Angel *et al.* (1996) reportaron valores de clorofila de 5 mg m^{-3} y máximos de productividad primaria de $76 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. Por otra parte, Orozco-Borbón (1995) encontró biomasa bacteriana de 240 mg C m^{-3} y tasas de crecimiento bacteriano altas, por lo que se puede definir al ecosistema del Alto Golfo como heterotrófico (Aguñiga García, 1999).

Millán-Núñez *et al.* (1999) en un estudio en la zona del delta, reportaron concentraciones de clorofila *a* mayores en la costa de Baja California que de Sonora con valores de 2.6 a 18.2 mg m^{-3} y 1.8 a 12.7 mg m^{-3} de clorofila *a*, respectivamente. La abundancia de fitoplancton también fue mayor en Baja California que en Sonora (274 y 166 células mL^{-1} respectivamente). Encontraron que la concentración de clorofila *a* y la abundancia de fitoplancton fue mayor en época de verano durante un periodo sin descarga de agua dulce en el delta del río Colorado y que estos factores están fuertemente influidos por la corriente de marea.

Los patrones de circulación del Alto Golfo están más influenciados por viento que por mareas durante el periodo de invierno (Argote *et al.*, 1995, 1998). Durante los meses de noviembre a mayo los vientos preponderantes son del noroeste ($8\text{-}12 \text{ m s}^{-1}$), lo cual induce

una circulación ciclónica. Durante los meses de junio a octubre, el patrón de circulación es anticiclónico dada la débil acción de los vientos del sur ($2-5 \text{ m s}^{-1}$) (Álvarez-Sánchez *et al.*, 1993; Álvarez-Borrego, 2001). La magnitud de las corrientes residuales de marea es del orden de 1 cm s^{-1} hacia el sur a lo largo del eje central del Alto Golfo, asociada a la convergencia de dos giros rotando en sentido contrario. Con vientos de 5 m s^{-1} , las corrientes residuales frente a San Felipe son principalmente en dirección del viento y la magnitud es de $1 \text{ a } 2 \text{ cm s}^{-1}$ (Argote *et al.*, 1998).

En regiones áridas donde hay poca precipitación y drenaje combinados con una tasa elevada de evaporación, los cuerpos de agua hipersalinos forman un sistema conocido como estuarios inversos o estuarios negativos (Álvarez y Jones, 2002). El Alto Golfo de California se localiza en una zona desértica caracterizada por un escaso aporte de agua dulce y elevadas tasas de evaporación, lo que ocasiona que predominen las condiciones antiestuarinas (Lavín *et al.*, 1997).

La tasa de evaporación estimada es de 1.1 m por año (Álvarez-Borrego, 2000) contrastando con una precipitación promedio anual de 68 mm (Miranda-Reyes *et al.*, 1990). La evaporación excede el aporte de agua dulce, por lo cual el Alto Golfo es considerado una cuenca de evaporación caracterizada por salinidad superficial de aproximadamente 36 ups^1 durante el invierno y de $38 \text{ a } 40 \text{ ups}$ durante el verano (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975; Lavín y Sánchez, 1999; Lavín *et al.*, 1998 y Álvarez-Borrego, 2000).

Para este trabajo, se eligieron dos playas arenosas en el Alto Golfo de California: 1) Campo Don Abel ($31^{\circ} 09' 20'' \text{ N}$ y $114^{\circ} 53' 20'' \text{ O}$), ubicado a 15 km al Norte de San Felipe,

en la costa oriental de Baja California, al cual se referirá en el texto como “San Felipe”, y 2) El Golfo de Santa Clara (31° 40’ 14’’ N y 114° 28’ 30’’ O) en la costa de Sonora más cerca al delta del río Colorado (figura 1).

La región del Alto Golfo es una zona de gran importancia ecológica y económica. Sirve como hábitat para la reproducción, desove y crianza de especies marinas como la corvina (*Cynoscion xanthus* y *C. parvipinnis*) y el camarón azul y café. Además, la región es hábitat único para la vaquita marina (*Phocoena sinus*) y la totoaba (*Totoaba macdonaldi*), las cuales son especies en peligro de extinción. La región también es frecuentada por otras especies de mamíferos marinos (Silber, 1990; Zavala-González y Mellink, 1997) y representa un sitio de hibernación, crianza y parada migratoria de alimentación para aves acuáticas (Mellink *et al*, 1997).

II.2 TRABAJO DE CAMPO

En este estudio, el trabajo de campo consistió en recolectas de organismos macrobénticos (mayores a 500 μm) y muestras de sedimento durante condiciones de bajamar en mareas vivas. El muestreo se realizó en los meses de junio y octubre del 2001 y febrero del 2002. Las colectas se realizaron desde la zona intermareal superior hacia el inferior siguiendo la bajamar. En cada sitio se trazaron dos transectos perpendiculares a la línea de costa separados por 300 m. La longitud de cada transecto fue variable dependiendo de las características de la playa y de la intensidad de la marea. Para cada transecto, se

¹ Abreviación de unidades prácticas de salinidad. Se conocen como unidades prácticas porque fueron definidas de tal manera que la nueva escala coincida con la antigua de partes por mil (ppm). La salinidad en ups es adimensional (UNESCO, 1985).

estimó una longitud promedio de 550 m en San Felipe y 400 m en Santa Clara. Los transectos fueron divididos en intermareal superior, medio e inferior.

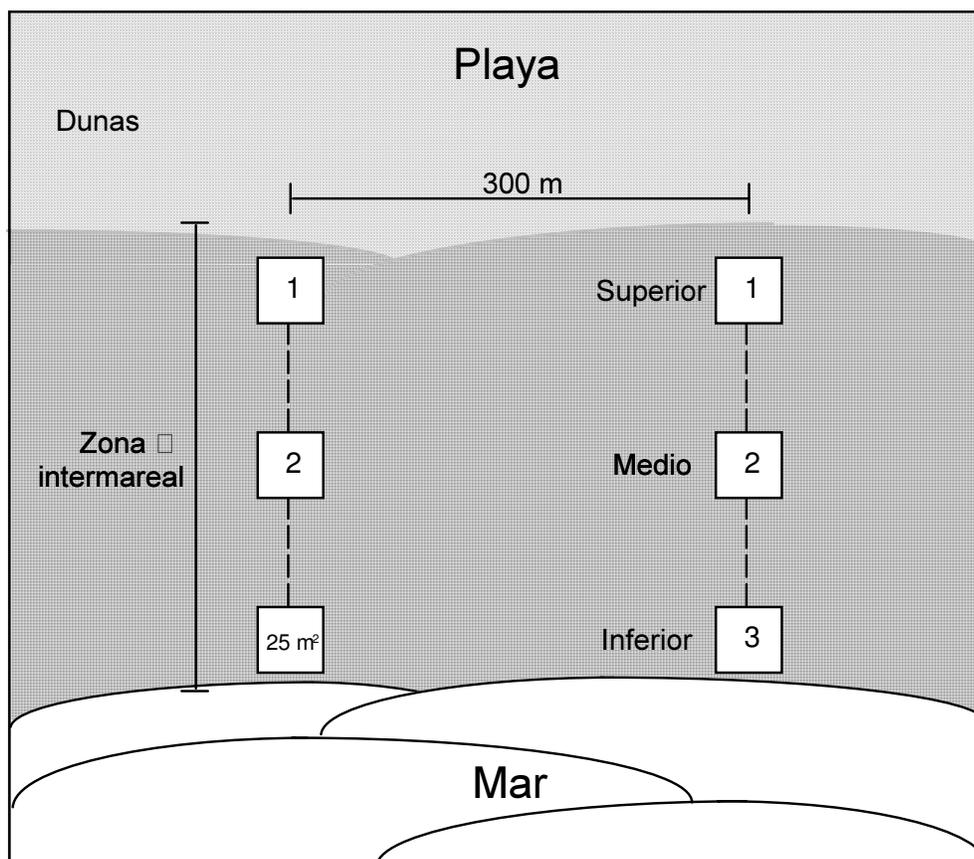


Figura 2. Diseño experimental del trabajo de campo. Para cada una de las dos playas muestreadas se trazaron dos transectos perpendiculares a la línea de costa separados entre sí por 300 m. A lo largo de cada transecto se ubicaron 3 cuadrantes de 25 m^2 cada uno. Cada cuadrante se ubicó en distintos niveles del intermareal: nivel superior, nivel medio y nivel inferior.

Se tomaron datos de temperatura del agua y salinidad y se anotaron observaciones sobre las condiciones del mar en cada muestreo. En Santa Clara se calculó la pendiente de la cara de playa utilizando tubos de PVC de 1.5 m de alto que fueron puestos verticalmente a lo

largo de una línea perpendicular a la costa. Se midieron las distancias entre tubos y utilizando una manguera de nivel llena de agua se estimó la diferencia de altura entre tubos. Con estas medidas se calculó la pendiente (de acuerdo a Hoyt, 1972). En San Felipe la pendiente de la playa fue tomada con un Geoposicionador Garmin modelo GPS12, con una precisión de posición de 1 a 5 m con correcciones DGPS.

Para estimar el contenido de materia orgánica y el tamaño de grano en cada nivel de playa se tomaron 5 muestras de sedimento utilizando una jeringa de plástico de 35 cm³ que fue enterrada en los primeros 10 cm del sedimento. Las muestras obtenidas en cada nivel de playa fueron guardadas en bolsas de plástico y conservadas a baja temperatura en hielo para disminuir la actividad bacteriana en el sedimento.

La colecta de organismos se realizó conforme bajaba la marea. En cada nivel de marea se tomaron 4 réplicas de sedimento utilizando un nucleador manual de 11 cm de diámetro interno y de 40 cm de altura, lo que proporciona un área de muestreo de 95 cm². El nucleador fue introducido en el sedimento a 20 cm de profundidad. Cada muestra obtenida fue lavada y tamizada en campo a través de una malla de 0.5 mm de luz. Los organismos retenidos fueron fijados en formaldehído al 7% y colocados en bolsas de plástico etiquetadas para el procedimiento de laboratorio. Para estimar la biomasa, se colectaron cuatro nucleadores por cuadrante y estas muestras fueron mantenidas en hielo y transportadas al laboratorio.

II.3 TRABAJO DE LABORATORIO

II.3.1 Granulometría

La determinación del tamaño de las partículas que componen el sedimento fue realizada en el laboratorio de geoquímica ambiental del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California. Los análisis granulométricos se hicieron con ayuda de un analizador de distribución de tamaño de partículas Horiba LA-910. El tamaño de muestra utilizado en este aparato es hasta 50 g de sedimento por muestra. El funcionamiento de dicho analizador se basa en la difracción de láser He-Ne y luz de tungsteno para intervalos de tamaño de 0.02 a 1,000 μm . Con base en la información obtenida del volumen de cada partícula, se calcula el tamaño de grano en milímetros y se obtiene el promedio, la desviación estándar y los intervalos de los volúmenes de las partículas.

El método de difracción de luz en el analizador Horiba tiene un límite superior de tamaño de grano de 1,000 μm . Esto implica que las muestras cuyos granos incluyeron partículas mayores a 1,000 μm no pudieron ser analizadas con este método. Por lo tanto, en estos casos, se siguió el método estándar de análisis de tamaño de grano por tamices. Se emplearon unas mallas de alambre *U.S. Standard* de los números 5, 7, 10, 14 y 18. Para seguir este procedimiento se requirió someter la muestra a un tratamiento preliminar para disgregar y limpiar la fracción arenosa a analizar (Rendón-Márquez, 1995). Con el fin de eliminar las sales solubles, las muestras fueron lavadas con agua destilada de 2 a 3 veces. Posteriormente, las muestras se secaron con papel absorbente y se colocaron en charolas de manera que los granos quedaran uniformemente distribuidos a lo largo de la superficie. Las

muestras húmedas se guardaron en una estufa a 60°C por una noche para que se secaran. Una vez secas las muestras, se tomaron 80-100 g de muestra para tamizar (Rendón-Márquez, 1995).

Los tamices fueron colocados uno sobre otro en orden decreciente. Las muestras se agregaron al tamiz de malla más grueso en la parte superior, se colocó la tapa y se tamizó durante un par de minutos. En la parte inferior se colocó una charola, donde se colectó la fracción menor de 4.0 ϕ (6.3 μm que corresponden a limos y arcillas). Las fracciones retenidas en cada tamiz se guardaron en sobres de plástico de peso conocido. Posteriormente, se procedió a pesar cada muestra por fracción y se siguió la técnica sugerida por Buller y McManus (1979) y Rendón-Márquez (1995) para calcular los porcentajes de peso por malla acumulados y los parámetros estadísticos de los tamaños de grano. Los datos que resultaron de estos análisis fueron convertidos a la escala Phi (ϕ) con la siguiente ecuación:

$$\phi = -\log_2 (S)$$

donde S = tamaño de grano en mm

La clasificación del sedimento de acuerdo a su tamaño de grano fue hecha con base en la escala de Wentworth (ver Tabla I).

Tabla I. Clasificación del tamaño de grano de sedimentos. Las partículas están categorizadas en la escala de Wentworth con unidades phi (ϕ) entre paréntesis.

	Tipo de Sedimento	Tamaño en mm	Unidades Phi (ϕ)
Gravas	Canto rodado	> 256	< -8
	Adoquín	64 a 256	-6 a -8
	Guijarros	4 a 64	-2 a -6
	Granos	2 a 4	-1 a -2
Arenas	Muy gruesa	1 a 2	0 a 1
	Gruesa	0.5 a 2	(1 a 0)
	Mediana	0.25 a 0.50	(2 a 1)
	Fina	0.125 a 0.50	(3 a 2)
	Muy fina	0.0625 a 0.125	(4 a 3)
Lodos	Limo	0.0039 a 0.0625	(8 a 4)
	Arcilla	< 0.0039	(> 8)

Tabla II. Grado de clasificación de tamaño de grano para cada valor de desviación estándar calculado. Fuente: Rendón-Márquez (1995).

Desviación Estándar (unidades ϕ)	Grado de clasificación
< 0.35	muy bien clasificado
0.35 a 0.50	bien clasificado
0.50 a 0.70	moderadamente bien clasificado
0.70 a 1.00	moderadamente clasificado
1.00 a 2.00	pobrementemente clasificado
2.00 a 4.00	muy pobrementemente clasificado
> 4.00	extremadamente pobrementemente clasificado

II.3.2 Estimación del contenido de materia orgánica

Con el fin de estimar el contenido de materia orgánica en el sedimento se siguió la técnica de peso seco libre de cenizas (Dean, 1974). Esta técnica provee una medida del contenido orgánico excluyendo el agua y todo el material inorgánico. Las muestras obtenidas en campo fueron homogeneizadas, posteriormente se tomaron submuestras para estimar el peso húmedo de cada una. A continuación, las muestras se procesaron en la estufa a 70°C durante 48 horas para que perdieran el agua retenida y la humedad. Después

se volvieron a pesar (peso seco) y se metieron a una mufla donde se incineraron a 500°C por 3 horas (Dean, 1974; Buller y McManus, 1979). La diferencia entre el peso seco y el peso posterior a la incineración representó la cantidad de materia orgánica en la muestra.

II.3.3 Estimación de abundancia de organismos por área y biomasa

Las muestras de sedimento obtenidas en campo fueron lavadas en laboratorio y preservadas en isopropanol al 50% en frascos de vidrio etiquetados. Con un microscopio estereoscópico, los organismos obtenidos en cada muestra fueron contados y separados por grupos taxonómicos. La identificación taxonómica fue realizada al más detallado nivel posible de acuerdo a claves taxonómicas y especialistas en distintos grupos taxonómicos (Barnes, 1963; Hartman 1968 y 1969; Keen, 1971; Keen y Coan, 1974; Brusca, 1980 y com. pers (Sonoran-Desert Museum, Arizona), Salazar-Vallejo, 1981; Abele, 1982; Salazar-Vallejo *et al.*, 1988). La abundancia promedio en cada cuadrante (el promedio de las cuatro muestras colectadas) fue calculada para cada grupo taxonómico.

Para estimar la biomasa, los organismos preservados fueron separados por grupos taxonómicos y contados. Los organismos de cada grupo fueron pesados en una balanza analítica (peso húmedo) y posteriormente se metieron en una estufa a 60°C por una noche con el fin de que perdieran humedad y poder estimar su peso seco por unidad de área (Beers, 1976).

II.4 ANALISIS DE DATOS

Los datos de abundancia de organismos se expresaron en número de organismos por metro cuadrado y los datos de biomasa en gramos de peso seco por unidad de área. Para los

grupos taxonómicos más importantes, se estimó la frecuencia de ocurrencia definida como el número de veces que un organismo dado estuvo presente en una localidad. Se estimaron abundancias por cada nivel en el intermareal, abundancias relativas por grupos taxonómicos, riqueza de grupos, abundancias por grupos funcionales y biomásas.

Para evaluar la relación entre abundancias y riqueza de organismos y los factores abióticos se llevaron a cabo una serie de análisis de regresión lineal simple sobre los datos transformados. En estos análisis, los factores abióticos fueron utilizados como la variable independiente y la abundancia y la riqueza de organismos como variables dependientes. Para observar si existían correlaciones entre la materia orgánica, el tamaño de grano, el nivel del intermareal y la clasificación del tamaño de grano del sedimento se hicieron análisis de correlación no paramétrica (Spearman Rho).

Previo a los análisis estadísticos, se realizó una prueba de Shapiro-Wilk W con la cual se concluyó que los datos no cumplían con el supuesto de normalidad que se requiere para correr los análisis de ANOVA paramétricos. Por lo tanto, para normalizar los datos de abundancias, biomásas y tamaño de grano se hizo una transformación a $\log_{10}(x + 1)$; los datos de materia orgánica fueron transformados usando el arcoseno de la raíz cuadrada de $x + 1$ (según Zar, 1996, Jaramillo *et al.*, 2001; Talley y Levin, 2001).

Con el objetivo de probar la hipótesis nula de que no existen diferencias en la abundancia por m^2 entre los niveles y entre el tiempo, se realizó un ANOVA de dos vías (tres niveles en el intermareal y tres meses de muestreo). Estos análisis fueron realizados usando JMPTM v3.2.1 de SAS Institute Inc.

Con el fin de examinar otros atributos de la comunidad infaunal del Alto Golfo, se utilizó el programa PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research) v5

(Clarke y Warwick, 1994; Clarke y Gorley, 2001). Con este programa se obtuvieron matrices con las cuales se realizó un análisis de similitud de Bray-Curtis donde los datos fueron transformados a $\text{Log}_{10}(x + 1)$ sin estandarizar. Con base en esta matriz de similitud se realizaron escalas multidimensionales no métricas (n-MDS) para cada localidad con el fin de explorar las similitudes y diferencias entre el ensamble de grupos taxonómicos entre cuadrantes. Con el n-MDS se construyó un mapa usando las categorías de las similitudes de las muestras cuyas distancias tienen el mismo orden de categorización que las disimilitudes correspondientes entre las muestras. El estrés es una medida que muestra qué tan bien la solución representa las distancias entre los datos. Clarke (1993) sugiere que los valores < 0.1 son buenos y < 0.2 son utilizables.

Con base en los datos de las abundancias de cada taxa, se realizaron análisis de (di)similitudes entre los niveles y entre los meses de muestreo usando el SIMPER para saber cuáles grupos taxonómicos contribuyeron en al menos el 70% de las similitudes en las asociaciones faunísticas (Clarke, 1993).

Con el objetivo de probar la hipótesis nula de que no existen diferencias en la composición de grupos taxonómicos en la comunidad infaunal de San Felipe y en la del Golfo de Santa Clara, se realizó un análisis de ANOSIM de dos vías (tres niveles en el intermareal y tres meses de muestreo).

Valores de riqueza de grupos, índices de diversidad (H' base 2) y de equitatividad (J') para cada nivel del intermareal fueron obtenidos usando el DIVERSE (Clarke, 1993). La riqueza de grupos es una medida relacionada al número presente de taxa; entre más taxa existan en un sitio, mayor será la riqueza de dicho sitio.

El índice de diversidad usado para este trabajo fue el índice de Shannon-Wiener (base 2):

$$H' = - \sum_i p_i (\log p_i)$$

donde p_i es la proporción total resultante de la especie i en la comunidad. Este índice incorpora dos componentes de la diversidad: la riqueza de especies y la equitatividad. Los valores de dicho índice pueden variar entre 1.5 y 3.5, en raras ocasiones pasa de 4.5.

El índice de equitatividad (J') expresa qué tan homogéneamente están distribuidos los organismos entre los diferentes grupos taxonómicos. Este índice es también conocido como el índice de equitatividad de Pielou:

$$J' = H' (\text{observados})/H'_{\max}$$

donde H'_{\max} es la diversidad máxima posible que pudiera ser alcanzada si todas las especies fueran igualmente abundantes. Los valores de éste índice varían entre 0 y 1, y generalmente altos valores de equitatividad son relacionados con alta diversidad.

Con base en la literatura publicada hasta la fecha, los taxa fueron agrupados en gremios tróficos de acuerdo a su hábito alimenticio más dominante: carnívoros, detritívoros, filtradores o herbívoros (Fauchald y Jumars 1979; Barnes 1986; Brown y McLachlan 1990).

III. RESULTADOS

III.1 CARACTERISTICAS DE LAS PLAYAS

III.1.1 Granulometría

San Felipe es una playa expuesta de tipo intermedia, con una acción del oleaje entre moderada y alta (basado en la clasificación de Short y Wright, 1983). La profundidad de la capa reducida en el sedimento es pequeña (1-2 cm) y hay túneles temporales (estructuras) contruidos por organismos infaunales (observación personal). La playa es plana con una pendiente de 1.18%. La temperatura del mar varió de 9.5°C a 31°C entre las fechas de muestreo, mientras que la salinidad mantuvo valores relativamente constantes (38-40 ups).

El sedimento en San Felipe está compuesto por gravas muy finas en el primer nivel del intermareal, y por arenas gruesas y medias en los niveles medio e inferior. Este patrón fue constante entre meses y transectos salvo en el mes de junio, cuando el tamaño de grano en el nivel superior varió entre transectos (1.41 y 0.81 mm, figura 3). La clasificación del tamaño de grano en San Felipe fue distinta para los tres niveles del intermareal. Aunque hubo mucha variación en el nivel superior, por lo general el sedimento estuvo moderadamente bien clasificado, mientras que en los niveles medio e inferior estuvo muy pobremente clasificado (figura 4).

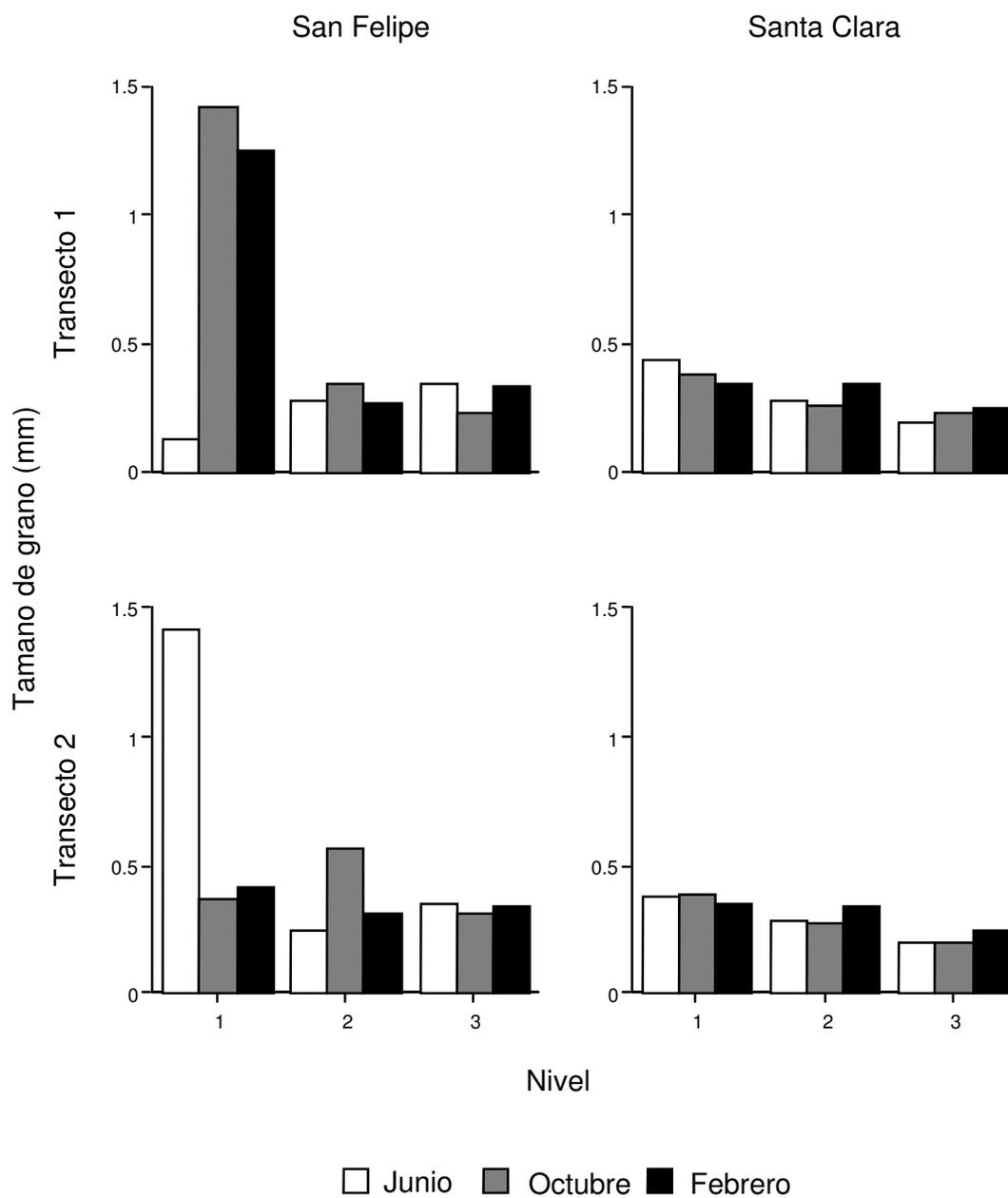


Figura 3. Mediana del tamaño de grano (mm) a lo largo de los 3 niveles del intermareal. 1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior. Muestra analizada = ~ 50 g de sedimento por cada cuadrante.

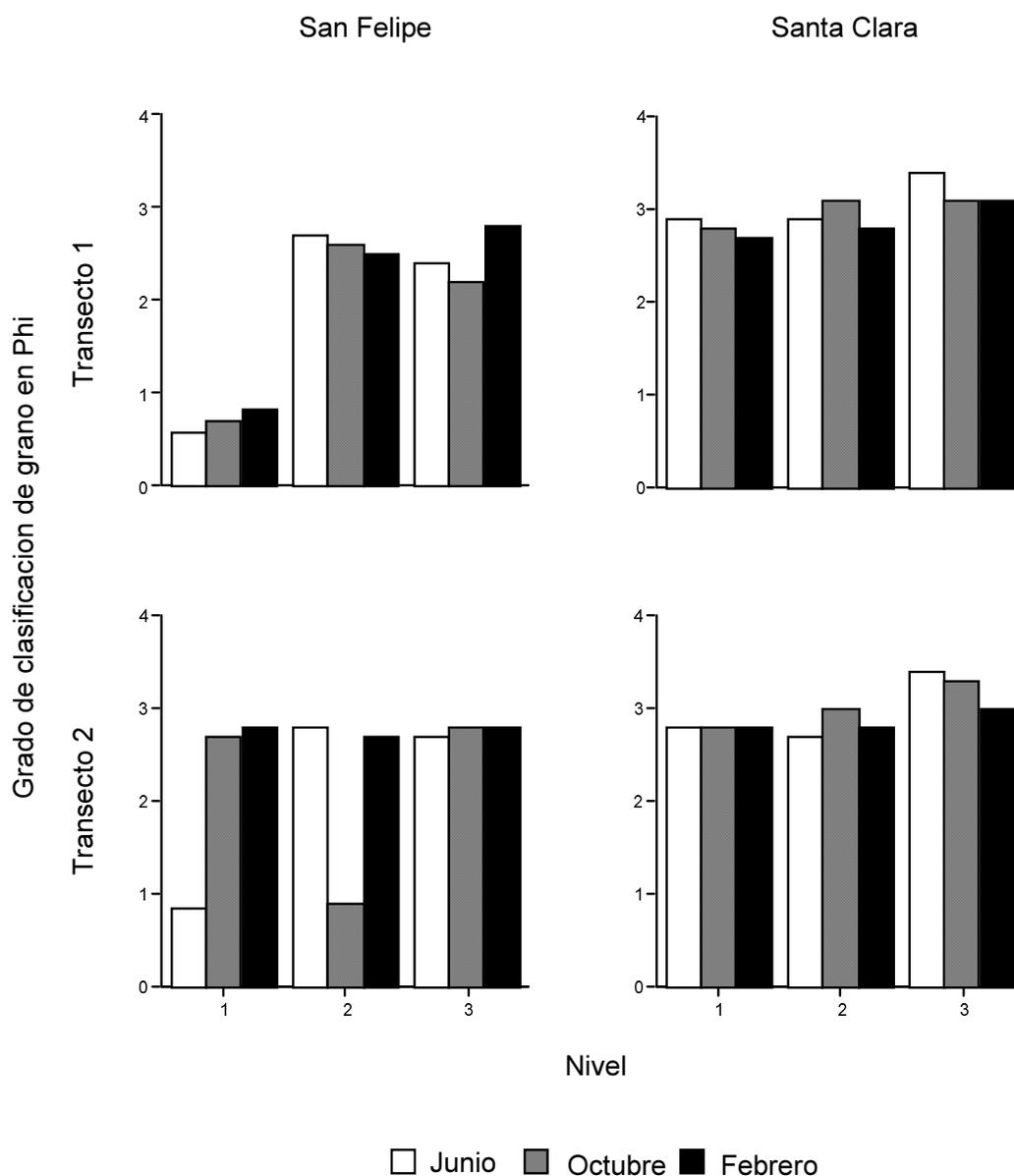


Figura 4. Clasificación del tamaño de grano (ϕ). Los números indican los niveles del intermareal. 1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior. Valores bajos de ϕ corresponden a una mejor clasificación del sedimento. Muestra analizada = ~ 50 g de sedimento por cada cuadrante.

El Golfo de Santa Clara es una playa protegida con poca acción del oleaje. La capa reducida en el sedimento es similar a la presente en San Felipe, con una profundidad de entre 1 y 2 cm. Debido a que la acción del oleaje es reducida y a que la playa está más

protegida que la de San Felipe, los organismos infaunales son capaces de construir túneles o huecos en la arena (observación personal). La playa es plana, con una pendiente de 1.25%. El sedimento en el nivel superior del intermareal está compuesto por arenas de tamaño medio mientras que los niveles medio e inferior se caracterizan por tener una mediana que corresponde a arenas más finas (figura 3). La clasificación del sedimento en el Golfo de Santa Clara varió de muy pobremente clasificado a medianamente clasificado dando valores relativamente homogéneos durante el periodo de estudio.

Las diferencias en el tamaño de grano y el grado de clasificación entre los niveles superiores del intermareal en San Felipe y en el Golfo de Santa Clara sugieren que la energía hidrodinámica es mayor en San Felipe, debido a que los mayores tamaños de grano fueron encontrados ahí. En contraste, en los niveles medio e inferior la distribución del tamaño de grano fue igual para ambos sitios, lo que sugiere que existen condiciones similares de energía hidrodinámica.

Ambas localidades son playas arenosas donde la longitud de sus planicies intermareales osciló entre 550 m y 700 m en San Felipe, y entre 220 m y 550 m en el Golfo de Santa Clara, durante las mareas vivas del periodo de estudio.

III.1.2 Contenido de Materia Orgánica

El promedio de contenido de materia orgánica en San Felipe varió a lo largo de la zona intermareal habiendo una mayor cantidad en los niveles medio e inferior ($0.46 \pm 0.12\%$ y $0.40 \pm 0.17\%$, respectivamente) que en el nivel superior ($0.28 \pm 0.08\%$). En los meses de junio y octubre, los porcentajes de materia orgánica fueron mayores en el nivel medio del intermareal.

El promedio de contenido de materia orgánica en el Golfo de Santa Clara fue mayor en el nivel inferior ($0.41 \pm 0.12\%$) que en los niveles superior y medio ($0.30 \pm 0.08\%$ y $0.35 \pm 0.10\%$, respectivamente). En San Felipe, el promedio más alto de materia orgánica fue encontrado en el nivel medio mientras que en Santa Clara estuvo en el nivel inferior del intermareal (figura 5).

El tamaño de grano y el porcentaje de materia orgánica estuvieron correlacionados negativamente sólo en San Felipe durante el mes de febrero ($r_s = -0.60$, $p = 0.041$) y en Santa Clara lo estuvieron en los meses de junio y octubre ($r_s = -0.942$, $p = 0.004$ y $r_s = -0.828$, $p = 0.041$, respectivamente).

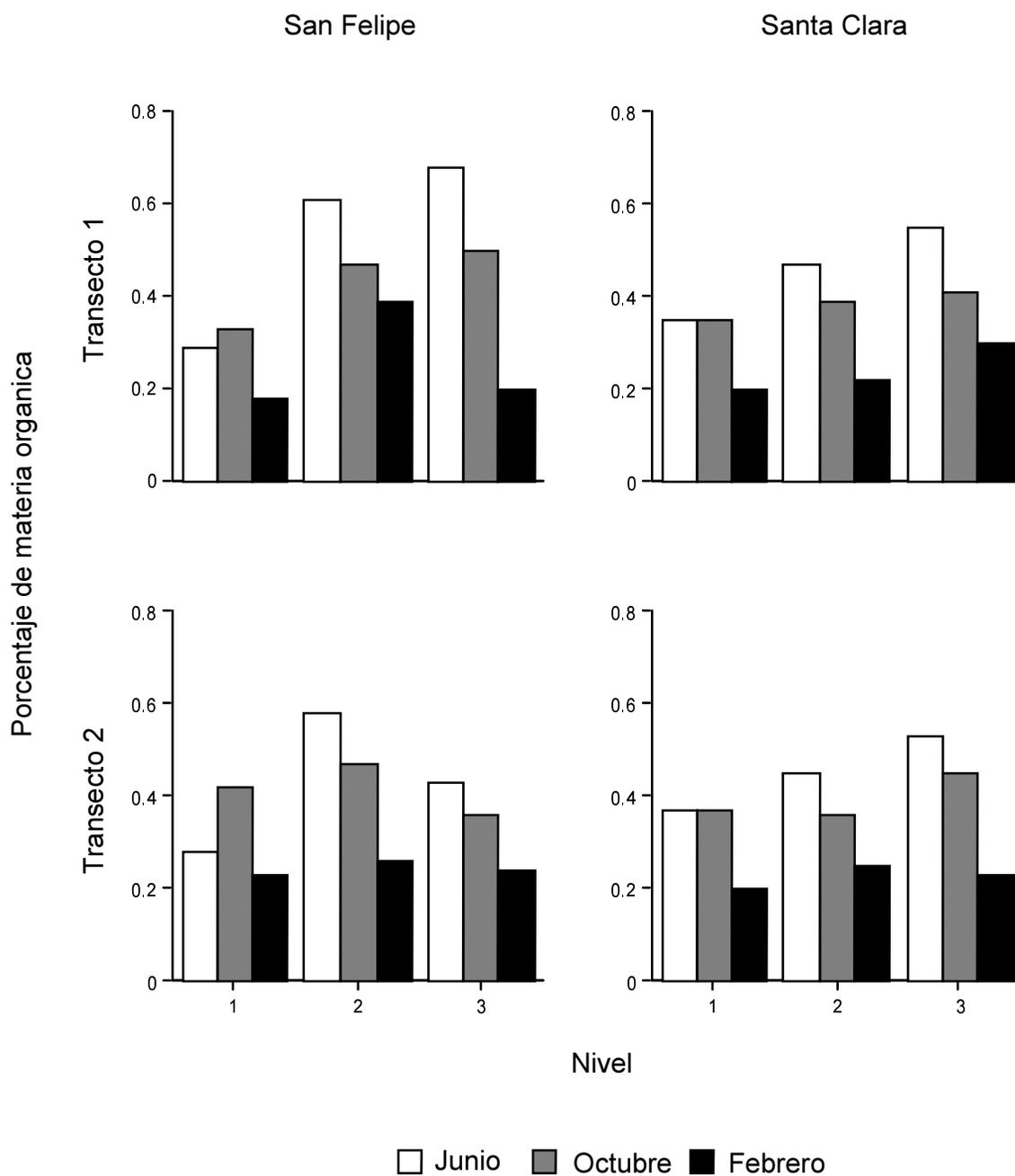


Figura 5. Porcentaje de materia orgánica por cada nivel del intermareal en cada uno de los transectos por localidad. 1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior. Muestra analizada = ~ 80 – 100 g de sedimento por cada cuadrante.

III.1.3 Relaciones entre factores abióticos

En San Felipe el tamaño de grano mostró una correlación negativa significativa con el nivel del intermareal y con la clasificación del sedimento. Hubo granos de diámetro mayores en el nivel superior del intermareal. Consecuentemente, la clasificación de grano se correlacionó positivamente con el nivel intermareal. El contenido de la materia orgánica en el sedimento no mostró correlaciones significativas con los otros factores abióticos, sin embargo, tendió a disminuir con respecto al aumento del tamaño de grano.

Las correlaciones entre el tamaño de grano y los otros factores abióticos para Santa Clara mostraron los mismos patrones encontrados en San Felipe, pero tendieron a ser más fuertes (Tabla III). El tamaño de grano mostró una correlación negativa significativa con el nivel intermareal y con la clasificación de grano. La clasificación de grano se correlacionó positivamente con el nivel intermareal.

En el Golfo de Santa Clara, el porcentaje de materia orgánica en el sedimento se correlacionó negativamente con el tamaño de grano y positivamente con la clasificación del tamaño de grano. Hubo una correlación positiva con el nivel intermareal, pero esta fue marginalmente significativa.

Tabla III. Correlaciones no paramétricas de Spearman Rho entre las variables abióticas para cada localidad.

SAN FELIPE	Clasificación de sedimento	% materia orgánica	Nivel del intermareal
Tamaño de grano	$r_s = -0.55$ $p = 0.01$	n.s.	$r_s = -0.62$ $p < 0.01$

Clasificación de sedimento		n.s.	$r_s = 0.46$ $p = 0.05$
% materia orgánica			n.s.
SANTA CLARA			
Tamaño de grano	$r_s = -0.79$ $p < 0.01$	$r_s = -0.51$ $p = 0.02$	$r_s = -0.93$ $p < 0.01$
Clasificación de sedimento		$r_s = 0.54$ $p = 0.01$	$r_s = 0.77$ $p < 0.01$
% materia orgánica			n.s.

III.2 ABUNDANCIA DE ORGANISMOS Y RIQUEZA DE TAXA.

Los valores de abundancia en San Felipe variaron entre 342 y 11,790 organismos por m^2 . El promedio mínimo de abundancia ocurrió en febrero (960 ± 40 org. m^2) en el nivel superior y el máximo en octubre ($9,224 \pm 2,170$ org. m^2) en el nivel medio.

La alta variación de la abundancia entre cuadrantes y transectos resultó en la ausencia de diferencias significativas entre muestreos y niveles de marea ($F_{2,2} = 0.96$, $p = 0.4$ y $F_{2,2} = 2.15$, $p = 0.15$, respectivamente, ANOVA de dos vías; figura 6).

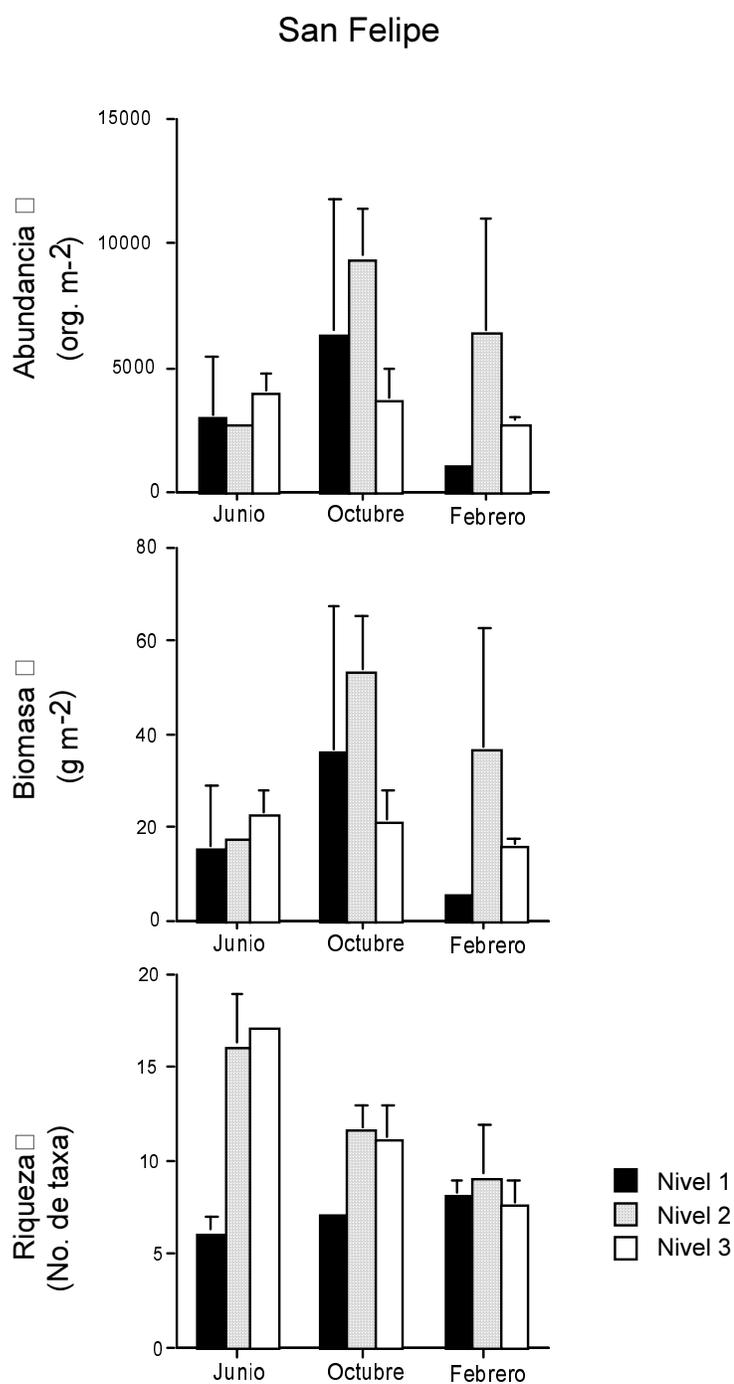


Figura 6. Valores promedio (error estándar) de abundancia, biomasa y riqueza de la infauna por muestreo en cada nivel del intermareal en San Felipe. Nivel 1 = superior, nivel 2 = medio, nivel 3 = inferior.

La riqueza de taxa en San Felipe mostró diferencias significativas tanto temporales como espaciales. Hubo diferencias marginalmente significativas en cada mes ($F_{2,2} = 3.57$, $p = 0.05$, ANOVA de dos vías). El mayor número de taxa se registró en junio en el nivel inferior (19) y los menores valores en el superior también en junio y en octubre (6 y 7, respectivamente). La riqueza de taxa fue significativamente diferente entre los distintos niveles de la zona intermareal ($F_{2,2} = 4.96$, $p = 0.02$).

En el Golfo de Santa Clara, el valor mínimo de abundancia fue de 605 organismos por m^2 en octubre en el nivel medio, y el máximo valor fue de 10,026 organismos por m^2 en febrero en el nivel inferior del intermareal. Durante junio y febrero se presentaron los mayores valores de abundancia y éstos se encontraron en el nivel inferior ($3,711 \pm 105$ org. m^{-2} y $6,671 \pm 3,355$ org. m^{-2} , respectivamente). Sin embargo, en el mes de octubre, la mayor abundancia se registró en el nivel superior del intermareal (974 ± 342 org. m^{-2}). La abundancia de organismos varió significativamente entre los meses de muestreo y entre los niveles del intermareal ($F_{2,2} = 5.14$, $p = 0.02$ y $F_{2,2} = 5.55$, $p = 0.01$, respectivamente). Los valores mínimos de las abundancias se encontraron en el nivel superior en junio (974 ± 211 org m^{-2}) y febrero (868 ± 25 org m^{-2}) (figura 7).

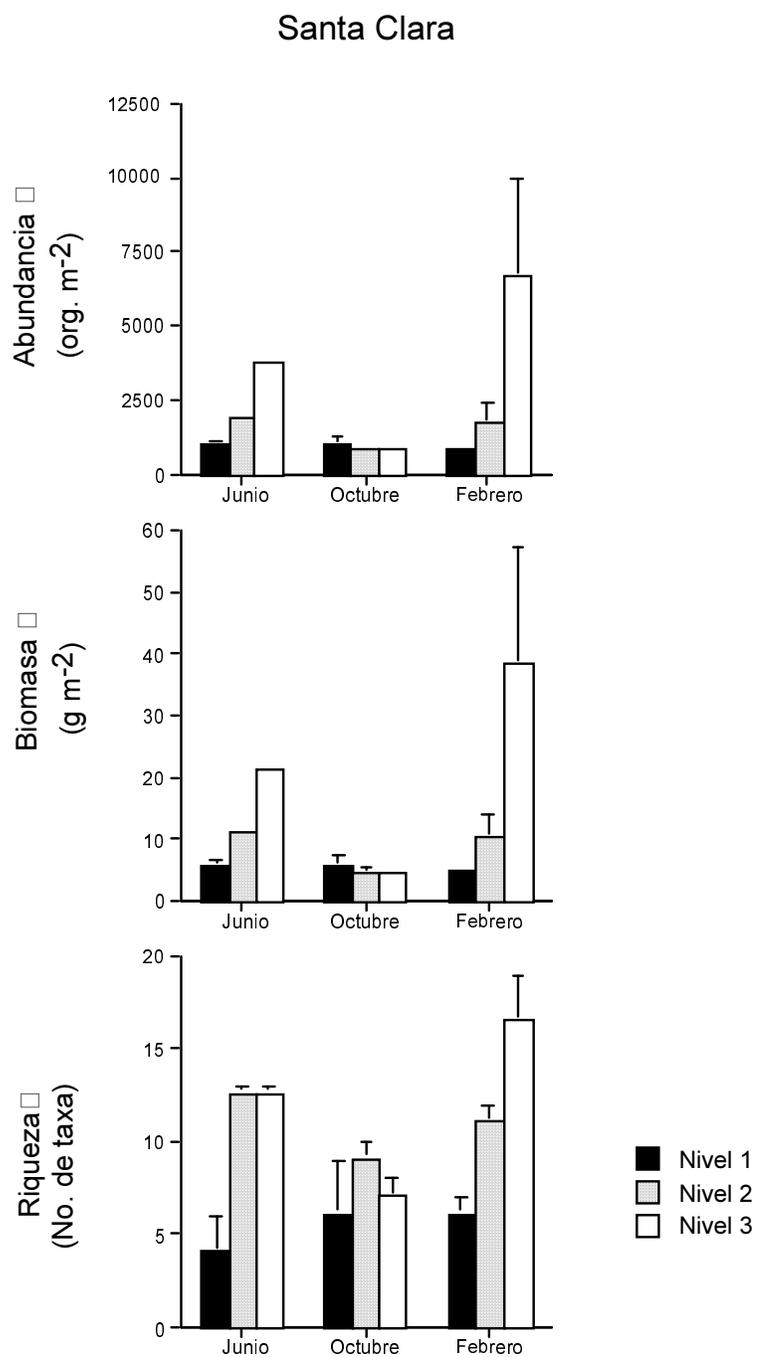


Figura 7. Valores promedio (error estándar) de abundancia, biomasa y riqueza de la infauna por muestreo en cada nivel del intermareal en el Golfo de Santa Clara. Nivel 1 = superior, nivel 2 = medio, nivel 3 = inferior.

La riqueza de taxa presentes en el Golfo de Santa Clara no varió a lo largo del tiempo ($F_{2,2} = 2.61$, $p = 0.11$), pero sí varió entre los niveles del intermareal ($F_{2,2} = 8.87$, $p = 0.003$). El nivel superior del intermareal fue el nivel que presentó menor número de taxa (de 4 ± 2 en junio hasta 6 ± 3 en octubre y febrero). En contraste, el nivel inferior del intermareal tuvo mayor número de taxa (de 7 ± 1 en octubre, hasta 16.5 ± 2.5 en febrero).

III.3 RELACIONES ENTRE LA ABUNDANCIA Y LA RIQUEZA CON FACTORES ABIÓTICOS.

Para ambas playas, no se encontraron correlaciones significativas entre la abundancia de organismos y la riqueza de taxa con el tamaño de grano y/o con la cantidad de materia orgánica en el sedimento. Sin embargo, en San Felipe, la abundancia de organismos cambió a lo largo del gradiente intermareal, habiendo una tendencia general de menores abundancias en la parte superior a mayores abundancias en los niveles medio e inferior (tabla IV).

Tabla IV. Valores de las regresiones lineales entre la abundancia y la riqueza de taxa con las variables ambientales en San Felipe, B. C. r^2 = coeficiente de determinación, F = distribución, p = valor de significancia.

	r^2	F	P
Abundancia			
tamaño de grano	0.009	$F_{1,12} = 0.101$	0.75
materia orgánica	0.09	$F_{1,12} = 1.21$	0.29
Riqueza			
tamaño de grano	0.18	$F_{1,12} = 2.42$	0.14
materia orgánica	0.61	$F_{1,12} = 25.91$	< 0.001

La riqueza de taxa tampoco mostró cambios en la relación lineal con el tamaño de grano. Sin embargo, sí hubo una correlación entre la materia orgánica en el sedimento y el nivel del intermareal. La riqueza de taxa aumentó en función de la cantidad de materia orgánica.

En el Golfo de Santa Clara, la abundancia de organismos no varió en función de la materia orgánica en el sedimento ni del tamaño de grano. La riqueza de taxa en Santa Clara no tuvo relación con el contenido de materia orgánica en el sedimento, pero sí hubo una correlación negativa con el tamaño de grano. La riqueza aumentó a lo largo del gradiente intermareal, siendo mayor en el nivel inferior (tabla V).

Tabla V. Valores de las regresiones lineales entre la abundancia y la riqueza de taxa con las variables ambientales en el Golfo de Santa Clara, Son. r^2 = coeficiente de determinación, F = distribución, p = valor de significancia .

	r^2	F	p
Abundancia			
tamaño de grano	0.017	$F_{1,17} = 12.19$	0.6
materia orgánica	0.165	$F_{1,17} = 3.16$	0.09
Riqueza			
tamaño de grano	0.29	$F_{1,17} = 6.64$	0.02
materia orgánica	0.003	$F_{1,17} = 0.061$	0.8

III.4 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD

Un total de 4,316 organismos representando 47 taxa fueron colectados en San Felipe y en el Golfo de Santa Clara durante los tres muestreos. La composición faunística de la comunidad está reportada en la Tabla VI. Los organismos colectados en el intermareal del Alto Golfo de California representan 8 grupos taxonómicos mayores: Cephalochordata, Crustácea, Echinodermata, Brachiopoda, Mollusca, Nematoda, Nemertea y Annelida. De

ellos, los Caecidos (Mollusca: Gastropoda) fue el taxón más abundante del total de los organismos colectados, representando el 46% del número total.

Tabla VI. Grupos taxonómicos encontrados en la infauna del Alto Golfo de California y sus respectivos porcentajes de abundancia en cada localidad estudiada. Se resalta en negritas los grupos que representaron más del 10% de la abundancia relativa.

	San Felipe %	Santa Clara %
CEPHALOCHORDATA		
<i>Amphioxus</i>	0	0.07
CRUSTACEA		
Anomura	0.07	0.07
Axiidae	0.03	0
Brachyura	0	0.35
Bresiliidae	0	0.07
Cirolanidae	9	3.8
Corallanidae	0.1	0
Cumacea	1.8	11.75
Gammaridae	4.9	10.52
Mysidacea	1.26	1.5
Ostracoda	0	0.07
Sphaeromatidae	1.3	1
Tanaidacea	0.03	1
ECHINODERMATA		
Mellitidae	0.34	2.65
BRACHIOPODA	0.14	0.07
MOLLUSCA		
Bivalva	1.13	0.85
Caecidae	60.8	15
Crassatellidae	0.3	3.14
Dentaliidae	6.3	1.75
Donacidae	0.72	1.71
Gasteropoda	0	0.07
Tellinidae	0.3	2.5
NEMATODA	0.03	0.28
NEMERTEA	0.65	0.71
OLIGOCHAETA	0.14	1.64
POLYCHAETA		
Amphinomidae	0.03	0
Capitellidae	0.71	0.28

Cirratulidae	7	5.08
Fauvelopsidae	0.03	0
Glyceridae	0.14	1
Hesionidae	0.06	0.07
Lumbrineridae	0.03	0.28
Magelonidae	0	0.28
Maldanidae	0.14	0
Nepthydae	0.3	1.3
Nereidae	0	0.07
Ophelidae	0.17	0.21
Orbiniidae	0	0.5
Oweniidae	0.06	0
Paraonidae	0.41	1.87
Phyllodocidae	0	2.4
Psionidae	0.07	0
Polionidae	0	0.14
Sabellidae	0.07	0
Sigalionidae	0.14	0
Spionidae	1.02	26.41
Syllidae	0.24	0

Los grupos con mayor frecuencia de ocurrencia (F) en San Felipe fueron los Caecidos y Dentálidos (Mollusca) y dos grupos de crustáceos, los Cirolánidos y Mysidáceos. En cuanto a los valores de abundancias, los Caecidos fueron los más abundantes con promedios de 5,122.8 y 2,543.8 org m⁻² durante los meses de octubre y febrero, respectivamente (Tabla VII).

Tabla VII. Frecuencia de ocurrencia (F) y abundancias promedio (org m⁻²) ± error estándar de los grupos más comunes (al menos un 50% de ocurrencia) en ambas localidades durante el periodo de muestreo. Los espacios vacíos indican la ausencia de organismos de un taxón.

Grupos	San Felipe						Santa Clara					
	F	<i>Jun</i> org. m ⁻²	F	<i>Oct</i> org. m ⁻²	F	<i>Feb</i> org. m ⁻²	F	<i>Jun</i> org. m ⁻²	F	<i>Oct</i> org. m ⁻²	F	<i>Feb</i> org. m ⁻²
Caecidae	50%	114 ± 33.6	100%	5,122.8 ± 836.1	100%	2,543.8 ± 642	83%	346.5 ± 53.3	100%	399.1 ± 61.3	100%	171 ± 18.3
Cirolanidae	83%	206.2 ± 46	100%	600.9 ± 236.6	83%	333.5 ± 120.2	50%	122.8 ± 56.3	33%	22 ± 8.6	33%	87.8 ± 36.6
Cumacea	67%	105.3 ± 20.7	67%	79 ± 13.6	67%	39.5 ± 8.2	67%	478.2 ± 125.7	50%	83.4 ± 24.2	50%	157.9 ± 54.4
Dentaliidae	83%	517.5 ± 145.8	83%	136.1 ± 24.2	100%	149.2 ± 23.5	17%	87.6 ± 44	17%	4.4 ± 2.2	17%	4.4 ± 2.2
Donacidae	50%	87.8 ± 22.5	17%	4.4 ± 2.2	0	0	67%	26.3 ± 8.4.0	67%	57.1 ± 11	67%	21.9 ± 4.1
Gammaridae	67%	552.6 ± 91.8	67%	43.9 ± 8.8	50%	30.8 ± 8.6	67%	421.1 ± 100.9	67%	74.6 ± 17.8	50%	149.2 ± 41.8
Mysidacea	17%	4.4 ± 2.2	100%	153.5 ± 51	17%	4.4 ± 2.2	50%	30.8 ± 7.2	33%	26.3 ± 10.8	17%	35.1 ± 17.6
Spionidae	67%	56.9 ± 20.8	33%	30.7 ± 12.9	67%	43.9 ± 8.8	67%	70.2 ± 18.5	0	0	83%	1,548.2 ± 546.5

En el Golfo de Santa Clara los grupos que presentaron mayor frecuencia de ocurrencia fueron los moluscos (Caecidos y Donácidos), los crustáceos (Cumacea) y los poliquetos (Spionidae). En cuanto a los valores de abundancias, los Spiónidos fueron el grupo con mayor promedio de abundancia (1,548.2 org. m⁻²) durante el mes de febrero, seguido por los Cumáceos (478.2 org. m⁻²) y los Gammáridos (421.1 org. m⁻²) en el mes de junio (tabla VII).

Los valores de abundancias para San Felipe fueron hasta 3 veces mayores que los encontrados en Santa Clara. Estas diferencias son el resultado de una gran abundancia de Caecidos en San Felipe. En Santa Clara los grupos más abundantes fueron los Spiónidos (Polychaeta) y algunos crustáceos. Los datos en detalle tanto de abundancia como de biomasa por niveles y por meses se presentan en los apéndices A y B, respectivamente.

III.5 INDICES ECOLÓGICOS.

La diversidad de Shannon para San Felipe varió entre 0.54 y 3.27. El valor mínimo de diversidad se encontró en el mes de octubre en el nivel medio del intermareal, mientras que el nivel inferior presentó mayores valores de diversidad con relación a los otros dos niveles. El valor máximo de diversidad ocurrió en el mes de junio en el nivel inferior. En general, la diversidad mostró tendencia a aumentar hacia los niveles medio e inferior del intermareal, con excepción del mes de febrero donde el patrón fue contrario (Tabla VIII).

Los valores de equitatividad en San Felipe fluctuaron entre 0.16 y 0.87. El valor mínimo de equitatividad coincidió con el mismo mes (octubre) en el que también se registró el valor mínimo de diversidad. En este mes se registraron 7 grupos, de los cuales el dominante fue

el grupo de los caecidos. Por el contrario, la máxima equitatividad ocurrió en el nivel superior del intermareal durante junio.

Tabla VIII. Valores de diversidad ($H' \log_2$) y equitatividad (J') por mes en cada nivel del intermareal en San Felipe.

	Junio		Octubre		Febrero	
	H'	J'	H'	J'	H'	J'
transecto 1						
nivel 1	0.55	0.19	1.65	0.59	2.25	0.71
nivel 2	2.93	0.79	0.89	0.24	1.08	0.3
nivel 3	2.88	0.7	2.47	0.66	1.11	0.43
transecto 2						
nivel 1	2.03	0.87	0.97	0.34	1.76	0.62
nivel 2	3.01	0.7	0.54	0.16	1.54	0.59
nivel 3	3.27	0.8	1.38	0.43	1.15	0.36

Los valores de diversidad en el Golfo de Santa Clara fluctuaron entre 0.21 y 3.39, lo que representó un intervalo de valores más amplio que lo encontrado para San Felipe. La mínima diversidad coincidió con la mínima equitatividad en el mes de junio en el nivel superior, lo cual refleja la presencia de un solo taxón dominante, los caecidos con un promedio de 737 org. m⁻². Aunque también se encontró un promedio de 26 org. m⁻² de donácidos, éstos no fueron tan abundantes como los primeros (Tabla IX). Los valores de diversidad mayores se encontraron en el nivel medio del intermareal a lo largo del periodo de muestreo. En el mes de febrero, se encontró el máximo valor de diversidad para la localidad con una riqueza de 19 taxa distintos. Los dos más dominantes fueron los cirratulidos (poliquetos) con un promedio de 630 org. m⁻² y los cumáceos (crustáceos) con un promedio de 650 org. m⁻².

Tabla IX. Valores de diversidad ($H' \log_2$) y equitatividad (J') por mes en cada nivel del intermareal en el Golfo de Santa Clara.

	Junio		Octubre		Febrero	
	H'	J'	H'	J'	H'	J'
transecto 1						
nivel 1	1.88	0.72	1.71	0.54	1.21	0.52
nivel 2	2.59	0.72	3	0.9	2.69	0.81
nivel 3	2.49	0.67	2.17	0.84	1.76	0.46
transecto 2						
nivel 1	0.21	0.21	0.65	0.41	2.19	0.78
nivel 2	2.86	0.77	2.47	0.82	2.68	0.74
nivel 3	2.71	0.75	2.5	0.83	3.39	0.8

III.6 ANÁLISIS DE SIMILITUD DE LA INFAUNA

Para examinar el grado de similitud taxonómica y en abundancias entre las muestras obtenidas en cada cuadrante durante el periodo de muestreo en cada localidad, se realizaron una serie de análisis usando el programa PRIMER.

Con base en el escalamiento no-métrico multidimensional (n-MDS), se observó que para San Felipe (figura 10), se formaron 3 agrupaciones basadas en la similitud de las abundancias de los taxa (stress = 0.13): un grupo relativamente compacto formado por los niveles medio e inferior (2 y 3) en octubre y febrero, otro grupo formado únicamente por los valores de junio (J) y un tercer grupo más disperso, formado por el nivel superior (J1 y O1) de los meses de junio, octubre (solamente uno de los dos transectos) y febrero.

El agrupamiento de las similitudes basadas en las abundancias para Santa Clara (figura 11) fue más disperso que en San Felipe. El n-MDS (stress= 0.18) mostró un agrupamiento disperso de los niveles medio e inferior de los tres meses, con excepción de un par de cuadrantes (nivel superior en octubre y nivel medio en febrero) que no fueron tan similares

a sus equivalentes en los otros meses. Los puntos pertenecientes al nivel superior en los meses de febrero, junio y octubre estuvieron más aislados de los demás puntos.

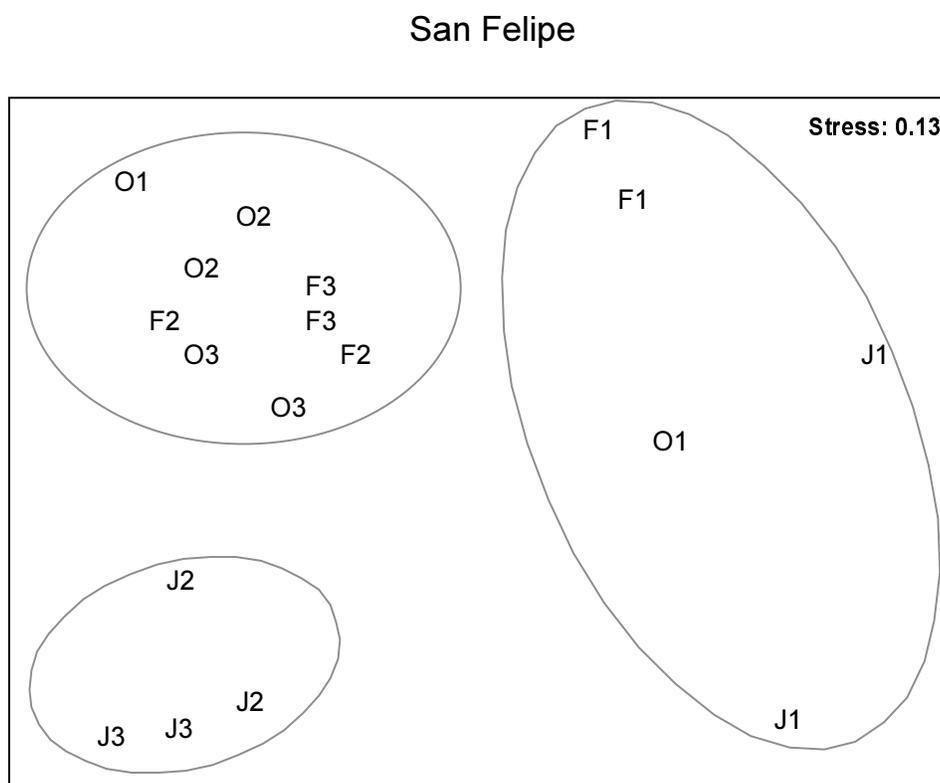


Figura 8. Escalamiento no-métrico multidimensional (n-MDS) para San Felipe. Las letras en mayúsculas indican los meses de muestreo (J = junio 2001, O = octubre 2001, F = febrero 2002) y los números indican el nivel en el intermareal (1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior).

Santa Clara

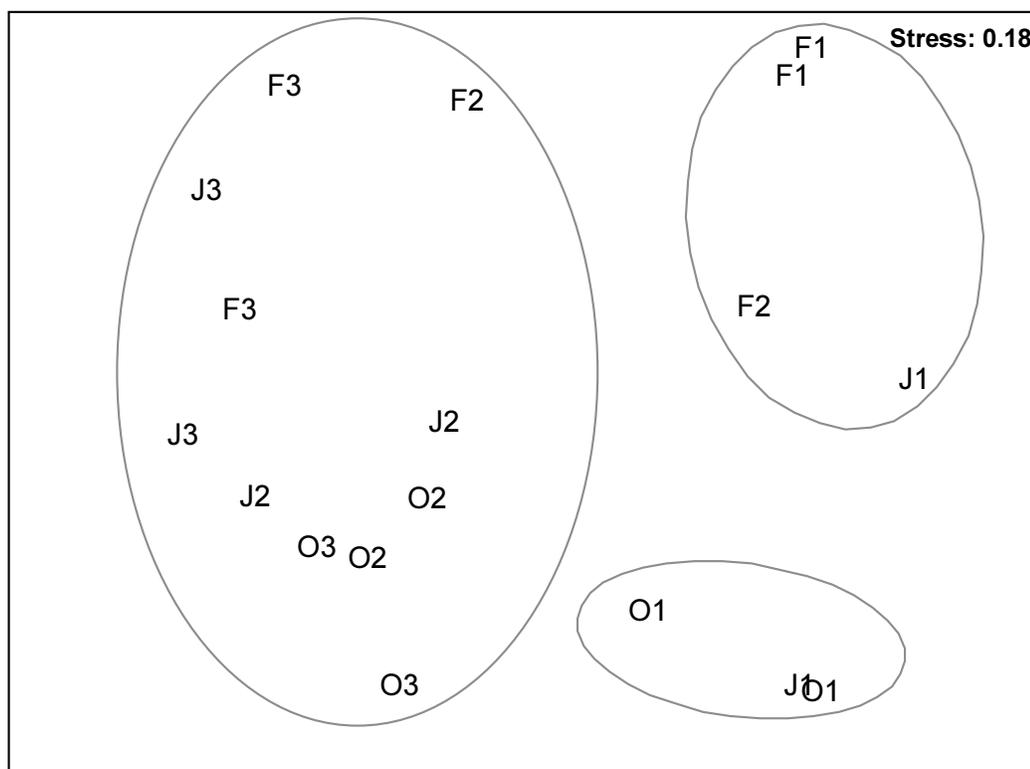


Figura 9. Escalamiento no métrico multidimensional (n-MDS) para el Golfo de Santa Clara. Las letras en mayúsculas indican los meses de muestreo (J = junio 2001, O = octubre 2001, F = febrero 2002) y los números indican el nivel en el intermareal (1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior).

En ambas localidades, el nivel superior del intermareal tendió a ser diferente de los otros niveles presentando las mayores diferencias en los valores de abundancia de organismos. Sin embargo, en San Felipe se observó la existencia de un tercer agrupamiento formado por los niveles medio e inferior de junio.

Con el fin de identificar a los taxa que contribuyeron al 50% de la similitud entre las muestras entre niveles y transectos a lo largo del intermareal en cada mes por localidad, se realizó un análisis SIMPER. En San Felipe, las muestras que tuvieron una mayor similitud

con relación a la composición y abundancia de la infauna fueron las de octubre (tabla X). En contraste, las muestras de junio fueron menos similares entre ellas, lo que coincidió con mayores valores de abundancia y diversidad. Los caecidos contribuyeron hasta con un 35% a la similitud entre muestras, y en menor porcentaje los isópodos cirolánidos contribuyeron a la similitud de muestras en junio.

Tabla X. Grupos taxonómicos que contribuyeron en un 50% a la similitud entre muestras por mes en San Felipe. Resultados obtenidos mediante un análisis de similitud de SIMPER, PRIMER.

Mes	Similitud	Abundancia promedio	% contribución	% acumulado
Junio	37.2			
Cirolanidae		206.33	14.12	14.12
Dentalidae		517.5	13.25	27.37
Gamaridae		552.67	9.54	36.92
Bivalva		122.83	8.09	45
Cumacea		105.33	6.77	51.78
Octubre	54.33			
Caecidae		5122.92	30.83	30.83
Cirolanidae		600.83	16.26	47.1
Mysidacea		153.33	14.88	61.98
Febrero	52.64			
Caecidae		2543.67	35.46	35.46
Dentalidae		149.17	21.02	56.48

Con respecto a las muestras que fueron colectadas en el Golfo de Santa Clara, se observó que la similitud de las muestras (entre niveles y transectos) de febrero fue mayor con relación a las que fueron colectadas en junio (tabla XI). Al igual que en San Felipe, los caecidos fue el grupo que contribuyó más a dichas similitudes (hasta con un 45%). Entre los grupos que tuvieron mayor efecto en la similitud de las muestras están los crustáceos (cumáceos y anfípodos gamáridos) y los spiónidos (Poliquetos).

Tabla XI. Grupos taxonómicos que contribuyeron en un 50% a la similitud entre muestras por mes en el Golfo de Santa Clara. Resultados obtenidos mediante un análisis de similitud de SIMPER, PRIMER.

Mes	Similitud	Abundancia promedio	% contribución	% acumulado
Junio	32.95			
Caecidae		346.5	30.56	30.56
Cumacea		478.17	10.97	41.53
Gammaridae		421.17	10.2	51.73
Octubre	39.52			
Caecidae		399.33	45.11	45.11
Gammaridae		74.67	11.75	58.86
Febrero	40.18			
Caecidae		171.17	24.54	24.54
Spionidae		1548.17	20.53	45.07
Oligochaeta		65.83	11.55	56.62

Por otro lado, para probar la hipótesis nula de no diferencias en la composición del ensamble taxonómico en cada localidad, se realizó un análisis ANOSIM de dos vías (meses y niveles del intermareal). La infauna en San Felipe mostró diferencias significativas entre los meses de muestreo y entre los niveles del intermareal ($R = 0.685$, $p = 0.004$ y $R = 0.463$, $p = 0.013$, respectivamente), lo que puede atribuirse a la gran variación en las abundancias encontradas entre los transectos muestreados.

Con respecto al Golfo de Santa Clara, se observó que hubo diferencias significativas en la comunidad entre meses y entre niveles del intermareal ($R = 0.29$, $p = 0.04$ y $R = 0.40$, $p = 0.02$).

III.7 GRUPOS FUNCIONALES

Los organismos colectados fueron clasificados en cuatro grupos funcionales basados en su principal estrategia de alimentación: carnívoros, detritívoros, fitófagos y suspensívoros. Esta clasificación fue generada con base en información bibliográfica y opinión de expertos (Tabla XII).

Tabla XII. Fuentes bibliográficas para la determinación de los grupos funcionales de cada taxón.

Taxón	Grupo Funcional	Referencia
Axiidae	Fitófago	Schram, 1986
Caecidae	Fitófago	Draper, B. C., 1979
Nereidiae	Fitófago	Fauchald y Jumars, 1979
Sphaeromatidae	Fitófago	Brusca com. Pers.
Amphioxus	Suspensívoros	Laverack y Dando, 1979
Anomura	Suspensívoros	Colin, 1967
Bivalva	Suspensívoros	Salvini-Plawen, 1988
Brachiopoda	Suspensívoros	Laverack y Dando, 1979
Crassatellidae	Suspensívoros	Salvini-Plawen, 1988
Donacidae	Suspensívoros	Riisgard y Kamermans 2001
Gammaridae	Suspensívoros	Bonsdorff y Pearson, 1999
Mysidacea	Suspensívoros	Little, 2000; Meglitsch y Schram, 1991
Ostracoda	Suspensívoros	Colin, 1967
Oweniidae	Suspensívoros	Riisgard y Kamermans 2001
Sabellidae	Suspensívoros	Riisgard y Kamermans 2001
Amphinomidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Capitellidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Cirratulidae	Detritívoros	Colin 1967
Cumacea	Detritívoros	Borradaile y Potts, 1961
Dentaliidae	Detritívoros	Borradaile y Potts, 1961
Fauvelopsidae	Detritívoros	Uebelacker, 1984
Gasteropoda	Detritívoros	Salvini-Plawen, 1988
Hesionidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Magelonidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Maldanidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Mellitidae	Detritívoros	Solís-Marín, com. pers.

Oligochaeta	Detritívoros	Laverack y Dando, 1979
Opheliidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Orbiniidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Oweniidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Paraonidae	Detritívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Spionidae	Detritívoros	Riisgard y Kamermans 2001
Tanaidacea	Detritívoros	Meglitsch y Schram, 1991; Brusca com. pers.
Tellinidae	Detritívoros	Téllez, com. pers. 2002, Salvini-Plawen, 1988
Brachyura	Carnívoros	Schram, 1986
Bresiliidae	Carnívoros	Schram, 1986
Cirolanidae	Carnívoros	Colin, 1967, Brusca com.pers.
Corallanidae	Carnívoros	Brusca com. pers.
Glyceridae	Carnívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Lumbrineridae	Carnívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Nematoda	Carnívoros	Ruppert y Barnes, 1996
Nemertea	Carnívoros	Lavverack y Dando, 1979; Moore 2001
Phyllodocidae	Carnívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Pisionidae	Carnívoros	Uebelacker, 1984
Polyonidae	Carnívoros	Hutchings, 2000
Sigalionidae	Carnívoros	Fauchald y Jumars, 1979
Syllidae	Carnívoros	Glasby, 2000

Con relación al número de taxa encontrados en el Alto Golfo, los fitófagos conformaron un 9% del total, seguido por los suspensívoros (27%) y por los carnívoros (29%), siendo el grupo de los detritívoros el predominante con un 35%.

Los grupos funcionales mostraron diversas respuestas al cambio estacional y exhibieron patrones diferentes en su distribución a lo largo del intermareal. En San Felipe los suspensívoros, detritívoros y carnívoros tuvieron mayores porcentajes de abundancia relativa durante junio (30.5%, 40.5% y 21.0%, respectivamente), mientras que en los meses de octubre y febrero dominaron los fitófagos (75% y 70%) (figura 12).

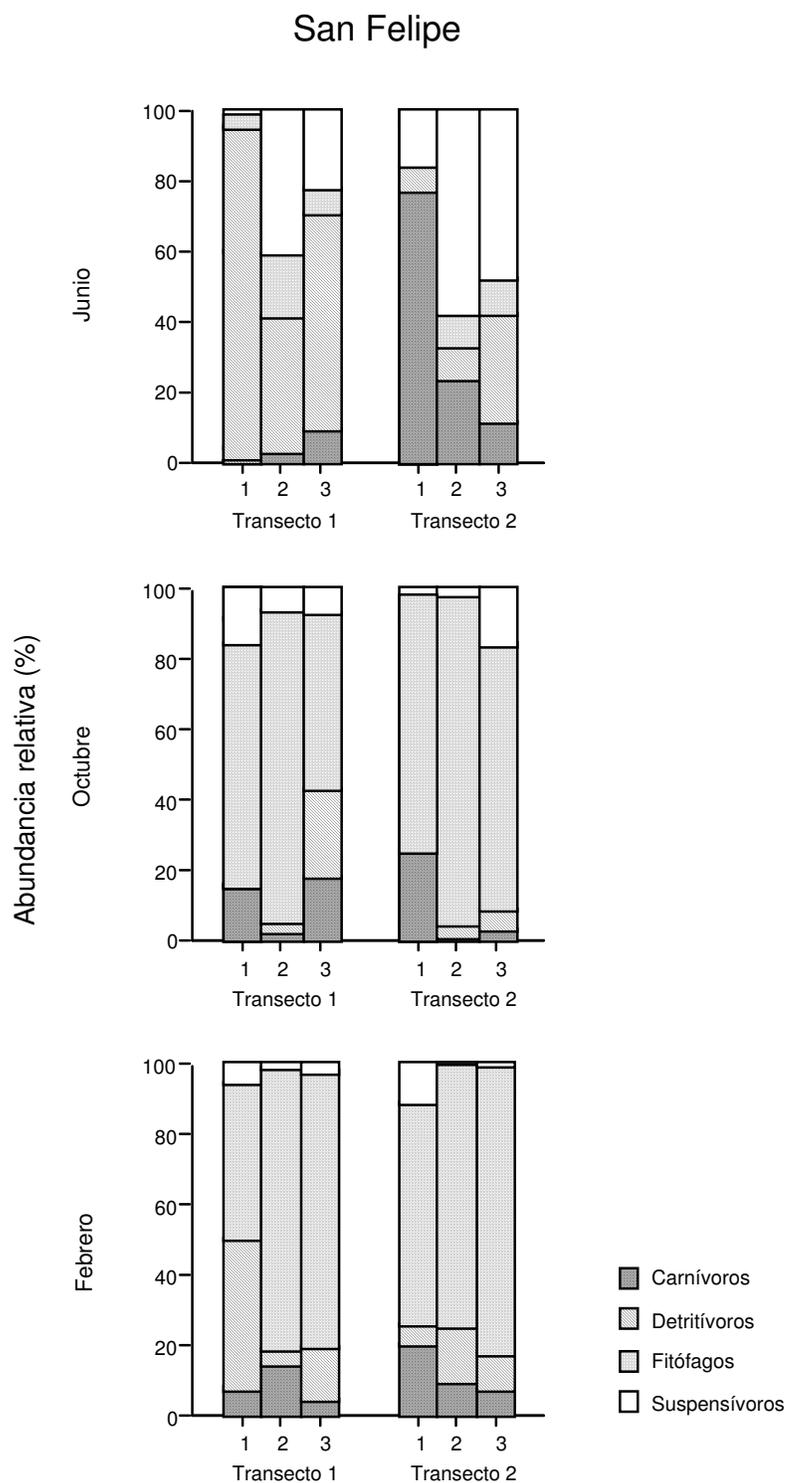


Figura 10. Grupos funcionales representados en porcentajes de abundancias en San Felipe. Los números indican el nivel en el intermareal (1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior).

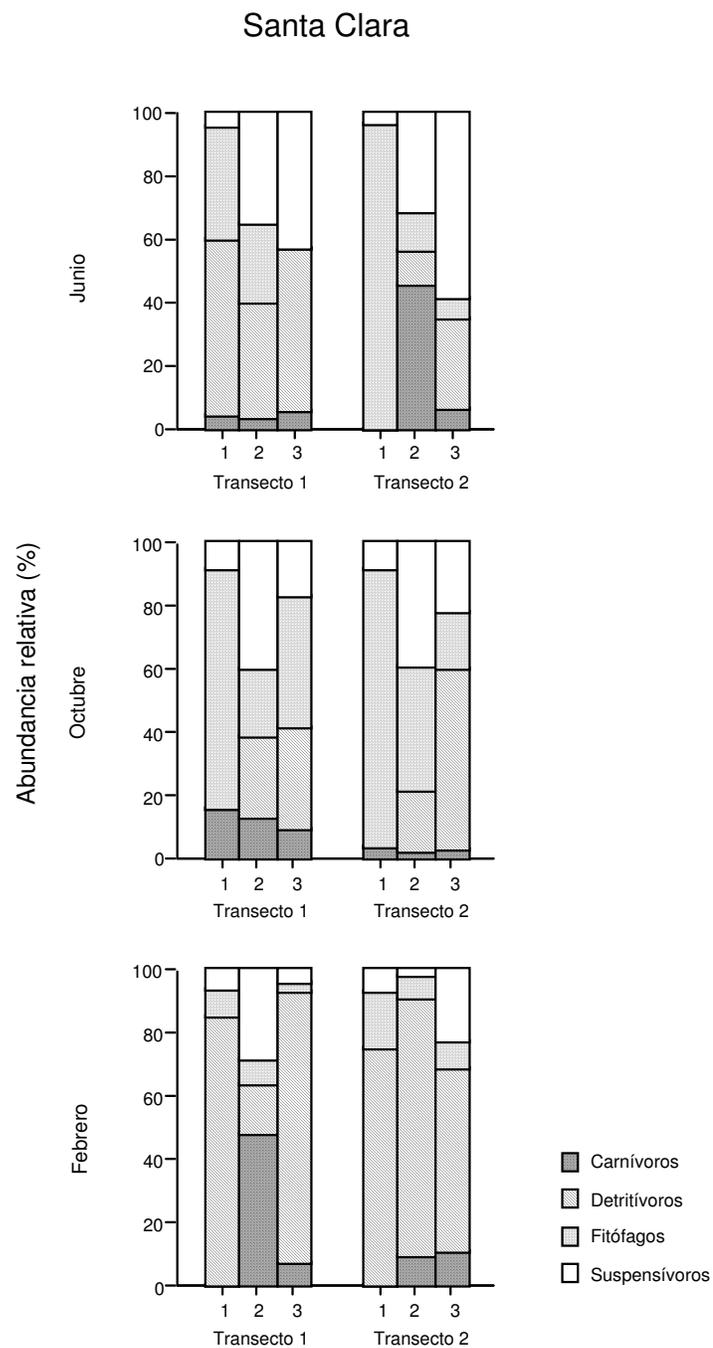


Figura 11. Grupos funcionales representados en porcentajes de abundancias en el Golfo de Santa Clara. Los números indican el nivel en el intermareal (1 = nivel superior, 2 = nivel medio, 3 = nivel inferior).

Los porcentajes de abundancias de los distintos grupos funcionales fueron diferentes para San Felipe y Santa Clara. Mientras que los suspensívoros mostraron porcentajes mayores durante el mes de junio en ambas localidades, los carnívoros y los detritívoros fueron más abundantes en el verano en San Felipe (junio) y en el invierno en Santa Clara (febrero). Sin embargo, en Santa Clara los detritívoros fueron más abundantes (67%) con respecto a San Felipe (40.5%), donde hubieron más carnívoros. Los fitófagos tuvieron sus máximas abundancias en el mes de octubre, y se encontraron patrones completamente distintos entre las dos localidades. En San Felipe presentaron diferencias en sus abundancias entre niveles del intermareal y a lo largo del periodo de muestreo, sin embargo en Santa Clara, no presentaron diferencias ni entre los niveles ni entre los meses de muestreo.

IV. DISCUSIÓN

IV.1 CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DE LAS PLAYAS.

Por las características físicas de San Felipe y del Golfo de Santa Clara, la zona de estudio representa una localidad con condiciones macromareales (intervalo de marea mayor a 4 m) donde las corrientes de marea son fuertes y existe una mezcla continua en la columna de agua. Las condiciones que prevalecen en el Alto Golfo de California suelen ser similares a las condiciones dadas en otros sistemas macromareales como la Bahía de Fundy (E.U./Canadá), las Bahías de Severn y Humber (Inglaterra) y el Hwang Ho en China (Little, 2000). En estos sitios, las planicies de marea están bien desarrolladas con sedimentos blandos predominando sobre los sedimentos rocosos (Veenstra, 1976).

IV.1.1 Granulometría

La presencia de gravas muy finas y de arenas gruesas en el intermareal superior en San Felipe evita que el sustrato sea fácil de penetrar por los organismos infaunales que ahí habitan. Según Cupul-Magaña y Téllez-Duarte (1997), en este tipo de ambientes ocurre una percolación del agua más rápida durante la bajamar. Por otro lado, la alta porosidad de los sedimentos evita la retención del agua intersticial, lo que provoca el hundimiento del nivel freático. En el Golfo de Santa Clara el tamaño de grano fue menor que en San Felipe, lo que permite que el sedimento permanezca húmedo más tiempo.

El sedimento del nivel superior del intermareal en ambas localidades estuvo moderadamente clasificado mientras que los niveles medio e inferior presentaron una clasificación pobre. Lo anterior concuerda con Bally (1983), quien reportó que la clasificación del sedimento tiende a decrecer hacia niveles inferiores del intermareal, ya que las arenas mejor clasificadas están más cerca de la playa que del mar. Al parecer, el

sedimento tiende a estar mejor clasificado en el límite superior del entremareal lo que indica mayor energía del oleaje.

Tanto en San Felipe como en el Golfo de Santa Clara, el intervalo en el tamaño de grano no fue muy amplio. El tamaño de los sedimentos varió entre 0.2 y 0.5 mm, lo que corresponde a sedimentos medios a finos. En playas con sedimentos finos y sujetas a intervalos de marea mayores a 3 m, como es el caso del Alto Golfo, las planicies de marea tienden a ser altamente disipativas, mientras que la zona superior del intermareal es más reflectiva cuando hay marea alta. Con base en lo anterior, se han establecido relaciones entre la morfodinámica de las playas y la abundancia de organismos y número de especies que en ellas habitan. Suelen haber mayores abundancias en localidades planas bajo condiciones disipativas, que en sitios con pendientes más pronunciadas y de condiciones reflectivas (McLachlan, 1990).

IV.1.2 Porcentaje de materia orgánica

Tanto en San Felipe como en el Golfo de Santa Clara, se registraron valores bajos de materia orgánica (< 1%) a lo largo de la zona intermareal. Esto es similar a lo reportado para otras playas arenosas; Brown (1971) y McLachlan (1977) reportan que la mayoría de las playas arenosas tienen poca materia orgánica en el sedimento (entre 0.02 y 0.04% en playas de Escocia e India). Jaramillo *et al.* (2001) reportaron porcentajes cercanos a 5% de materia orgánica en sedimentos arenosos de un estuario en la costa de Chile. Sin embargo, en algunos sistemas arenosos, no se detectó materia orgánica en el sedimento, como es el caso de Cabo Este y Cabo Oeste en Sudáfrica (Jaramillo *et al.* 2001). Los valores menores a 1% de materia orgánica en el sedimento son pobres en comparación con otros sistemas de substrato blando, como los estuarios.

Villarreal-Chávez y Carmona-Cedillo (1999) reportaron un porcentaje promedio de materia orgánica de 0.6 en sedimentos arenosos en muestras del Golfo de Santa Clara. El valor máximo de materia orgánica obtenido en este trabajo fue de 0.55% en junio en Santa Clara, aunque el valor promedio de todo el muestreo fue de 0.35%. La diferencia entre los valores promedio obtenidos en este estudio y en el de Villarreal-Chávez y Carmona-Cedillo (1999) pudiera deberse a la fecha de los muestreos. Sin embargo, Villarreal-Chávez y Carmona-Cedillo (1999) no indican la época en la cual realizaron su muestreo, por lo que es difícil comparar los resultados.

En este estudio, la materia orgánica en el sedimento varió a lo largo del muestreo. Se obtuvieron valores máximos durante el verano y mínimos en el invierno, lo que podría estar asociado a ciclos naturales en la producción primaria en la zona del Alto Golfo de California, la cual es más alta en verano (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Por otro lado, Gilbert y Allen (1943) encontraron grandes cantidades de diatomeas bénticas ($> 100,000 \text{ cél. L}^{-1}$) en los sedimentos del delta en el Alto Golfo durante marzo de 1939. La materia orgánica de la costa de Sonora es derivada del fitoplancton, mientras que en la costa de Baja California el aporte de fitoplancton a la materia orgánica es menor, y el aporte de la biomasa bacteriana es mayor (Aguñiga-García, 1999, Álvarez-Borrego, 2000).

En ambas localidades, se observó que la concentración de materia orgánica a lo largo del intermareal fue mayor en los niveles medio e inferior. Como el tamaño de grano fue menor en estos mismos niveles del intermareal, se encontró una mayor concentración de materia orgánica en las zonas del intermareal donde el sedimento fue más fino. Debido a que sedimentos más finos generan ambientes menos porosos que retienen más la humedad (Cupúl-Magaña y Téllez-Duarte, 1997), los niveles inferior y medio del intermareal

parecen ser los sitios más favorables de la playa para el establecimiento de comunidades ricas y más abundantes.

IV.2 ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE ORGANISMOS Y SUS RELACIONES CON FACTORES ABIÓTICOS

La abundancia total de organismos en el Golfo de Santa Clara fue casi la mitad de la encontrada en San Felipe. En esta última localidad, se encontraron caecidos, cirratulidos y gamáridos, organismos que tienden a estar agrupados lo que podría explicar la mayor abundancia.

La riqueza de especies en playas arenosas se incrementa linealmente a lo largo de un gradiente determinado por las condiciones físicas predominantes en las playas. Este gradiente comprende desde playas micromareales reflectivas hasta playas macromareales ultradisipativas (Short y Wright, 1983; McLachlan, 1990; Masselink y Short, 1993). Según este esquema, en playas macromareales disipativas es donde se esperan mayores valores de riqueza de especies. Ambas localidades estudiadas en el Alto Golfo corresponden a sitios con condiciones macromareales, sin embargo, el Golfo de Santa Clara presentó sedimentos con tamaño de grano más fino que en San Felipe, por lo cual la riqueza de este sitio fue mayor.

Por otro lado, el gradiente de la abundancia y de la riqueza a lo largo de la zona intermareal fue similar en ambas playas. Tanto en San Felipe como en el Golfo de Santa Clara, los mayores valores de abundancia y de riqueza se encontraron en los niveles medio e inferior del intermareal. Lo anterior concuerda con lo reportado en otros trabajos

(McLachlan 1996, McLachlan *et al.*, 1996; Jaramillo *et al.*, 2000) y se explica por las condiciones más favorables por estar menos expuestas a la desecación.

En el Golfo de Santa Clara, se encontraron diferencias significativas entre la abundancia de organismos a lo largo del muestreo y entre los niveles del intermareal. Tanto el número de organismos, como la riqueza de taxa, aumentaron hacia los niveles inferiores de la playa. Mientras la abundancia de organismos fue mayor en febrero que en los otros dos meses de muestreo, la riqueza de taxa se mantuvo relativamente estable a través del tiempo.

Numerosos estudios (ver revisión de Snelgrove y Butman, 1994) han reportado correlaciones entre la distribución y abundancia de la infauna y el tamaño de grano del sedimento. Sin embargo, aún no se tienen evidencias que expliquen los mecanismos que causan dichas correlaciones.

Para el caso de los sitios estudiados en este trabajo, la abundancia de organismos no presentó correlaciones con respecto al tamaño de grano. Esto posiblemente se deba a que el gradiente en el tamaño de grano no fue muy amplio pues varió de 2.4ϕ (arenas finas) a -1.9ϕ (gravas finas). Sin embargo, la riqueza de taxa estuvo correlacionada con el tamaño de grano. Esta relación puede ser el resultado de la correlación entre el tamaño de grano y el nivel del intermareal y no de una relación entre la riqueza y el tamaño de grano.

El contenido de materia orgánica en el sedimento ha servido para relacionar el ensamble de la infauna con el tipo de sedimento que existe en un sitio dado. Sanders (1958) propuso que los organismos detritívoros son más abundantes en ambientes lodosos porque los sedimentos finos tienden a ser ricos en materia orgánica. En estudios de campo, se ha observado que algunas especies tienden a colonizar sedimentos ricos sobre sedimentos

empobrecidos (Grassle *et al.*, 1985). Para el caso de los sitios estudiados en el presente trabajo, se encontraron inconsistencias en las relaciones entre la materia orgánica y abundancia y riqueza. Dicha inconsistencia en los resultados pudiera estar reflejando que la materia orgánica en el sedimento no es un recurso limitante en las planicies de marea del Alto Golfo. La constante resuspensión de sedimento y material orgánico por la acción de la marea y el viento en el área de estudio, favorece un enriquecimiento orgánico en la columna de agua (Millán-Núñez *et al.*, 1999).

La ausencia de relaciones entre la estructura de la comunidad y el tipo de morfodinámica de la playa puede ser el resultado de la presencia de altas densidades y biomásas de organismos que tienen una distribución amplia a lo largo de la costa (Jaramillo *et al.*, 2000). En otros estudios de playas arenosas, también se ha encontrado que la estructura de la comunidad no presenta una relación clara con los factores abióticos medidos. En un estudio realizado de la primavera de 1992 a la primavera de 1993 en la Bahía de Blanes (Mar Mediterráneo), las variables ambientales medidas no explicaron la variación temporal de los grupos. En este caso, Pinedo *et al.* (1997) sugieren que las variables ambientales modulan cambios que influyen en la organización de la comunidad, mientras que la estacionalidad está relacionada principalmente con procesos de reclutamiento.

En este estudio, la abundancia de organismos en ambas playas estuvo correlacionada con el nivel del intermareal. Esta relación sugiere que otras características que tienen que ver con los cambios de marea, como son el tiempo de exposición al aire y al calor, la pérdida de humedad en el sedimento y la compactación del sedimento, también influyen en la abundancia de organismos de la infuana. Otros autores (Bally, 1983; McLachlan, 1983 y Jaramillo, 1987) indicaron que la variabilidad en la abundancia de organismos puede

deberse a migraciones cortas en respuesta a cambios en temperatura, desecación y disponibilidad de alimento. Brazeiro y Defeo (1996) plantearon que las variaciones en los niveles de marea deben ser consideradas como un mecanismo que explica los gradientes en la distribución de los organismos a lo largo de la zona intermareal.

Los resultados de este estudio sugieren que el ensamble de la infauna en las planicies de marea puede estar regulado por procesos físicos generados por los cambios de mareas. En un sistema como el del Alto Golfo, donde hay grandes fluctuaciones de mareas, las características del sedimento y la concentración de materia orgánica no son los principales factores que controlan la estructura de la comunidad lo que apoya la hipótesis de la “severidad ambiental multicausal” (Brazeiro, 2001), la cual sostiene que la distribución de organismos y la riqueza de especies presentes en playas arenosas está afectada por cambios en distintas variables ambientales en conjunto, como: la velocidad y frecuencia del mecanismo de barrido causado por el rompimiento de olas, el tamaño de grano y por la dinámica de erosión-acreción causada por el sedimento, y no por la acción de factores aislados que actúan de manera independiente (Brazeiro, 2001).

IV.3 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD

La comunidad infaunal en el Alto Golfo estuvo dominada por moluscos, crustáceos y poliquetos. Los caecidos (Mollusca: Gasteropoda) fueron los organismos más abundantes en las planicies de marea del Alto Golfo. En San Felipe, sus abundancias fueron casi el doble de las que presentaron en el Golfo de Santa Clara. Debido a la alta abundancia de caecidos, el grupo de los moluscos fue el más dominante en las dos localidades, seguido por los crustáceos y los poliquetos. Estos últimos, aunque no fueron tan abundantes,

presentaron una alta diversidad de familias. Lo anterior concuerda con lo propuesto por Dexter (1983), quien sugirió que los moluscos alcanzan sus máximas abundancias en playas de tipo intermedias, mientras que los crustáceos dominan playas más expuestas y los poliquetos son más abundantes en sitios más protegidos con menor exposición al oleaje.

Las dos localidades de este estudio son playas disipativas intermedias caracterizadas por sedimentos medios-finos y oleaje moderado, y la composición de los grupos taxonómicos más importantes fue similar a la encontrada en otros estudios realizados en localidades similares, (Brown y McLachlan 1990; Dexter 1992).

Dentro de los crustáceos, los peracáridos (anfípodos, isópodos, cumáceos y gamáridos) fueron los más comunes en ambas localidades. Esto concuerda con Coull y Bell (1983) quienes encontraron que el género *Excirolana* (Isopoda) estuvo bien representado en playas arenosas tropicales, sobretodo en la parte superior del intermareal. En playas arenosas de la costa de Chile, los crustáceos peracáridos también fueron dominantes (Hutchings *et al.* 1983; Dugan *et al.* 1994, Jaramillo y Lastra 2001). La dominancia de estos organismos tanto en el Alto Golfo como en playas arenosas tropicales y templadas puede deberse a su capacidad de migración y desplazamiento con respecto a la variación del nivel del agua con las mareas (Brown, 1990).

Bally (1981) mostró que playas de baja energía tienden a presentar mayores abundancias y sedimentos de grano más finos que playas de alta energía. En playas de energía media a baja, las abundancias de organismos fluctúan entre los 752 y 1,710 org m⁻² (Bally, 1981). Sin embargo, en San Felipe, únicamente la abundancia de moluscos (4,912.4 org m⁻²) fue mayor a los valores encontrados por Bally (1981) en 105 playas distintas a nivel mundial. Esta alta abundancia de caecidos en San Felipe pudiera estar explicada por una importante

concentración de diatomeas en el sedimento del Alto Golfo, ya que éstas son el componente principal de la dieta de estos organismos (Draper, 1979).

Con respecto al grupo de los poliquetos, se observó que sólo 7 familias estuvieron presentes en ambas localidades a lo largo del período de estudio. La mayor riqueza de poliquetos (14 familias) ocurrió durante el mes de junio en San Felipe y en febrero en el Golfo de Santa Clara. Aunque los poliquetos no fueron tan abundantes como los moluscos o los crustáceos, la diversidad de familias fue mayor que la representada por dichos grupos. Estos resultados concuerdan con lo encontrado en distintas playas de América Central y el canal de Hinchinbrook en Australia, donde los poliquetos sumaron casi la mitad de todas las especies presentes (Dittman y Vargas, 2001). En otras dos playas de Australia (Bahía de Rest y el estuario del río Haughton), con influencia estuarina y con áreas de planicies de marea mayores a las encontradas en América central y en el canal de Hinchinbrook, los moluscos o crustáceos fueron los grupos con mayor número de especies (Dittman y Vargas, 2001).

En general, la composición de la comunidad de la infauna del Alto Golfo concuerda con la generalización para playas arenosas en otras localidades. El grupo más comúnmente encontrado en estos sitios son los crustáceos, que en playas expuestas conforman hasta un 82% en promedio del total de la comunidad (Dexter, 1992). En playas protegidas, los crustáceos y los poliquetos son dominantes, con promedios de 38% y 31% de la comunidad respectivamente, mientras que los moluscos conforman un promedio de 15% del total de organismos.

IV.4 INDICES ECOLÓGICOS

Tanto en San Felipe como en el Golfo de Santa Clara, se encontraron valores de diversidad promedio comparables con los de otras localidades. Debido a que ambas playas cuentan con una exposición media al oleaje, los resultados de este estudio concuerdan con los reportados por McLachlan (1983), quien encontró una tendencia en la que la abundancia y la diversidad de taxa tienden a disminuir conforme se incrementa la exposición al oleaje en la playa.

Los mayores valores del índice de diversidad de Shannon para este estudio fueron encontrados en el Golfo de Santa Clara y fluctuaron entre 2.1 en octubre y 3.4 para el mes de febrero. Estos valores son similares a los encontrados en otras localidades de Australia y de América Central donde el índice de diversidad de Shannon varió entre 1.5 y 4 (Dittmann y Vargas, 2001). Anteriormente, Villarreal-Chávez y Carmona-Cedillo (1999) estimaron un valor de 3.7 para un sitio con características arenosas en el Golfo de Santa Clara. Los resultados de este estudio confirman que las playas arenosas poseen menor diversidad de especies en comparación con otros sistemas de fondos blandos, como estuarios o zonas más profundas aledañas a arrecifes de coral. En fondos blandos tropicales, se han registrado valores de índices de diversidad entre 1.5 y 4 donde el número de especies es mayor a 100 (Reise, 2001).

Los valores de diversidad en las planicies de marea del Alto Golfo variaron tanto en el tiempo como a lo largo del gradiente intermareal. En San Felipe durante el mes de junio, la diversidad fue mayor en el nivel inferior y disminuyó hacia la cara de la playa. Sin embargo, en los meses de octubre y febrero los índices de diversidad se mantuvieron relativamente altos en el nivel superior, mientras que el nivel medio registró valores de

diversidad medios. Esto puede deberse a la gran abundancia de caecidos, la cual reduce la abundancia relativa de los demás grupos.

En el Golfo de Santa Clara los mayores valores de diversidad se registraron en los niveles medio e inferior y los menores valores en el nivel superior del intermareal; probablemente porque en este nivel las condiciones son más adversas para los organismos de la infauna. La diversidad máxima alcanzada en Santa Clara ocurrió durante la época fría (febrero) dada por un mayor número de grupos que estuvieron medianamente distribuidos entre los grupos.

IV.5 ANALISIS DE SIMILITUD DE LA INFAUNA

El análisis de la similitud, por medio de la técnica de escalamiento no-métrico multidimensional, agrupó en San Felipe muestras de los niveles medio e inferior del intermareal, compuestas principalmente por poliquetos y crustáceos, los cuales conforman el grueso del ensamble. Además, este grupo de muestras fue colectado durante los meses cálido-fríos (octubre y febrero). Otro grupo fue formado por las muestras en el mes más cálido (junio) y en los niveles medio e inferior, y que se caracterizaron por presentar abundancias de alrededor de 3,000 organismos por m². Las muestras correspondientes al nivel superior del intermareal no conformaron un grupo, ya que la abundancia fue bastante variable.

Los caecidos fue el grupo que causó la mayor similitud entre muestras, ya que en San Felipe, este grupo contribuyó más de un 30% a la similitud encontrada en el análisis de SIMPER y hasta un 45% de la similitud entre las muestras de Santa Clara colectadas en distintos meses. Los cirolánidos, dentálidos, gamáridos, cumáceos y mysidáceos llevaron a

un 50% de similitud entre muestras por mes en San Felipe. Cabe notar que los poliquetos contribuyeron con menores porcentajes a las similitudes entre muestras porque la abundancia de este grupo fue baja y porque estos organismos tienden a presentar una distribución en parches.

En el Golfo de Santa Clara, los grupos que contribuyeron a las similitudes entre muestras fueron los mismos que en San Felipe, con la excepción de los spiónidos y de los oligoquetos, quienes causaron un 32% de similitud entre las muestras del mes de febrero.

La distribución espacial de la infauna en el Alto Golfo es similar a lo encontrado en otros sitios. En general podemos decir que: 1) existe un incremento en la riqueza de taxa conforme se incrementa la distancia de la zona de rompiente (McLachlan, 1977, Dexter 1979, 1983); 2) aumenta la densidad infaunal conforme decrece el nivel del intermareal (Dexter, 1992); y 3) hay diferencias en la composición infaunal a distintos niveles de playa.

El análisis de similitud (ANOSIM) detectó diferencias significativas entre los valores relativos de abundancia y composición específica de la comunidad a lo largo del muestreo y entre los niveles del intermareal. Sin embargo, no fue posible hacer pruebas *a posteriori* dado que el ANOSIM requiere de un tamaño de muestra mayor al utilizado en este estudio para poder detectar dónde residen las diferencias. Ante las condiciones encontradas de variación entre transectos, es necesario llevar a cabo un muestreo con un mayor número de repeticiones para poder determinar qué tanto cambian la abundancia y la riqueza de especies a lo largo del tiempo y del espacio. En general los resultados de este trabajo sugieren que San Felipe parece ser un sitio más heterogéneo espacialmente que Santa Clara.

La diferencia en el número de organismos encontrados entre transectos puede estar relacionada con una heterogeneidad de recursos que generan un mosaico dinámico de

parches de hábitat en la playa (Haynes y Quinn, 1995). Aunque esto es una posible explicación para las grandes diferencias de abundancias encontradas entre los dos transectos en San Felipe, Saavedra-Sotelo (2002) reportó que no había preferencias de la infauna entre zonas inundadas y zonas secas que se forman al bajar la marea. Las diferencias entre los resultados de este trabajo y lo encontrado por Saavedra-Sotelo (2002) puede deberse a un bajo poder estadístico para detectar diferencias en las abundancias de organismos a mayores escalas en este estudio.

El análisis de similitud de la comunidad en el Golfo de Santa Clara mostró diferencias dentro del ensamble infaunal y éstas fueron más marcadas entre los distintos niveles intramareales. Sin embargo, las pruebas *a posteriori* no fueron claras, de nuevo, siendo el tamaño de muestra un problema para llevar a cabo estos análisis. La variación de número de organismos pudiera estar relacionada a periodos de reproducción y reclutamiento de organismos de distintos taxa, sin embargo, el número de taxa encontrados en Santa Clara se mantuvo constante y esto pudiera deberse a que los taxa encontrados en este sitio son grupos bien adaptados a las condiciones presentes.

IV.6 GRUPOS FUNCIONALES

La presencia e importancia de los diferentes gremios tróficos en las playas arenosas del Alto Golfo de California está asociada tanto a las características físicas del sistema, como a la disponibilidad de recursos alimenticios adecuados para cada grupo. En playas arenosas, las diatomeas y otras algas unicelulares sustentan el primer nivel de la cadena trófica (McIntyre *et al.*, 1996, Jennings *et al.*, 2001), y su abundancia ha sido relacionada con la alta abundancia de organismos fitófagos. Por otro lado, la acción de mareas que generan

aguas turbias bien mezcladas (Hernández-Ayón *et al.*, 1993) favorece el movimiento y deposición de materia orgánica que sirve de alimento para organismos detritívoros y filtradores.

La materia orgánica presente en el sedimento de las planicies intermareales del Alto Golfo puede venir de dos fuentes: 1) externa, del aporte por la acción de las corrientes de marea y/o 2) local, generada por las poblaciones residentes de microalgas, bacterias en el sedimento y organismos en descomposición. En el pasado, los principales aportes de sedimentos y materia orgánica en esta área provenían del Río Colorado (Carriquiry y Sánchez, 1999; Cohen *et al.*, 2001, Glenn *et al.*, 2001). Debido a la drástica reducción de estos aportes sufrida en las últimas décadas, se ha sugerido que la mayoría de la materia orgánica presente en las playas del Alto Golfo tiene un origen autóctono (Aguñiga García, 1999).

La comunidad béntica juega un papel importante en el reciclado de nutrientes y en la transferencia de energía en este sistema. La dominancia de organismos fitófagos y detritívoros que se encontró en ambas playas sugieren que la comunidad infaunal no sólo recicla nutrientes a través del consumo de detritus, sino que también puede ser un importante eslabón trófico intermedio entre los microorganismos presentes en el sedimento y organismos como peces y aves.

Con respecto a la dominancia de los diferentes grupos funcionales en ambas playas, se puede decir que fueron similares en los dos sitios estudiados. El grupo de los fitófagos presentó un mayor porcentaje del total de organismos en los meses de junio y octubre, mientras que los detritívoros aumentaron su importancia relativa en junio y febrero. Debido a que durante el verano (junio y octubre), la temperatura del agua y el fotoperíodo son

mayores a los presentes durante el invierno, las condiciones son óptimas para el crecimiento de las poblaciones de algas unicelulares, lo cual aumenta la productividad primaria de la zona (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Esto puede ser aprovechado por los organismos fitófagos. Debido a que este grupo presentó en ambas localidades una distribución más o menos homogénea a lo largo del gradiente intermareal, la disponibilidad de diatomeas bénticas y/u otras fuentes de alimentos puede no ser tan sensible a los cambios generados por los ciclos mareales.

Los organismos detritívoros siguen un patrón muy similar en su distribución espacial a los fitófagos. Sin embargo, a diferencia de estos, los detritívoros aumentaron en importancia relativa durante los meses de invierno. Este patrón refleja la disminución en el número de organismos fitófagos durante invierno. Mientras que en San Felipe los organismos detritívoros fueron encontrados a lo largo del intermareal, en el Golfo de Santa Clara tendieron a ser más abundantes en el nivel inferior del intermareal. La presencia de abundancias relativamente estables de organismos detritívoros sugiere que a lo largo del año la disponibilidad de alimento para este grupo no debe variar mucho. La mayor abundancia de detritívoros en el nivel inferior del intermareal en el Golfo de Santa Clara puede estar asociada a la presencia de un mayor número de organismos que generan una mayor bioturbación, la cual remueve y recicla la materia orgánica poniéndola a disposición de otros organismos.

El sedimento en el Golfo de Santa Clara presentó arenas más finas en los niveles medio e inferior del intermareal, donde los detritívoros fueron más abundantes. Esto concuerda con lo reportado por Pinedo *et al.* (1997), quienes postulan que los organismos detritívoros son más abundantes en hábitats con tamaño de grano muy finos, mientras que los

organismos suspensívoros dominan las playas arenosas. También las condiciones de exposición de esta playa pueden favorecer la presencia de organismos detritívoros, ya que las playas más protegidas tienden a tener mayor abundancia y riqueza de organismos dentro de este grupo funcional (Knox, 2001).

El patrón de abundancia de detritívoros en Santa Clara puede también estar relacionado con las condiciones de pendiente de la playa. Brown y McLachlan (1990) encontraron que en sitios con poca pendiente existen condiciones propicias para la alimentación de los detritívoros y de los filtradores. En la zona de barrido de estos sitios, es donde se asientan las partículas en suspensión.

Los suspensívoros, al igual que los detritívoros, tendieron a distribuirse en los niveles medio e inferior del intermareal. En el mes de junio en San Felipe presentaron una mayor abundancia relativa que en los otros meses. Sin embargo, en el Golfo de Santa Clara, los suspensívoros presentaron abundancias relativas menores durante todo el muestreo. Lo anterior puede deberse a que los organismos suspensívoros tienden a preferir playas arenosas con un tamaño de grano mayor a los sedimentos preferidos por los detritívoros (Pinedo *et al.*, 1997). Esto concuerda con las diferencias de tamaño de grano encontradas en las dos localidades (mayor tamaño en San Felipe que en Santa Clara). Un factor adicional pudiera ser las corrientes generadas por la acción de la marea, las cuales tienden a renovar el aporte de alimento más rápido (Peterson, 1991; Knox, 2001).

Dadas las condiciones anteriores, se esperaba que los organismos carnívoros tendieran a seguir la presencia de otros grupos de organismos que se distribuyen de manera equitativa en los niveles medio e inferior del intermareal. Sin embargo, no se encontró un patrón claro en la distribución de este grupo. La abundancia de los carnívoros fue menor en

comparación con los otros grupos funcionales, alcanzando su máxima abundancia en los meses de junio y febrero en ambas localidades. La presencia de carnívoros y de suspensívoros ha sido relacionada con sedimentos más gruesos y orgánicamente empobrecidos (Sanders, 1958).

De acuerdo con los principales tipos de playas en términos de su energética propuestos por McLachlan (1983), la gran abundancia de organismos detritívoros, fitófagos y suspensívoros en el Alto Golfo indica que la base de la cadena trófica son las partículas disponibles en el sedimento (microorganismos y microflora béntica) siendo los consumidores primarios los fitófagos (caecidos principalmente) seguidos de los detritívoros (taxa más abundantes) y filtradores, como capturadores y recicladores de nutrientes. Los siguientes niveles tróficos en el sistema estarían formados por invertebrados mayores (asteroideos, galletas de mar, cangrejos y jaibas) y vertebrados como peces y aves que actúan como depredadores y son capaces de mayores desplazamientos en busca de alimento. Sin embargo, los recursos disponibles en la columna de agua que son transportados por la acción de la marea son de igual manera, un importante aporte para el flujo de energía en el Alto Golfo. De este modo, las comunidades de organismos que habitan las playas arenosas del Alto Golfo están basadas tanto en la disponibilidad de alimento presente en los sedimentos con lentas tasas de recambio, como en los recursos disponibles en la columna de agua y que son transportados por la acción de la marea.

V. CONCLUSIONES

1. La comunidad infaunal del Alto Golfo de California estuvo dominada por Moluscos (caecidos y dentálidos), Crustáceos (cumáceos, gamáridos, cirolánidos y mysidáceos) y Poliquetos (spiónidos). De los diferentes taxa, los caecidos fueron el grupo más abundante. Estos organismos son fitófagos y su abundancia puede estar relacionada con la alta densidad de diatomeas bénticas en el sedimento.
2. Los diferentes taxa encontrados no mostraron patrones claros de zonación a lo largo del gradiente intermareal. Los moluscos se encontraron distribuidos a todo lo largo de la zona intermareal. De manera similar, las abundancias de crustáceos no variaron mucho en la zona intermareal, aunque tendieron a incrementarse en zonas de arenas finas. Los poliquetos presentaron mayor abundancia en las áreas con sedimentos más gruesos.
3. Si se analiza la comunidad con base en grupos funcionales, los organismos fitófagos y detritívoros fueron dominantes en los tres meses de muestreo. Los fitófagos fueron más abundantes en sedimentos de arenas finas. La abundancia de los detritívoros se incrementó con respecto al nivel del intermareal. Los organismos suspensívoros fueron más abundantes durante el verano y mostraron el mismo patrón que los detritívoros, con mayor abundancia en los niveles medio e inferior del intermareal. Los carnívoros no mostraron ninguna preferencia de nivel a través del intermareal y presentaron sus valores máximos en octubre y febrero.

4. Tanto la abundancia como la riqueza de taxa tendieron a incrementarse hacia los niveles medio e inferior del intermareal, donde por lo general, las condiciones ambientales estuvieron dadas por arenas de grano fino pobremente clasificadas y un ligero aumento en el porcentaje de materia orgánica.
5. La abundancia y riqueza de organismos cambiaron a lo largo del gradiente intermareal, incrementándose en los niveles medio e inferior. Esto sugiere que las variaciones en las condiciones físicas causadas por los patrones de marea son importantes para determinar la abundancia y riqueza de la comunidad infaunal de las playas arenosas del Alto Golfo de California.
6. Los resultados sugieren que los factores que determinan la estructura de la comunidad en el Alto Golfo tienen que ver más con procesos asociados al mecanismo de las mareas que con el tamaño de grano y el contenido de materia orgánica en el sedimento.

LITERATURA CITADA

- Abele, L. G. 1982. The biology of Crustacea: systematics, the fossil record and biogeography. Academic Press. New York. 319.
- Aguñiga García, S. 1999. Geoquímica de la cuenca estuarina del río Colorado: $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ y biomarcadores lipídicos en sedimentos superficiales. Tesis de Doctorado. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada.
- Alvarez, L. G. y S. E. Jones. 2002. Factors influencing suspended sediment flux in the Upper Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54: 747-759.
- Alvarez-Borrego, S. y J. R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. En J. P. Dauphin y B. R. T. Simoncit (eds.). *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. American Association of Petroleum Geologists, 555-567.
- Alvarez-Borrego, S. 2000. The Colorado River Estuary and Upper Gulf of California, Baja, México. En U. Seeliger y B. Kjerfve (eds.). *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 331-340.
- Alvarez-Sánchez, L. G., V. Godínez y S. Sánchez. 1993. Patrones de turbidez y corrientes en la bahía de San Felipe, al NW del Golfo de California. *Comunicaciones Académicas, CICESE, Ensenada, México*, 48.
- Argote, M. L., A. Amador y M. F. Lavín. 1995. Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *Journal of Geophysics Research*, 100: 16103-16118.
- Argote, M. L., M. F. Lavín y A. Amador. 1998. Barotropic eulerian residual circulation in the Gulf of California due to the M_2 tide and wind stress. *Atmósfera*, 11: 173-197.
- Bally, R. 1981. the ecology of three sandy beaches on the west coast of South Africa. Ph. D. Thesis. University of Cape Town.

- Bally, R. 1983. Intertidal zonation on sandy beaches of the west coast of South Africa. *Cahiers de Biologie Marine*, 24: 85-103.
- Barnes, R. 1963. *Invertebrate zoology*. W. B. Saunders Company. Philadelphia. 632.
- Beers, J. R. 1976. Gravimetric methods. En H. F. Steedman (ed.). *Zooplankton fixation and preservation*. The UNESCO Press, Paris. 350.
- Bonsdorff, E. y T. H. Pearson. 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: a functional group approach. *Australian Journal of Ecology*, 24: 312-326.
- Borradaile, L. A. y F. A. Potts. 1961. *The Invertebrata: a manual for the use of students*. Cambridge University Press. 740.
- Borzone, C. A., J. R. B. Souza y A. G. Soares. 1996. Morphodynamic influence on the structure of inter and subtidal macrofaunal communities of subtropical sandy beaches. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69: 565-577.
- Brazeiro, A. 1999. Detection of non-random zonation patterns in sandy intertidal communities. *Journal of Coastal Research*, 15: 121-127.
- Brazeiro, A. 2001. Relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: what are the underlying factors? *Marine Ecology Progress Series*, 224: 35-44.
- Brazeiro, A. y O. Defeo. 1996. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments?. *Estuarine, coastal and shelf science*, 42: 523-536.
- Brown, A. C. 1971. The ecology of the Cape Peninsula, South Africa. Part I: Introduction. *Trnas. Roy. Soc. Of South Africa*. 39: 247-279.
- Brown, A. C. 1983. The ecophysiology of sandy beach animals: a partial review. En A. McLachlan y T. Erasmus (eds.). *Sandy Beaches as Ecosystems*. Junk: The Hague, 575-605.
- Brown, A. C. y A. McLachlan. 1990. *Ecology of Sandy Shores*. Elsevier. Amsterdam. 328.

- Brown, A. C. y M. S. Talbot. 1972. The ecology of sandy beaches of the Cape peninsula, South Africa. Part 3. A study of *Gastrosaccus psammodytes* Tattersall (Crustacea: Mysidacea). Transactions of the Royal Society of South Africa, 40 (4): 309-333.
- Brusca, C. R. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona. 2da. ed. Tucson, AZ. 513.
- Buller, A. T. y J. McManus. 1979. Sediment sampling and analysis. En K. R. Dyer (ed.). Estuarine hydrography and sedimentation. Cambridge University Press, Cambridge, 87-130.
- Carr, A. P. 1982. The Encyclopedia of beaches and coastal environments. 145-159.
- Carr, M. R. 1997. PRIMER user manual. Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, U.K.
- Carriquiry, J. D. y A. Sánchez. 1999. Sedimentation in the Colorado river delta and upper Gulf of California after nearly a century of discharge loss. Marine Geology, 158: 125-145.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology, 18: 117-143.
- Clarke, K. R. y M. Ainsworth. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. Marine Ecology Progress Series, 92: 205-219,
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2001. Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research. Plymouth Marine Laboratory. 5 ed. Plymouth, U.K.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council. Bournemouth, U.K.
- Cohen, M. J., C. Henges-Jeck y G. Castillo-Moreno. Apreliminary water balance for the Colorado River delta, 1992-1998. Journal of Arid Environments, 49: 35-48.
- Colin, N. J. A. 1967. The Biology of Marine Animals. John Wiley and Sons. New York. 699.

- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. En M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, 460-490.
- Coull, B. C. y S. S. Bell. 1983. Biotic Assemblages: populations and communities. En F. J. Vernberg y W. B. Vernberg (eds.). *The Biology of Crustacea: behaviour and ecology*. Academic Press, 338.
- Cupul-Magaña, L. A. y M. A. Téllez-Duarte. 1997. Variaciones espaciotemporales de la fauna macrobentónica de una playa arenosa y su relación con los cambios del perfil de playa y el tamaño de grano de los sedimentos en playa El Pelicano, B.C. *Ciencias Marinas*, 23 (4): 419-434.
- Dahl, E. 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos*, 4: 1-27.
- Darnell, R. M. 1967. Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem in *Estuaries*, Lauff, G. H. American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C. Publication no. 83, 376.
- Dayton, P. K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*, 45: 137-159.
- Dean, W. E. 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss ignition: comparison with other methods. *Journal of Sedimentary Petrology*, 44: 57-68.
- Degraer, S., I. Mouton, L. De Neve y M. Vincx. 1999. Community structure and intertidal zonation of the macrobenthos on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach: summer-winter comparison. *Estuaries*, 22 (3B): 742-752.
- Dexter, D. M. 1979. Community structure and seasonal variation in intertidal Panamian sandy beaches. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 9: 543-558.

- Dexter, D. M. 1983. Community structure of Intertidal sandy beaches in New South Wales, Australia. En A. McLachlan y T. Erasmus (eds.). *Sandy Beaches as Ecosystems*. W. Junk, The Hague, 461-472.
- Dexter, D. M. 1985. Distribution and life histories of abundant crustaceans of four sandy beaches of south-eastern New South Wales. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 36: 281-289.
- Dittmann, S. y J. A. Vargas. 2001. Tropical tidal flat benthos compared between Australia and Central América. En K. Reise (ed.) *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*. Springer, Berlin, 384.
- Dugan, J. E., D. M. Hubbard y A. M. Wenner. 1994. Geographic variation in life history of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast: relationships to environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 181: 255-278.
- Draper, B. C. 1979. Radular development in the Family Caecida. *The Western Society of Malacologists*, 26-30.
- Fauchald, K. y P. A. Jumars. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, 17: 193-284.
- Finchman, A. A. 1974. Intertidal sand-dwelling peracarid fauna of Stewart Island. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 8: 1-14.
- Findley, L. T., M. E. Hendrickx, R. C. Brusca, A. M. Vanderheiden y J. Torre. en prensa. Listado y distribución de la macrofauna marina del Golfo de California, México. Conservation International. Washington, D. C.
- Gilbert, J. Y. y W. E. Allen. 1943. the phytoplankton of the Gulf of California obtained by the *E. W. Scripps* in 1939 and 1940. *Journal of Marine Research*, 5: 89-110.
- Glasby, C. J. 2000. Family Syllidae. En P. Beesley, G.J.B. Ross y C.J. Glasby (eds.). *Polychetes and allies: the southern synthesis*. CSIRO Publishing, Melbourne. 161-167.

- Glenn, E. P., F. Zamora-Arroyo, P.L. Nagler, M. Briggs, W. Shaw y K. Flessa. Ecology and conservation biology of the Colorado river delta, México. *Journal of Arid Environments*. 49(1): 5-16.
- Grassle, J. F., J. P. Grassle, L. Brown-Leger, R. F. Petrecca, y N. J. Copley. 1985. Subtidal macrobenthos of Narragansett Bay. Field and mesocosm studies of the effects of eutrophication and organic input on benthic populations. En *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*. Proceedings of the 18th European Marine Biology Symposium. J.S. Gray y M. E. Christiansen (eds.). John Wiley, 421-434.
- Gray, J. S. 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Godínez Sandoval, V. M. 1997. Condiciones antiestuarinas en el Alto Golfo de California. Tesis de Maestría. Departamento de Oceanografía física. CICESE. Ensenada, México. 86.
- Gutiérrez, G. y J. I. González. 1989. Predicciones de marea de 1990: estaciones mareográficas del CICESE. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B. C., México
- Hall, S. J. 1994. Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, 32: 179-239.
- Hartman, O. 1968. *Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California*. Allan Hancock Foundation. University of Southern California, Los Angeles. 828.
- Hartman, O. 1969. *Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California*. Allan Hancock Foundation. University of Southern California, Los Angeles. 812.
- Haynes, D. y G. P. Quinn. 1995. Temporal and spatial variability in community structure of a sandy intertidal beach, Cape Paterson, Victoria, Australia. *Marine Freshwater Research*, 46: 931-942.

- Hendrickson, J. R. 1973. Study of the marine environment of northern Gulf of California. University of Arizona. Biological Sciences Department, final report. October 1973. 106.
- Hernández-Ayón, J. M., M.S. Galindo-Bect, B.P. Flores-Báez y S. Alvarez-Borrego. 1993. Nutrient concentrations are high in the turbid waters of the Colorado river delta. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 37: 593-602.
- Holland, A. F. y T. T. Polgar. 1976. Seasonal changes in the structure of an intertidal community. *Marine Biology*, 37: 341-348.
- Hoyt, J. H. 1972. Field guide to beaches. Houghton Mifflin. Boston. 46.
- Hutchings, L.; G. Nelson, D.A. Horstman y R. Tarr. 1983. Interaction between coastal plankton and sand mussels along the Cape coast, South Africa. En A. McLachlan y T. Erasmus (eds.). *Sandy beaches as ecosystems*. Junk Publishers, The Hague, 481-500.
- Hutchings, P. A. 2000. Family Polionidae. En P. Beesley, G.J.B. Ross y C.J. Glasby (eds.). *Polychaetes and Allies: The southern synthesis*. CISRO Publishing, Melbourne, 161-167.
- Jaramillo, E. 1987. Community ecology of Chilean sandy beaches. University of New Hampshire. Durham, U.S.A. 216.
- Jaramillo, E., H. Contreras y P. Quijón. 2001. Variabilidad estacional e interanual en las abundancias poblacionales de la macroinfauna intermareal del estuario del río Queule, centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74 (2): 455-468.
- Jaramillo, E., C. Duarte y H. Contreras. 2000. Sandy beach macroinfauna from the coast of Ancud, Isla de Chiloé, southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 771-786.
- Jaramillo, E. y M. González. 1991. Community structure and zonation of the macroinfauna along a dissipative-reflective range of beach category in southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26: 193-212.

- Jaramillo, E. y A. McLachlan. 1993. Community and population responses of the macroinfauna to physical factors over a range of exposed sandy beaches in South-central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 37: 615-624.
- Jennings, S., M. Kaiser y J. Reynolds. 2001. *Marine fisheries ecology*. Blackwell Science. 417.
- Jones, D. A. 1970. Factors affecting the distribution of the intertidal isopods *Eurydice pulchra* Leach and *Eurydice affinis* Hansen in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 39: 455-472.
- Keen, M. 1971. *Sea shells of tropical west America: marine mollusks from Baja California to Peru*. Stanford University Press. Stanford. 1064.
- Keen, M. y E. Coan. 1974. *Marine molluscan genera of Western North America, an illustrated key*. Stanford University Press. Stanford. 208.
- Kerker, M. 1969. *The scattering of light and other electromagnetic radiation*. Academic Press.
- King, C. M. 1975. *Introduction to Marine Geology and Geomorphology*. Edward Arnold. Londres. 309.
- Knox, G. A. 2001. *The ecology of seashores*. CRC Press. Boca Ratón. 557.
- Laverack, M. S. y J. Dando. 1979. *Essential Invertebrate Zoology*. Harsied Press. New York. 194.
- Lavín, M. F., E. Beier y A. Badan. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: escalas estacional e interanual. En M. F. Lavín (ed.). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*. Unión Geofísica Mexicana, Ensenada, B. C., 139-169.
- Lavín, M., F. V. M. Godínez y L. G. Alvarez. 1998. Inverse-estuarine features of the Upper Gulf of California. *Estuarine, Coastal and shelf science*, 47: 769-795.
- Lavín, M., y Sánchez, S. 1999. On how the Colorado river affected the hydrography of the Upper Gulf of California. *Continental Shelf Research*, 19: 1545-1560

- Leber, K. M. 1982. Seasonality of macroinvertebrates on a temperate, high wave energy sandy beach. *Bulletin of Marine Science*, 32 (1): 86-98.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology*, 74: 1659-1673.
- Little, C. 2000. *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press. 252.
- MacIntyre, H. L., R. T. Geider y D.C. Miller. 1996. Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden". *Estuaries*, 19: 186-201.
- Masselink, G. y A. D. Short. 1994. Morphodynamics of macrotidal beaches. *Journal of Coastal Research*, 9: 785-800.
- McGwynne, L. E. 1980. A comparative ecophysiological study of three sandy beach gastropods in the Eastern Cape. M.Sc. Thesis. University of Port Elizabeth, South Africa. 144.
- McLachlan, A. 1977. Studies on the psammolittoral meiofauna of Algoa Bay II. The distribution, composition and biomass of the meiofauna and macrofauna communities. *Zool. Afr.* 12: 33-60.
- McLachlan, A. 1983. Sandy beach ecology: a review. En A. McLachlan y T. Erasmus (eds.). *Sandy beaches as ecosystems*. Junk: The Hague, 321-380.
- McLachlan, A. 1990. Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *Journal of Coastal Research*, 6 (1): 57-71.
- 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. y G. C. Bate. 1983. Sandy beach ecology: workshop report. En A. McLachlan y T. Erasmus (eds.). *Sandy beaches as ecosystems*. DR W. Junk Publishers, The Hague, 757.
- McLachlan, A., A. De Ruyck y N. Hacking. 1996. Community structure on sandy beaches: patterns of richness and zonation in relation to tide range and latitude. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69: 451-467.

- McLachlan, A., E. Jaramillo, T. E. Donn y F. Wessels. 1993. Sandy beach macrofauna communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. *Journal of Coastal Research*, 15: 27-38.
- McLachlan, A., T. Wooldridge y A. H. Dye. 1981. The ecology of sandy beaches in southern Africa. *South African Journal of Zoology*, 16: 219-231.
- Meglitsch, P. A. y F. R. Schram (eds.). 1991. *Invertebrate Zoology*. Oxford University Press. 3rd. Ed.
- Mellink, E., E. Palacios y S. González. 1997. Non-breeding waterbirds of the delta of the río Colorado, México. *Journal of Field Ornithology*, 68(1): 113-123.
- Millán-Núñez, R., E. Santamaría-del-Angel, R. Cajal-Medrano y A. Barocio-León. 1999. El delta del río Colorado: un ecosistema con alta productividad primaria. *Ciencias Marinas*, 25 (4): 509-524.
- Miranda-Reyes, F., Reyes-Coca, S. y García-López, J. 1990. Climatología de la región noroeste de México. Parte I. Precipitación. Rep. Tec. EBA NO. 3, CICESE, Ensenada, Baja California, México. 160.
- Moore, J. 2001. *An Introduction to the Invertebrates*. Cambridge University Press. 355.
- Orozco-Borbón, M. V. 1995. Producción y biomasa del bacterioplancton en el delta del río Colorado y San Felipe, B. C., Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada. 69.
- Paine, R. T. 1994. Marine rocky shores and community ecology: an experimentalist's perspective. En O. Kinne (ed.). *Excellence in ecology*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, 152.
- Pearson, T. H. 2001. Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, 39: 233-267.
- Peterson, C. H. 1991. Intertidal zonation of Marine Invertebrates in Sand and Mud. *American Scientist*, 79: 236-249.

- Pinedo S., R. Sardá y D. Martin. 1997. Comparative study of the trophic structure of soft-bottom assemblages in the Bay of Blanes (Western Mediterranean Sea). *Bull of Marine Science*, 60(2): 529-542.
- Reineck, H. E. y I. B. Singh. 1975. *Depositional sedimentary environments*. Springer-Verlag. New York. 439.
- Reise, K., (ed.). 2001. *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*. Springer. Berlin. 384.
- Rendón-Márquez, G. 1995. Técnicas petrográficas para el estudio de rocas y sedimentos en el laboratorio de petrología del CICESE. Informe Técnico, Comunicaciones Académicas, Serie Geología. CICESE. Ensenada, B. C. 33.
- Ricciardi, A. y E. Bourget. 1999. Global patterns of macroinvertebrate biomass in marine intertidal communities. *Marine Ecology Progress Series*, 185: 21-35.
- Riisgard, H. U. y P. Kamermans. 2001. Switching between deposit and suspension feeding in coastal zoobenthos. En K. Reise (ed.). *Ecological comparisons of sedimentary shores*. Springer, Berlin. 73-101.
- Saavedra-Sotelo, N. C. 2002. Valoración de pozas de marea como microhábitat de la infauna béntica en el Alto Golfo de California, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos. 46.
- Salazar-Vallejo, S. I. 1981. La colección de poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. 156.
- Salazar-Vallejo, S. I., J. A. León-González y H. Salaices-Polanco. 1988. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur.

- Salvat, B. 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sediments meubles intertidaux et al repartition verticale de la faune endogee. Compte rendu hebdomadaire des Séances de l'Academie des Sciences Paris, 259: 1576-1579.
- Salvat, B. 1966. *Eurydice pulchra* (Leach 1815) et *Eurydice affinis* (Hansen 1905) (Isopodes: Cirolanidae): taxonomie, éthologie, répartition verticale et cycle reproducteur. Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux 193 (A): 1-77.
- Salvini-Plawen, L. 1988. The structure and function of Molluscan digestive system. En E. R. Trueman y M. R. Clarke (eds.). The Mollusca: Form and Function. Academic Press. 504.
- Sanders, H. L. 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. Limnology and Oceanography, 3: 245-258.
- Santamaría-del-Angel, E., R. Millán-Núñez y G. De la Peña-Nettel. 1996. Efecto de la turbidez en la productividad primaria en dos estaciones en el área del delta del río Colorado. Ciencias Marinas, 22 (4): 483-493.
- Schram, F. R. 1986. Crustácea. Oxford University Press. 606.
- Shelton, C. R. y P. B. Robertson. 1981. Community structure of intertidal macrofauna on two surf-exposed Texas sandy beaches. Bulletin of Marine Science, 31: 833-842.
- Short, A. D. y I. D. Wright. 1983. Physical variability of sandy beaches. En A. McLachlan y T. Erasmus (eds.). Sandy beaches as ecosystems. Dr W. Junk Publishers, The Hague, Boston, 133.
- Silber, G. K. 1990. Occurrence and distribution of the Vaquita *Phocoena sinus* in the Northern Gulf of California. Fishery Bulletin, 88 (2): 339-346.
- Snelgrove, P. V. R. y C. A. Butman. 1994. Animal-Sediment relationships revisited: cause versus effect. Oceanography and Marine Biology: an annual review, 32: 111-177.
- Straughan, D. 1982. Inventory of the natural resources of sandy beaches in Southern California. Allan Hancock Foundation. 447.

- Talley, T. S. y A. Levín. 2001. Modification of sediments and macrofauna by an invasive marsh plant. *Biological Invasions*, 3: 51-68.
- Thompson, R. W. 1968. Tidal flat sedimentation on the Colorado River delta, northwestern Gulf of California. *Bull. Geol. Soc. Am. Mem.* 107.
- Thrush, S. F., R. D. Pridmore, R. G. Bell, V. J. Cummings, P. K. Dayton, R. Ford, J. Grant, M. O. Green, J. E. Hewitt, A. H. Hines, T. M. Hume, S. M. Lawrie, P. Legendre, B. H. McArdle, D. Morrissey, D. C. Schneider, S. J. Turner, R. A. Walters, R. B. 1997. The sandflat habitat: scaling from experiments to conclusions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 216: 1-9.
- Uebelacker, J. M. 1984. Taxonomic guide to the Polychaetes of the Northern gulf of México. Minerals Namagemente Service Barry A. Vittor & Assoc. Inc. Mobile, Alabama.
- Underwood, A. J. 1981. Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 51: 57-85.
- Villarreal, G. y C. M. Carmona. 1999. Estructura de la comunidad bentónica (infaunal) en el delta del río Colorado, México. *Revista de Biología Tropical*, 47 (4): 809-812.
- Vohra, F. C. 1971. Zonation on a tropical sandy shore. *Journal of Animal Ecology*, 40: 679-708.
- Weiser, W. 1959. The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting beaches of Puget Sound. *Limnology and Oceanography* 4: 181-194.
- Wendt, G. E. y A. McLachlan. 1985. Zonation and biomass of the intertidal macrofauna along a South African sandy beach. *Cahiers de Biologie Marine*, 26: 1-14.
- Wenner, A. M. 1988. Crustaceans and other invertebrates as indicators of beach pollution. En D. F. Soule y G. S. Kleppel (eds.). *Marine organisms as indicators*. Springer-Verlag, New York, 200-229.

- Whitlatch y M. R. Wilkinson. 1997. The sandflat habitat: scaling from experiments to conclusions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 216: 1-9.
- Wilson, W. H. 1990. Competition and predation in marine soft-sediment communities. *Annual review of ecology and systematics*, 21: 221-241.
- Zamora-Casas, C. 1993. Comportamiento del seston en la desembocadura del río Colorado, Sonora-Baja California. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada. 73.
- Zar, H. J. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. 3th. Ed. New Jersey. 663.
- Zavala-González, A. y E. Mellink. 1997. Entanglement of California sea lions, *Zalophus californianus californianus* in fishing gear in the central-northern part of the Gulf of California, Mexico. *Fishery Bulletin*, 95(1): 180-184.

APÉNDICE A

Valores de **abundancia** (organismos m⁻²) por cada nivel del intermareal en junio y octubre de 2001 y febrero de 2002 en San Felipe, Baja California y en el Golfo de Santa Clara, Sonora.

Códigos de los encabezados en las columnas:

Primer dígito: J = junio, O = octubre, F = febrero

Segundo dígito: F = San Felipe, C = Santa Clara

Tercer dígito: 1 = transecto uno, 2 = transecto dos

Cuarto dígito: 1 = nivel superior del intermareal, 2 = nivel medio del intermareal, 3 = nivel inferior del intermareal.

APÉNDICE B

Valores de **biomasa** (gramos m⁻²) por cada nivel del intermareal en junio y octubre de 2001 y febrero de 2002 en San Felipe, Baja California y en el Golfo de Santa Clara, Sonora.

Códigos de los encabezados en las columnas:

Primer dígito: J = junio, O = octubre, F = febrero

Segundo dígito: F = San Felipe, C = Santa Clara

Tercer dígito: 1 = transecto uno, 2 = transecto dos

Cuarto dígito: 1 = nivel superior del intermareal, 2 = nivel medio del intermareal, 3 = nivel inferior del intermareal.

