INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

CICIMAR-IPN

EFECTO DEL AMBIENTE EN LA COMUNIDAD INTERMAREAL DE PLAYAS ARENOSAS PROTEGIDAS EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

Astrid Carolina Romero González

La Paz, B.C.S., Diciembre 2018

SIP-14

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **28** del mes de **Noviembre** del **2018** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de **CICIMAR** para examinar la tesis titulada:

"EFECTO DEL AMBIENTE EN LA COMUNIDAD INTERMAREAL DE PLAYAS ARENOSAS PROTEGIDAS EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO"

Presentada por el alumno:

ROMERO	**GONZÁLEZ**	**ASTRID CAROLINA**
Apellido paterno	materno	nombre(s)

Con registro:

A	1	7	0	8	9	6

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron ***APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS***, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis

DRA. GUADALUPE MINERVA TORRES ALFARO

DR. ENRIQUE HIPARCO NAVA SÁNCHEZ

M. en C. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ

DR. JUAN CARLOS ALCÉRRECA HUERTA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO

PODER EJECUTIVO FEDERAL ESTADOS UNIDOS MEXICANOS MÉXICO, D.F.

I.P.N. CICIMAR DIRECCIÓN

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 06 del mes de Diciembre del año 2018

El (la) que suscribe BM. ASTRID CAROLINA ROMERO GONZÁLEZ Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A170896 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DRA. GUADALUPE MINERVA TORRES ALFARO

y cede los derechos del trabajo titulado:

"EFECTO DEL AMBIENTE EN LA COMUNIDAD INTERMAREAL DE PLAYAS ARENOSAS PROTEGIDAS EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: bmastridromero@gmail.com - guadalupemta@gmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BM. ASTRID CAROLINA ROMERO GONZÁLEZ

Nombre y firma del alumno

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS iv
LISTA DE TABLAS vi
LISTA DE ECUACIONES viii
LISTA DE ANEXOS ix
DEDICATORIA x
AGRADECIMIENTOS xi
RESUMEN xii
ABSTRACT xiv
INTRODUCCIÓN 1
ANTECEDENTES 3
Efecto del ambiente en la comunidad macrobentónica intermareal 3
JUSTIFICACIÓN 6
HIPÓTESIS 8
OBJETIVO GENERAL 9
Objetivos específicos 9
MATERIALES Y MÉTODOS 10
Área de estudio: Bahía de La Paz 10
Diseño de muestreo 13
Datos físicos 14
Análisis granulométrico de la arena 14
Permeabilidad de la arena 15
Humedad relativa de la arena 15
Características físicas y morfodinámicas 16
Grado de exposición (GE) 17
Rango Relativo de Marea (RTR) 17
Índice de playa (BI) 18

Índice de Dean (Ω) 18
Pendiente de la playa 18
Datos químicos 19
Contenido de materia orgánica en la arena 19
Datos biológicos 20
Separación e identificación de invertebrados 20
Comunidad del macrobentos intermareal: atributos comunitarios 20
Análisis del efecto del ambiente sobre la macrofauna 22
RESULTADOS 25
Número de muestras extraídas 25
Características físicas, químicas y morfodinámicas de las playas 25
Estructura de la comunidad intermareal de playas arenosas 31
Características biológicas 31
Zonación de la macrofauna intermareal 36
Análisis de los atributos comunitarios por playa 36
Atributos comunitarios por época 37
Época cálida 37
Época fría 38
Comparación de los atributos entre playas y por época 39
Análisis de Clasificación 42
Efecto del ambiente en la comunidad 46
DISCUSIÓN 52
Ambiente intermareal de playas en Bahía de La Paz 52
Estructura del macrobentos intermareal 56
Relación ambiente biota 61
CONCLUSIONES 65
RECOMENDACIONES 66

BIBLIOGRAFÍA 68
ANEXOS 78

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio. Playas protegidas estudiadas dentro de la Bahía de La Paz (BLP): Balandra externa (BE), Eréndira (E), Mogote (M) y Datilito (D) en la época cálida (1) y la época fría (2). 11

Figura 2. Fotografías panorámicas de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México: a) Balandra externa, playa de bolsillo formada de carbonato de calcio con duna activa en su parte anterior. b) Eréndira, playa formada de arenas mixtas con manglar en su parte anterior. c) Mogote, playa de barrera amplia con arenas minerales. d) Datilito, playa amplia con sedimentos minerales y duna con escarpe. 13

Figura 3. Diseño de muestreo con núcleos a lo largo de líneas perpendiculares a la costa. Niveles de muestreo en la zona intermareal (Pleamar y Bajamar) la separación entre niveles fue de 2 m. Para el estudio de las playas protegidas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).....14

Figura 4. Diámetros característicos de la arena a) D_{10}, b) D_{50}, c) D_{84} de las playas Balandra externa (BE), Eréndira (E), Mogote (M) y Datilito (D), en las épocas cálida (1) y fría (2). Los colores representan a cada una de las playas en las respectivas épocas; intenso para la época cálida (1) y claro para la época fría (2). 27

Figura 5. Contenido de materia orgánica en las playas Balandra externa (BE), Eréndira (E), Mogote (M) y Datilito (D), en las épocas cálida (1) y fría (2), Bahía de La Paz, B.C.S., México. Los colores representan a cada una de las playas en las respectivas épocas; intenso para la época cálida (1) y claro para la época fría (2). 30

Figura 6. Unidades taxonómicas operativas (OTUs) más abundantes de la comunidad, representando >1% de la abundancia total de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, B.C.S., México durante la época cálida y época fría. 33

Figura 7. OTUs con mayor biomasa de la comunidad, representando >1% de la biomasa total de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, B.C.S., México durante la época cálida (1) y la época fría (2). 34

Figura 8. Distribución faunística de los OTUs más abundantes a lo largo del intermareal. Época cálida y Época fría. Zonas del intermareal respecto a la humedad relativa A: zona seca, B: medio-húmeda y C: húmeda. La escala de abundancia va de 0-4000 (ind/dm^3). 36

Figura 9. Atributos de la comunidad en las playas Balandra Externa (BE), Eréndira (E), Mogote (M) y Datilito (D), en las épocas cálida (1) y fría (2). a) Abundancia (ind/dm^3), b) Biomasa (gr/dm^3), c) Riqueza específica (S), d) Diversidad de Shannon-Wiener (H'), e) Dominancia (D), f) Equidad de Pielou (J). 41

Figura 10. Análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia de las especies, con distancia Bray-Curtis, de las playas estudiadas (B: Balandra externa, E: Eréndira, M: Mogote y D: Datilito) en Bahía de La Paz, B.C.S., México, durante la época cálida (1) y fría (2). La línea punteada índica el nivel de corte. 43

Figura 11. Análisis de agrupamiento de dos vías de la biomasa de las especies, con distancia Bray-Curtis, de las playas estudiadas (B: Balandra externa, E: Eréndira, M: Mogote y D: Datilito) en Bahía de La Paz, B.C.S., México, durante la época cálida (1) y fría (2). La línea punteada índica el nivel de corte. 45

Figura 12. Análisis de correspondencias canónicas (CCA). a) Playas y b) OTUs. Los vectores indican las variables ambientales. Los taxa representadas en el gráfico con los valores de abundancia b) son: OTU 1 (*E. braziliensis*), OTU 2 (*E. mayana*), OTU 3 (*Eurydice caudata*), OTU 13 (Talitridae 2), OTU 33 (*Excirolana* sp.1) y OTU 65 (*Spiophanes* sp.1)..... 48

Figura 13. Análisis de correspondencias canónicas (CCA). a) Playas y b) OTUs. Los vectores indican las variables ambientales. Los taxa representadas en el gráfico con sus valores de biomasa b) son: OTU 1 (*E. braziliensis*), OTU 2 (*E. mayana*), OTU 22 (Vespidae 2), OTU 32 (Nematoda 2), OTU 65 (*Spiophanes* sp.1) y OTU 79 (*Lepidopa damae*). 51

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Índices morfodinámicos utilizados para caracterizar las playas. 17

Tabla 2. Tabla de referencia del contenido de carbono orgánico de acuerdo con (NOM-021-RECNAT-2000).....20

Tabla 3. Número de muestras físicas y biológicas recolectadas por transecto en la época cálida y época fría en las cuatro playas protegidas de Bahía de La Paz, B.C.S., México. 25

Tabla 4. Muestras físicas y biológicas recolectadas y procesadas en la época cálida y fría en cuatro playas protegidas de Bahía de La Paz, B.C.S., México. 26

Tabla 5. Dimensiones y valor de los índices de clasificación morfodinámica para la época cálida (1) y fría (2) de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante mayo 2016 y febrero 2017.....28

Tabla 6. Atributos comunitarios de las cuatro playas arenosas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2). 37

Tabla 7. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) de la comparación de la abundancia y sitios de muestreo de la comunidad de bentos intermareal comparando los dos grupos obtenidos con el análisis de agrupamiento de dos vías. 44

Tabla 8. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) de la comparación de la biomasa y sitios de muestreo de la comunidad de bentos intermareal comparando los dos grupos obtenidos con el análisis de agrupamiento de dos vías. 46

Tabla 9. Matriz de correlación de las variables ambientales para la interpretación del CCA de abundancias de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2). 47

Tabla 10. Resumen estadístico de los porcentajes de varianza que representan los ejes ordenados del CCA de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2). 47

Tabla 11. Resultados de la regresión múltiple entre las variables físico-químicas Índice de Dean (DEAN), materia orgánica (MO), Grado de Exposición y Rango Relativo de Marea (RTR) de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2). 47

Tabla 12. Matriz de correlación de las variables ambientales para la interpretación del CCA de abundancias de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2). 49

Tabla 13. Resumen estadístico de los porcentajes de varianza que representan los ejes ordenados del CCA de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2). 50

Tabla 14. Resultados de la regresión múltiple las variables físico-químicas Índice de Dean (DEAN), materia orgánica (MO), Grado de Exposición y Rango Relativo de Marea (RTR) de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2). 50

LISTA DE ECUACIONES

Ecuación 1 Permeabilidad.....15
Ecuación 2 Humedad relativa.....15
Ecuación 3 Rango Relativo de Marea (RTR) 17
Ecuación 4 Índice de playa (BI).....18
Ecuación 5 Índice de Dean (Ω) 18
Ecuación 6 Pendiente 18
Ecuación 7 Tangente del ángulo.....19
Ecuación 8 Contenido de materia Orgánica 19
Ecuación 9 Densidad 21
Ecuación 10 Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H')....22
Ecuación 11 Equidad de Pielou (J')....22
Ecuación 12 Dominancia simple (D) 22

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista taxonómica de especies encontradas en las cuatro playas arenosas de Bahía de La Paz, B.C.S. 78

Anexo 2. Temperatura promedio anual en La Paz, B.C.S., México. 81

Anexo 3. Biomasa estandarizada (gr/dm^3 por 1000000) para cada playa y por época de los 79 taxa. 82

Anexo 4. Abundancia estandarizada (individuos/dm^3 por 100) para cada playa y por época de los 79 taxa. 84

Anexo 5. Porcentaje de la abundancia relativa por playa y época de los 79 taxa. 86

Anexo 6. Matriz de correlación Spearman: en función de variables ambientales. Valor de $p < (0.05)$. 88

Anexo 7. Matriz de correlación Spearman: en función de la abundancia de las especies. Valor de $p < (0.05)$. 88

Anexo 8. Determinación de las zonas A: Seca, B: medio-humeda, C: húmeda, con base en la humedad relativa en cada playa. 89

Anexo 9. Resultados de la prueba Kruskall-Wallis para comparar las diferencias de las variables ambientales por épocas. 90

Anexo 10. Resultados de la prueba Kruskall-Wallis para comparar las diferencias de los atributos comunitarios por playa y época. 91

DEDICATORIA

A mis pilares, por su amor, apoyo, trabajo y sacrificio durante todos estos años, mis padres: María Rosalva González Ochoa y Martin Romero González, gracias a ustedes he logrado cumplir mis metas. En la vida no existe mejor herencia que se pueda recibir que la educación, por ello y por darme la vida muchas gracias.

A toda mi familia por su apoyo moral.

A mis amigos por sus buenos deseos y siempre estar al pendiente de mis avances, pero sobre todo por demostrarme su apoyo incondicional durante este proceso.

A mis compañeras de esta aventura que llamamos maestría: Enriette Ledesma Altabás, Jessica Franeive Eraso Ordóñez y Zenia Pérez Falls.

A todos los que han adquirido el compromiso de hacer ciencia y a los que se encuentran en este bello proceso de aprendizaje de la naturaleza.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas; al Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología, al Instituto Politécnico Nacional, la Universidad Nacional Autónoma de México, al Instituto de Ingeniería, El Colegio de la Frontera Sur por otorgar la infraestructura y el apoyo económico para la realización de este trabajo.

De manera especial a mis profesores: Dra. Guadalupe Minerva Torres Alfaro, Dr. Jaime Gómez Gutiérrez, Dr. Enrique Hiparco Nava Sánchez, Dr. Juan Carlos Alcérreca Huerta y MC. Gustavo De la Cruz Agüero por su apoyo y confianza en este trabajo. Su paciencia, orientación y crítica para guiar mis ideas ha sido un aporte invaluable, no solo en el desarrollo de esta tesis, si no para mi formación como investigador.

Al equipo de colecta: Juan Ramón López Olmos, Jonathan de la Cruz, Guadalupe Monserrath Ruíz González, Alejandra Chávez Hidalgo, José Leonardo Martínez Quiróz y Ángel Antonio Sánchez Cota.

Al profesor Rodolfo Silva Casarín quien me permitió el uso de las instalaciones de su laboratorio en el Instituto de Ingeniería en la UNAM.

A los alumnos de servicio social que ayudaron en la separación de muestras: Angelica, Sofia, Paola, Zulema, Daniel, José Juan y Mario.

A mis compañeros de Ecología de Playas Arenosas.

RESUMEN

Se analizó el efecto del ambiente en la comunidad intermareal de invertebrados bentónicos en época cálida (mayo 2016) y época fría (febrero 2017) en cuatro playas protegidas en la Bahía de La Paz: Balandra, Eréndira, Mogote y Datilito. Se espera que las playas con mayor protección, arenas finas, alto contenido de materia orgánica y con morfodinámica de tipo disipativa, sean las playas con la comunidad bentónica intermareal más rica, abundante, de mayor biomasa, diversa, equitativa y con menor dominancia. El ambiente fue caracterizado con índices morfodinámicos (grado de exposición (GE), índice de Dean (Ω), índice de playa (BI), rango relativo de marea (RTR)) y químicos (contenido de materia orgánica). La estructura comunitaria se definió con abundancia, biomasa e índices de riqueza específica, dominancia simple, diversidad de Shannon-Wiener y equidad de Pielou. Las cuatro playas mostraron una morfodinámica protegida en un ambiente micromareal. En la época cálida, se presentaron estados morfodinámicos intermedios (Eréndira) y disipativos (Balandra, Datilito y Mogote). En la época fría se presentaron estados reflectivos (Eréndira), intermedios (Balandra) y disipativos (Datilito y Mogote). De 79 unidades taxonómicas operativas (OTUs) solo – el isópodo *Excirolana braziliensis* y un anfípodo Talitridae – estuvieron presentes en todas las playas y épocas. En la época cálida 15 OTUs fueron exclusivos y 39 en época fría. La densidad aumentó en época fría (39486 ind/dm^3) respecto de la cálida (12588 ind/dm^3). Eréndira, presentó la mayor riqueza y diversidad en un ambiente dominado por la marea. Balandra, presentó la mayor abundancia y biomasa en un ambiente modificado por la marea. RTR y Ω, fueron las variables físicas que condicionaron la estructura de la comunidad. La comunidad bentónica de las playas protegidas en esta bahía es rica y diversa, aunque poco abundante. La variación ambiental determina la diferenciación de la

estructura comunitaria, aunque no se encontró evidencia suficiente para afirmar que la relación entre el ambiente y la comunidad es directa.

Palabras Clave: biotopo, biocenosis, invertebrados, procesos costeros, sinecología.

ABSTRACT

The effect of the environment in the intertidal community of benthic invertebrates in hot season (May 2016) and cold season (February 2017) was analyzed in four protected beaches in La Paz bay: Balandra, Eréndira, Mogote and Datilito. It is expected that beaches with greater protection, fine sands, and high content of organic matter and dissipative morphodynamics, will be the beaches with the richest, abundant, higher biomass, diverse, equitable and less dominance intertidal benthic community. The environment was characterized with morphodynamical indices (degree of exposure, Dean index (Ω), beach index, relative tidal range (RTR)) and chemicals (content of organic matter). The community structure was defined with abundance, biomass and indices of specific wealth, simple dominance, Shannon-Wiener diversity and Pielou equity. The four beaches showed a protected morphodynamics in a micromareal environment. In the warm season, intermediate morphodynamic states (Eréndira) and dissipative states (Balandra, Datilito and Mogote) were presented. In the cold season there were reflective states (Eréndira), intermediate (Balandra) and dissipative (Datilito and Mogote). Of 79 operational taxonomic units (OTUs) alone - the Isorode *Excirolana braziliensis* and an amphipod Talitridae - were present on all beaches and epochs. 15 OTUs were exclusive during the warm season and 39 during the cold season. The density increased in cold season (39486 ind / dm^3) with respect to the warm one (12588 ind / dm^3). Eréndira, presented the greatest wealth and diversity in an environment dominated by the tide. Balandra presented the highest abundance and biomass in a tidal-modified environment. RTR and Ω, were the ones who conditioned the structure of the community. The benthic community of the protected beaches in this bay is rich and diverse, although not abundant. The environmental variation determines the differentiation of the community structure, although

no sufficient evidence was found to affirm that the relationship between the environment and the community is direct.
Keywords: biotope, biocenosis, invertebrates, coastal processes, synecology.

INTRODUCCIÓN

Las playas arenosas son ambientes costeros dinámicos con sedimentos no consolidados (Short, 1996). En el área de la playa entre los límites de pleamar y bajamar, conocida como intermareal (Brown & McLaclhlan, 1990; McLachlan & Brown, 2006), viven organismos del bentos enterrados en habitáculos. Los grupos zoológicos bentónicos más frecuentes a los que pertenecen estos organismos son: crustáceos, moluscos, poliquetos, equinodermos, cnidarios, sipuncúlidos, nemátodos, insectos y peces (Peterson, 1998; McLachlan & Brown, 2006; Defeo & McLachlan, 2013). La mayoría de estos organismos intermareales son activos y se mueven en función de la amplitud de la marea (McLachlan & Brown, 2006). Por ello, la clasificación de las playas con relación a esta amplitud resulta importante. Así, cuando la amplitud de marea es menor a 2 m, las playas se conocen como micromareales, para amplitudes entre 2 y 4 metros son playas mesomareales y más allá de los 4 m son playas macromareales. Cuando la marea desciende el período de exposición representa un estrés fisiológico por la desecación, shock térmico y cese de la alimentación (Peterson, 1998), particularmente para las especies con estrategia de alimentación filtradora y los detritívoros (McLachlan & Brown, 2006).

Muchas adaptaciones de los organismos bentónicos de playas arenosas se deben a la inestabilidad del sustrato, el dinamismo y el grado de exposición de estas (Short, 1999; McLachlan & Brown, 2006). La inestabilidad del sustrato va de la mano con el dinamismo producido por la acción de las olas, corrientes, viento y mareas, las cuales mueven las partículas de arena a lo largo y ancho de la playa (Short, 1999). El dinamismo de las playas se puede caracterizar en tres estados morfodinámicos: i) reflectivo, caracterizado por arenas gruesas, pendientes escarpadas, zonas de lavado con amplitud corta y alta frecuencia; ii) intermedio, con tamaños de arena diversos y pendientes variables en función del oleaje y iii) disipativo, con

arenas finas, pendientes suaves, zonas de lavado largos y lentos (Short, 1999; McLachlan & Brown, 2006). Asimismo, el grado de exposición a las condiciones oceánicas y costeras se divide en: playas expuestas de alta energía y playas protegidas de baja energía (Short, 1999). El término “alta energía” se refiere a playas donde el oleaje condiciona la geomorfología costera e incrementa la concentración de oxígeno en el agua intersticial entre la arena (Short, 1999; McLachlan & Brown, 2006). Esto último debido a que en la arena gruesa el flujo de agua es mayor en la playa y la saturación de oxígeno está más allá de 1 m por debajo de la superficie (McLachlan & Brown, 2006). Los organismos, al quedar expuestos a la acción del oleaje, necesitan ser rápidos y protegerse para no ser arrastrados por las olas entrantes a la zona de lavado; continuamente construyen y modifican sus habitáculos cuando se encuentran cubiertos por agua debido a que la arena frecuentemente está en suspensión (Peterson, 1998). Por otro lado, las playas protegidas de “baja energía” se ubican dentro de bahías, lagunas y estuarios (Eliot et al., 2006), donde prevalecen condiciones de calma, alturas mínimas de oleaje (Jackson et al., 2002) y concentración de oxígeno disponible dependiente del tamaño y forma de la arena (Short, 1999). Esta condición de calma propicia el establecimiento de organismos cavadores, la presencia de habitáculos y en su caso, organismos con adaptaciones respiratorias (McLachlan & Defeo, 2013). La combinación de un alto grado de movilidad y respuestas complejas a las señales ambientales ha llevado a que el macrobentos intermareal de playas arenosas desarrolle ritmos de migración que maximizan el acceso a los recursos alimenticios y atenúan la depredación (McLachlan & Defeo, 2013). De esta forma, a su vez, los organismos intermareales incrementan la regeneración de nutrientes al constituir una fuente de alimento para numerosas especies marinas y terrestres (Holmes & McIntyre, 1984).

El conocimiento de la diversidad biológica en playas arenosas, los patrones y procesos físicos presentes, las escalas espacio-temporales y la relación

fauna/ambiente de estos ecosistemas es aún incompleto en México (Angeloni del Castillo, 2003; Chávez-Hidalgo, 2006; Torres-Alfaro, 2010 y Ramírez-Torres, 2012). Por lo que, la exploración de patrones que determinan la distribución y abundancia a través del conocimiento del medio físico-químico y los atributos que definen la comunidad, necesitan ser determinados con el fin de contribuir al conocimiento de los fundamentos ecológicos de estas playas arenosas protegidas. Para ello en esta investigación se estudia la relación del ambiente y la comunidad de macrobentos intermareal en cuatro playas arenosas protegidas en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.

ANTECEDENTES

Efecto del ambiente en la comunidad macrobentónica intermareal

Estudiar los patrones naturales del efecto del ambiente en la comunidad bentónica, es la base para entender los mecanismos que determinan la distribución y abundancia de las especies (Tarazona et al., 1984; Legendre & Legendre, 2003). Estos mecanismos se investigan cada vez con mayor frecuencia en las playas arenosas desde la década de los años 80 (Defeo & McLachlan, 2005).

La investigación científica de playas arenosas realizada hasta el momento, a nivel mundial, ha llevado a los investigadores a formular hipótesis sobre el comportamiento y la respuesta de la macrofauna frente a las características físicas del medio. Primero se planteó la Hipótesis Autoecológica, refiriendo que la estructura comunitaria responde a las características físicas del medio, es decir, el ambiente físico determina la presencia de las especies. Al presentar cada playa un ambiente propio, las hace únicas, con una comunidad específica (McLachlan, 1990). Más adelante se planteó la Hipótesis de Exclusión del barrido o Swash, proponiéndose que la severidad del clima del barrido puede explicar la exclusión de las especies de playas

reflectivas. La disminución de especies hacia el extremo reflectivo es causada por el incremento de la severidad ambiental debido a la alta frecuencia de barrido y a la velocidad que incrementa la dinámica de acreción-erosión (Brazeiro, 2001). Esta hipótesis de exclusión se ve restringida a la zona intermareal y además dicha disminución en la riqueza de especies se asocia a otros factores físicos como el diámetro de la arena y biológicos como las historias de vida de cada especie (McLachlan, 1990; Defeo et al., 1992; Jaramillo et al., 2000; McLachlan & Dorvlo, 2005; Lercari et al., 2002; Rodil et al., 2006 y Defeo & McLachlan, 2013). Debido a que la ecología de las playas está ligada a las condiciones físicas, incluyendo el tamaño del grano, los gradientes de la zona de surf, el ancho y la energía de las olas, también están estrechamente relacionadas con el tipo de playa (Short, 1999).

En las investigaciones ecológicas de playas, se han priorizado los ambientes expuestos al océano (Short, 1996; McLachlan & Brown, 2006; McLachlan & Defeo, 2013). De estas investigaciones, en playas expuestas, se sabe que en general, las comunidades de playas arenosas aumentan su riqueza, densidad, abundancia y biomasa de playas reflectivas (arena gruesa y pendiente pronunciada) a playas disipativas (arena fina y pendiente suave) (McLachlan, 1990; Defeo et al., 1992; McLachlan et al., 1993; Defeo & McLachlan, 2005; Defeo & McLachlan, 2013).

También se ha descrito que a medida que la playa está más expuesta al oleaje, las características comunitarias (riqueza, abundancia y diversidad) del macrobentos disminuyen (McLachlan, 1980). Los crustáceos, son el grupo zoológico dominante en arenas gruesas y los moluscos en arenas finas (McLachlan & Brown, 2006). Estos ambientes expuestos también son habitados por organismos de gran tamaño corporal (mayor biomasa) (Borzone et al., 1996).

En playas arenosas protegidas se ha observado mayor riqueza y diversidad de organismos que en playas abiertas al océano (Deidun & Schembri, 2008 y

Torres et al., 2010). Esto se ha atribuido al mayor contenido de materia orgánica y la alta permeabilidad en la arena que favorecen el establecimiento de comunidades en la playa (Defeo et al., 2009 y Torres et al., 2010). Existe mayor equidad y diversidad en playas protegidas en bahías, contrario a lo que se observa en las playas expuestas al mar abierto (Cardoso et al., 2012). En playas protegidas del oleaje, el ambiente intermareal es favorable para los organismos que construyen habitáculos semipermanentes propiciando un incremento de la biodiversidad (McLachlan et al., 1996). En las playas protegidas, el tipo y tamaño de arena, la permeabilidad, el tamaño de la playa, la pendiente, mareas y época climática, influyen de manera directa en las características comunitarias (riqueza, abundancia y diversidad) de los organismos del bentos (Angeloni del Catillo, 2003; Deidun & Schembri, 2008; Cardoso et al., 2012). La riqueza, abundancia y dominancia aumentan conforme la playa se ubica hacia el interior de una bahía, es decir, mientras exista mayor protección del oleaje (Cardoso et al., 2012). Respecto a la marea, se ha observado un incremento de los atributos de la comunidad intermareal desde playas mesomareales a macromareales (McLachlan & Brown, 2006).

En el Golfo de California y Bahía de La Paz, los estudios realizados hasta la fecha en fondos arenosos y playas se han enfocado al análisis de la composición taxonómica o bien están dedicados a ciertos grupos de invertebrados bentónicos. Así, tenemos los trabajos de Brusca (1980); Salazar-Vallejo et al. (1998); Bastida-Zavala (1991); Chávez-Hidalgo (2006) y Torres-Alfaro (2010), quienes reportan los grupos taxonómicos generales de invertebrados en el Golfo de California, la identidad de los poliquetos de México y Bahía de La Paz o la relación del ambiente con la taxocenosis de poliquetos y peracáridos en la Bahía de La Paz. Para la descripción de la comunidad bentónica completa en el intermareal de playas arenosas en Bahía de La Paz, existen los trabajos de Angeloni del Castillo (2001); Ramírez-Torres (2012) y Romero-González (2012). Angeloni del Castillo

estudia el impacto del uso recreativo sobre la comunidad macrobentónica en tres playas de la Isla Espíritu Santo (Mezteño, Candelero y San Gabriel) y tres playas continentales: El Tecolote, San Lorenzo y El Caimancito. Ramírez-Torres estudió la relación del ambiente con la macrofauna de la playa El Conchalito y Romero-González estudió esta relación ambiente-macrofauna en las playas de Balandra y Conchalito.

Los resultados de dichos estudios señalan que los poliquetos y moluscos son los organismos más abundantes y frecuentes de las playas de Bahía de La Paz. De acuerdo con la distribución de la macrofauna bentónica en el intermareal: la parte húmeda, respecto de la parte seca, presenta una estructura de la comunidad macrobentónica más diversa y con menor dominancia, que se modifica por la presencia de sedimentos finos, mayor contenido de materia orgánica y mayor humedad del sedimento (Angeloni del Castillo, 2003; Chávez-Hidalgo, 2006; Torres-Alfaro, 2010; Ramírez-Torres, 2012). Además, se menciona que durante la época fría la abundancia y riqueza del macrobentos aumentan, debido a un mayor contenido de materia orgánica (Angeloni del Castillo, 2003; Chávez-Hidalgo; 2006; Torres et al., 2010; Ramírez-Torres, 2012). Estacionalmente se ha observado mayor frecuencia de crustáceso anfípodos en la época fría y esta frecuencia cambió hacia crustáceo isópodos en la época cálida (Angeloni del Castillo, 2003). Finalmente se observó que las playas con pendientes escarpadas y arenas gruesas (estado reflectivo), presentan la mayor abundancia y riqueza de organismos (Romero-González, 2012).

JUSTIFICACIÓN

Teniendo en cuenta que en las playas las características físico-químicas y biológicas no son estáticas y varían en tiempo y espacio, es necesario comprender la función de cada característica para pronosticar si la

modificación de alguna de ellas ocasionará algún cambio importante en el sistema de playas arenosas (Short, 1996).

La variabilidad temporal y/o espacial de la comunidad bentónica que habita las playas arenosas, ha sido relacionada con los factores físicos tales como: tamaño medio de grano del sedimento, contenido de agua intersticial, contenido de materia orgánica, efecto de la protección a la energía del oleaje, morfodinámica y mareas (Jaramillo, 1987; Cardoso et al., 2012; Defeo & McLachlan, 2013).

De acuerdo con Holmes & McIntyre (1984) y McLachlan & Brown (2006), la macrofauna bentónica es un componente importante en la cadena trófica marina pues los organismos intermareales regeneran los nutrientes a la columna de agua. Esto es así, ya que la infauna constituye una fuente importante de alimento para los peces que se alimentan en el fondo. Los gasterópodos, peces y equinodermos se alimentan en la playa durante la pleamar (Peterson, 1998). En cambio, aves marinas y animales terrestres como cangrejos, zorros y coyotes se alimentan durante la bajamar (McLachlan & Brown, 2006). Por lo tanto, el entendimiento de factores que regulen la presencia de los invertebrados bentónicos es importante para la comprensión del funcionamiento de estos ecosistemas marinos. La comunidad de invertebrados bentónicos en la Bahía de La Paz es rica debido a: la ocurrencia incidental de varias especies, la existencia de diversos hábitat y estar ubicada cerca de una zona de transición zoogeográfica (se reúnen las provincias biogeográficas: Californiana, Sub-tropical de Cortez y Panámica) (Solís-Marín et al., 1997; Briggs & Bowen, 2012). La riqueza específica se modifica con el dinamismo de las playas, sin embargo, son escasos los estudios que documenten las características ecológicas del efecto del ambiente en la biota (Angeloni del Castillo, 2001; Lercari et al., 2002). Defeo & McLachlan (2013) advierten que urge información de este tipo de playas, al existir pocos reportes científicos de estas latitudes que permitan establecer las bases teóricas a nivel mundial. Además, se menciona

que los efectos de la morfodinámica y los factores físicos en la macrofauna de playas arenosas protegidas no se han evaluado adecuadamente en estudios de ecología de playas arenosas protegidas (Haynes y Quinn, 1995; Amaral et al., 2003; Arruda & Amaral, 2003).

Por tanto, la información generada en esta investigación contribuirá al conocimiento de los fundamentos teóricos de estas playas arenosas protegidas y se suma a la línea base ecológica establecida con las investigaciones previas en Bahía de La Paz. Así, a partir del análisis del efecto de cinco factores ambientales (grado de exposición, índice de Dean, índice de playa, rango relativo de marea (RTR)) y químicos (contenido de materia orgánica) en las características comunitarias (riqueza, abundancia, biomasa, diversidad, equidad y dominancia) de la fauna bentónica intermareal, se estudiaron cuatro playas físicamente distintas durante la época cálida (mayo 2016) y fría (febrero 2017). Se espera que las playas con mayor protección, arenas finas, alto contenido de materia orgánica y con morfodinámica de tipo disipativa, sean las playas con la comunidad bentónica intermareal más rica, abundante, de mayor biomasa, diversa, equitativa y con menor dominancia.

HIPÓTESIS

Existen diferencias espaciales y temporales en los atributos de la comunidad macrobentónica en el intermareal de las playas, en función de la variación en las características ambientales. Se espera que las playas con mayor protección, arenas finas, alto contenido de materia orgánica y morfodinámica de tipo disipativa sean las playas con la comunidad bentónica intermareal más rica, abundante, de mayor biomasa, diversa, equitativa y con menor dominancia.

OBJETIVO GENERAL

Conocer la influencia del ambiente sobre los atributos comunitarios (riqueza, abundancia, biomasa, diversidad, equidad y dominancia) del macrobentos intermareal en cuatro playas arenosas de la Bahía de La Paz, B.C.S., México.

Objetivos específicos

1. Definir el ambiente de cada una de las cuatro playas arenosas en función del grado de exposición, contenido de materia orgánica, rango relativo de marea (RTR), índice de playa (BI) e índice de Dean (Ω).
2. Estimar la riqueza, abundancia, biomasa, diversidad, equidad y dominancia de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos encontrados en la zona intermareal de las playas.
3. Explicar el efecto de las variables ambientales en la riqueza, abundancia, biomasa, diversidad, equidad y dominancia de la comunidad del macrobentos intermareal en cada una de las cuatro playas estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Bahía de La Paz

La costa Bahía de La Paz tiene un perímetro de aproximadamente 200 km, protegidos del oleaje directo por la presencia de las islas Espíritu Santo en el sureste e Isla San Francisquito al norte (Obeso-Nieblas, 2003).

La altura máxima de oleaje alcanza 80 cm durante la época fría, mientras que en la época cálida el oleaje no alcanza alturas significativas (Troyo, 2003).

El régimen de mareas en la Bahía de La Paz es de mareas mixtas, predominantemente semidiurnas (Obeso Nieblas, 2003). El reflujo de la marea es más intenso que el flujo, lo que provoca corrientes de marea intensas que permiten mantener sin azolve el canal en la boca de la Laguna de La Paz y la costa oriental de la bahía (Jiménez-Illescas, 1996).

Nava-Sanchez et al. (1994), han descrito dos corrientes costeras principales. Una proveniente del márgen occidental de la bahía, de norte a sur, desde Punta Cabeza de Mechudo hasta la barrera arenosa "El Mogote" y otra en el márgen suroriente de la bahía, desde Punta Coyote a la boca de la Laguna de La Paz. Ambas transportan sedimento a lo largo de la costa e influyen en la dinámica evolutiva de La Laguna de La Paz.

La geomorfología de la Bahía de La Paz incluye 80% de la línea de costa con depósitos de playa, interrumpidos por 20% de acantilados (Wright et al., 1973). Del lado este de la bahía, la arena de las playas tiene origen biogénico y arenas mixtas principalmente. En cambio, de lado oeste la arena de las playas se compone de sedimento de origen terrígeno principalmente de cuarzos y minerales (Velasco-García, 2009).

Con base en las condiciones físicas anteriormente mencionadas, fueron elegidas cuatro playas protegidas: Balandra externa, Eréndira, Mogote y Datilito. Estas playas representan los dos tipos de playa conocidos en esta bahía: (1) playas rectas, amplias de arenas minerales y (2) playas estrechas

de bolsillo con mezcla de arena mineral y biogénica (Velasco-García, 2009) (Figuras 1 y 2).

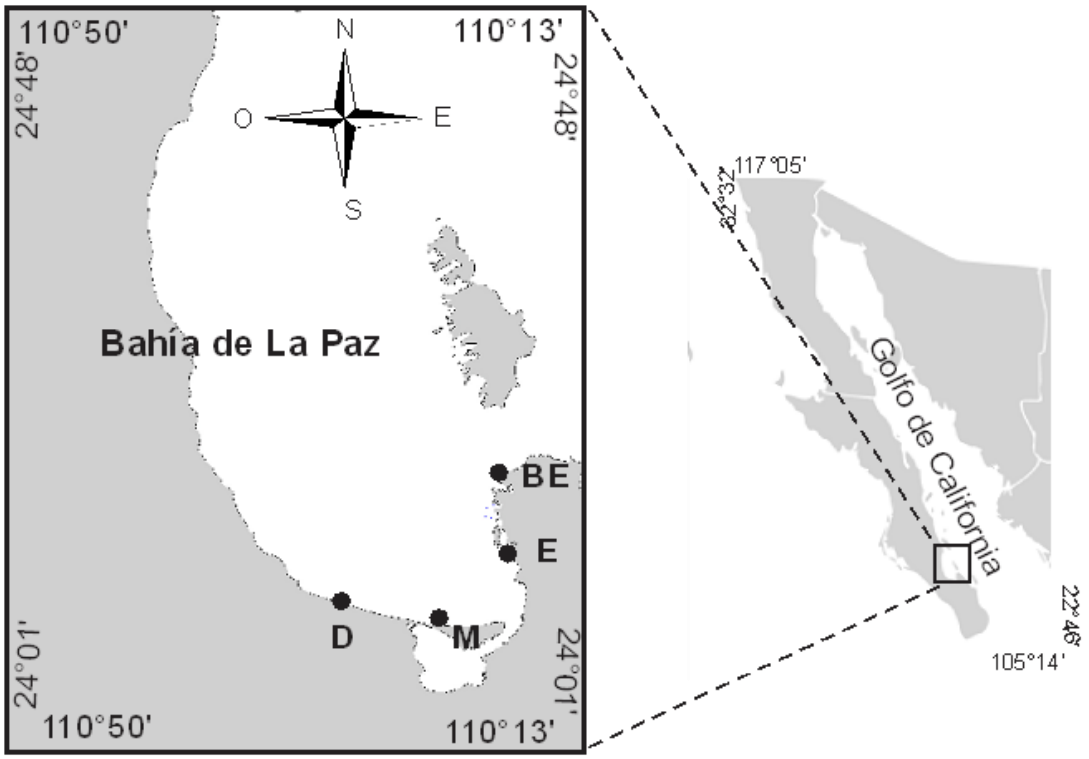


Figura 1. Área de estudio. Playas protegidas estudiadas dentro de la Bahía de La Paz (BLP): Balandra externa (BE), Eréndira (E), Mogote (M) y Datilito (D) en la época cálida (1) y la época fría (2).

a) Balandra externa (24°19’42.6’’N y 110°19’53.8’’W), es una playa de bolsillo, delimitada por dos salientes rocosas, formada por sedimentos carbonatados, protegida del oleaje directo dentro del interior de caletas rocosas con dunas bien desarrolladas y abundante vegetación costera (Velasco-García, 2009) (Figura 2-a).

b) Eréndira (24°14’15.1’’N y 110°18’31.1’’W), es una playa amplia, con sedimentos mixtos, presenta arenas y gravas además de restos de conchas. Está delimitada por dos salientes rocosas; tiene un manglar en su parte anterior que forma un canal de marea (López-López, 2013). Además, presenta dos zonas de descargas de agua, una de la

granja camaronera y la otra del manglar de Enfermería que es regulada por la marea (Figura 2-b).

c) Mogote (24°10’39.3”N y 110°25’26.5’’W), es una playa de barrera localizada al suroeste de la Bahía de La Paz, delimitada por un lado por el Estero Zacatecas y la punta que da directo al canal de entrada a la laguna de La Paz. Tiene arenas bien seleccionadas de origen mineral formada por transporte litoral del sedimento a lo largo de la costa; es una playa amplia, asociada a dunas estabilizadas (Velasco-García, 2009) (Figura 2-c).

d) Datilito (24°11’38.1’’N y 110°30’01.1’’W), es una playa estrecha dentro de un aluvión fluvial, delimitada por el arroyo El Quelele y por el Estero Zacatecas (Velasco-García, 2009). Se localiza al oeste de la Bahía de La Paz, presenta sedimentos obscuros, bien seleccionados y dunas con escarpe; el principal aporte sedimentario es eólico y por arroyos intermitentes (Figura 2-d).

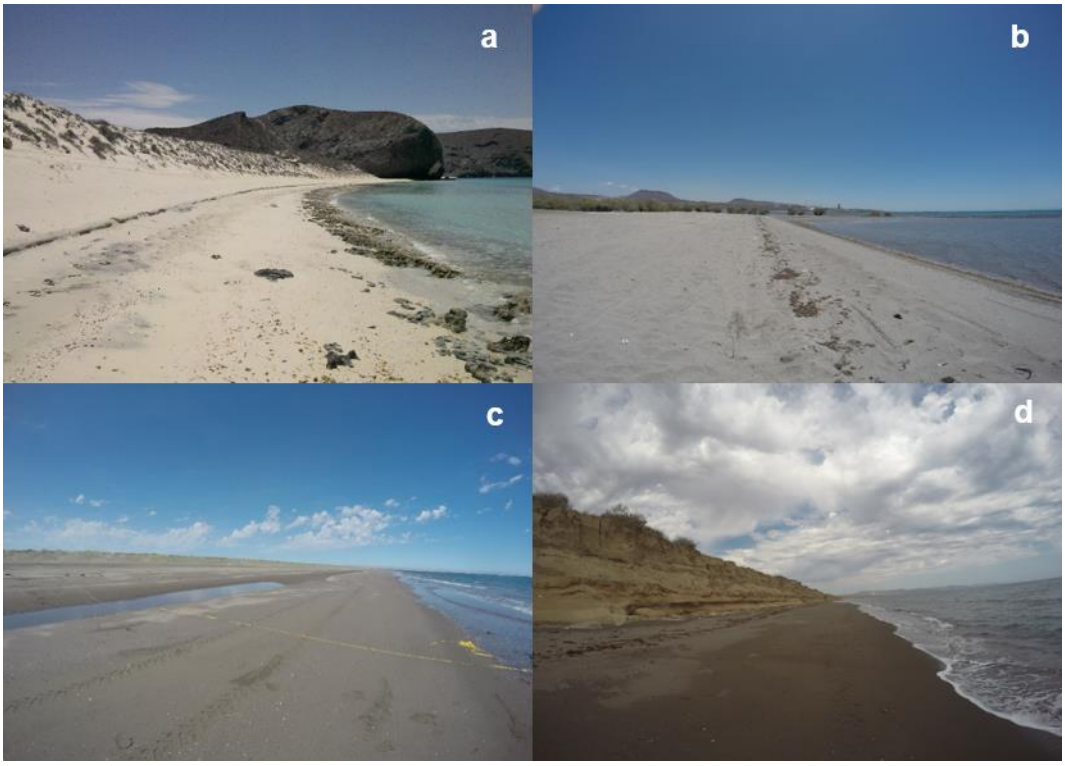


Figura 2. Fotografías panorámicas de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México: a) Balandra externa, playa de bolsillo formada de carbonato de calcio con duna activa en su parte anterior. b) Eréndira, playa formada de arenas mixtas con manglar en su parte anterior. c) Mogote, playa de barrera amplia con arenas minerales. d) Datilito, playa amplia con sedimentos minerales y duna con escarpe.

Diseño de muestreo

Para conocer la influencia del ambiente en la comunidad de macrofauna bentónica intermareal de cada playa y época, se utilizó como criterio operacional la temperatura climática media anual en la Bahía de La Paz. Por ello, previamente se exploró dicha temperatura en timeanddate.com (1995-2018). Esta exploración nos mostró que mayo es el mes donde se registra la temperatura por encima de la media anual y febrero registra una temperatura por debajo de esta media (Anexo 2). Así, para comparar dos épocas constrastantes, se consideró época cálida (1) al mes de mayo de 2016 y época fría (2) al mes de febrero de 2017. En estos meses se extrajeron núcleos de arena en cada playa y época con un tubo de PVC de 15 cm de

diámetro (para conocer los phyla macrobentónicos) y de metal de 7 cm de diámetro (para conocer las características de la arena) dispuestos en una línea perpendicular a la costa en la zona intermareal (Eleftheriou, 2013). Los muestreos se realizaron durante bajamar, en niveles equidistantes de 2 m a lo largo de la línea de muestreo (Figura 3). En cada playa se realizaron cinco repeticiones a lo largo de la playa y separadas entre sí una distancia equidistante acorde al tamaño de la playa (Figura 3).

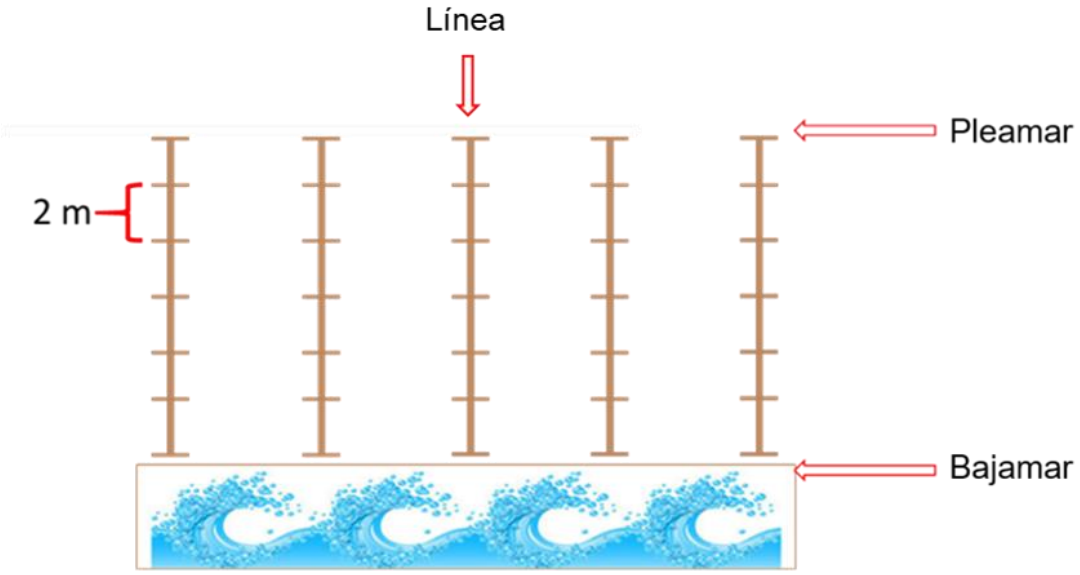


Figura 3. Diseño de muestreo con núcleos a lo largo de líneas perpendiculares a la costa. Niveles de muestreo en la zona intermareal (Pleamar y Bajamar) la separación entre niveles fue de 2 m. Para el estudio de las playas protegidas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

Datos físicos

Análisis granulométrico de la arena

Las muestras de arena extraídas con el núcleo de 7 cm se secaron en una estufa a 100 °C durante 24 h. Una vez seca la arena, se analizaron 100 g a través de imágenes en el aparato CAMSIZER (instrumento que realiza el análisis dinámico de imágenes de la arena midiendo simultáneamente la distribución granulométrica, la forma de las partículas y otros parámetros en polvos y granulados). Este análisis granulométrico se aplicó a todos los

núcleos extraídos (unidades muestrales) en las 5 líneas realizadas en cada playa y época.

Permeabilidad de la arena

La permeabilidad de la arena fue evaluada como el tiempo de filtrado a través del núcleo (Ecuación 1) (Holmes & McIntyre, 1984). El coeficiente de permeabilidad (P) se estimó mediante la fórmula:

$$P = \frac{Q * L}{h * A * t} \qquad \text{Ecuación 1}$$

Donde:

Q = volumen de agua (250 ml) que atraviesa el núcleo de muestra conocido

L = longitud del núcleo (cm)

h = altura de recorrido del agua (cm)

A = área de la sección transversal del núcleo (cm)

t = tiempo de filtrado (s)

Humedad relativa de la arena

Se determinó en laboratorio el porcentaje de humedad de las muestras del sedimento por diferencia de peso húmedo y seco (Ecuación 2). El peso seco fue medido después de que cada muestra fue deshidratada en una estufa a 100 °C por 24 h (Holmes & McIntyre, 1984).

$$^{0}/_{0}\ \text{de humedad} = \frac{P_1 - P_2}{P_1} \qquad \text{Ecuación 2}$$

Donde:

P1: Peso en húmedo

P2: Peso en seco

Características físicas y morfodinámicas

Para conocer las dimensiones físicas, el oleaje incidente *in situ* y permitir la clasificación de los diferentes estados morfodinámicos observados en cada playa se midieron: 1) ancho de la zona intermareal (distancia (m) desde la pleamar hasta la bajamar); 2) largo de la playa (medida con el programa en línea de Google Earth); 3) período de la ola (con el registro del tiempo entre una cresta y otra, con tres repeticiones para promediar y obtener un valor único por playa); 4) altura de la ola (medida con un estadal graduado en cm, diferencia entre la cresta y el valle de la ola); 5) amplitud de marea (obtenida del programa de las predicciones de altura de la marea del CICESE). Estas mediciones han sido sugeridas por Short (1999). Los índices utilizados se citan en la Tabla 1.

Tabla 1. Índices morfodinámicos utilizados para caracterizar las playas.

Índice	Descripción
Grado de exposición (GE) Con base al puntaje otorgado a cada una de estas propiedades se obtiene una calificación total que define el tipo de playa evaluada (McLachlan, 1980).	Puntaje: 1-5 Playas muy protegidas, prácticamente sin acción de oleaje, capa oxido-reducción poco profunda y abundantes habitáculos de la macrofauna. 6-10 Playas protegidas, pequeña acción del oleaje, capa oxido-reducción presente, con presencia de algunos habitáculos. 11-15 Playas expuestas, acción del oleaje moderada a fuerte, capa de oxido-reducción profunda si es que está presente y usualmente sin habitáculos de macrofauna. 16-20 Playas muy expuestas, con fuerte acción del oleaje, sin capa oxido-reducción muy profunda, macrofauna muy móvil sin habitáculos visibles. Variables: ▪ Amplitud promedio de la marea. ▪ Tamaño promedio de la partícula del sedimento (D_{50}). ▪ Pendiente expresada como el ángulo de inclinación. ▪ Presencia o ausencia de habitáculos del macrobentos. ▪ Porcentaje de arenas finas. ▪ Ancho de la zona de surf.
Rango Relativo de Marea (RTR) Considera los efectos de las mareas sobre la morfodinámica de la	Expresión: $RTR = \frac{TR}{H_b}$ Ecuación 3 Variables: ▪ Amplitud promedio de la marea viva (TR). ▪ Altura de la ola en la zona de rompiente (Hb).

Índice	Descripción
playa (Masselink & Short, 1993).	Valores de referencia: < 3: playas dominadas por el oleaje 3 - 12: playas modificadas por la marea > 12: playas dominadas por las mareas
Índice de playa (BI) Se basa en la medida de área y tamaño de la partícula. Permite la comparación de los diferentes rangos de marea (McLachlan & Dorvlo, 2005).	Expresión: $BI = \frac{S * TR}{P}$ Ecuación 4 Variables: ▪ Pendiente expresada como el ángulo de inclinación (P). ▪ Amplitud promedio de la marea viva (TR). ▪ Tamaño promedio de la partícula (D_{50}) del sedimento (S). Valores de referencia: < 1.5: playas micromareales 1.5-4: playas mesomareales > 4: playas macromareales
Índice de Dean (Ω) Considera la energía de la ola para mover el sedimento (Short, 1999).	Expresión: $\Omega = \frac{H_b}{w_s * T}$ Ecuación 5 Variables: ▪ Altura de la ola en la zona de rompiente (H_b). ▪ Velocidad de caída del sedimento (W_s) promedio (D_{50}). ▪ Período de la ola (T). Valores de referencia: < 2: playas reflectivas 2 - 6: playas intermedias > 6: playas disipativas
Pendiente de la playa	Expresión: $m = \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1}$ Ecuación 6

Índice	Descripción
Se midió con la ayuda de un nivel de mano, un estadal graduado en cm y una cinta métrica, con lo cual se midió la distancia entre diferentes puntos de la playa siguiendo la metodología de Emery (1961).	$\theta = tan^{-1}(m)$ Ecuación 7 Variables: ▪ y_2-y_1: Diferencia entre las alturas entre dos puntos. ▪ x_2-x_1: Diferencia entre la distancia horizontal entre dos puntos. Pendiente expresada como el ángulo tangente (θ) de inclinación de la playa con respecto a la horizontal.

Datos químicos

Contenido de materia orgánica en la arena

La caracterización química se realizó a través de la determinación del contenido de materia orgánica por el método de oxidación crómica (Ecuación 8) propuesto por Walkey & Black (1934). Este método se basa en la oxidación de la materia orgánica con dicromato de potasio ($K_2Cr_2O_7$) en presencia de ácido sulfúrico (H_2SO_4). Se eligió un nivel al azar para realizar la extracción de arena que serviría para tal fin. La extracción se realizó utilizando frascos y guantes estériles para evitar contaminar la muestra. Además, se quitó un centímetro de la primera capa de arena. Para el análisis químico fue aplicada la técnica descrita en la NOM-021- RECNAT-2000.

$$C = \left(\frac{B-T}{g}\right)(N)(0.39)mcf$$ Ecuación 8

Donde:

B= Volumen de sulfato ferroso utilizado para valorar el blanco de reactivos (ml).

T= Volumen de sulfato ferroso utilizado para valorar la muestra (ml).

N= Normalidad exacta del sulfato ferroso.

g= Peso de la muestra empleada (g).

mcf= Factor de corrección de humedad (0.39).

Para la interpretación de los datos se utilizó la siguiente tabla de referencia citada en la NOM-021-RECNAT (2000) (Tabla 2).

Tabla 2. Tabla de referencia del contenido de carbono orgánico de acuerdo con (NOM-021-RECNAT-2000).

Clase	Materia orgánica	
	Suelos volcánicos	**Suelos no volcánicos**
Muy bajo	< 4.0	< 0.5
Bajo	4.1-6.0	0.6-1.5
Medio	6.1-10.9	1.6-3.5
Alto	11.0-16.0	3.6-6.0
Muy Alto	> 16.1	> 6.0

Datos biológicos

Separación e identificación de invertebrados

En el laboratorio, las muestras de arena extraídas con el núcleo de 15 cm fueron lavadas para separar por diferencias de densidad a los organismos de la arena. Posteriormente se clasificaron los organismos con ayuda de un microscopio estereoscopico, agujas y pinzas de disección. Los organismos fueron preservados en frascos con etanol al 70%. Se identificaron hasta el mínimo taxón posible con ayuda de literatura especializadas para cada taxón como: moluscos (Coan & Valentich-Scott, 2012); anélidos (Bastida-Zavala, 1991; De León-González et al., 2009); crustáceos y otros invertebrados (Brusca, 1980).

Comunidad del macrobentos intermareal: atributos comunitarios

Debido a las diferencias de nivel taxonómico logrado al identificar a los organismos, se determinó realizar los cálculos comunitarios considerando a los organismos como Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs) (Anexo 1).

A lo largo del texto se usará indistitamente el término OTU o especie para referirnos a cada una de las entidades de referencia básica.

Todos los atributos comunitarios se calcularon con el programa Past V3.20 (PAleontological STatistics versión 3.20, Hammer et al., 2001).

Los atributos comunitarios que se estimaron comprenden la abundancia total de individuos encontrados en la comunidad del macrobentos intermareal (N). La abundancia se expresó como la densidad ind/dm^3 *10000. La biomasa se expresó como gr/dm^3*10000, ponderadas por la diferencia en el número de niveles extraídos en cada playa época. Así se asignaron tres niveles a lo ancho del intermareal: zona A, que corresponde al nivel con menor humedad; zona B, como el nivel medio-húmedo y zona C, como el nivel húmedo. El criterio para realizar esta asignación fue mediante el análisis de la humedad relativa (Anexo 8). Además, se realizó un gráfico de distribución de los 4 OTUs más abundantes (ind/dm^3) de cada playa y época, para observar los cambios espaciales y temporales de la macrofauna.

Una vez realizada la estimación de la abundancia se procedió a calcular la densidad de cada especie (ind/dm^3) de acuerdo con la fórmula:

$$\text{Densidad} = \frac{N}{A}$$ Ecuación 9

Donde:

N= Abundancia

A= volumen del núcleo

La riqueza específica (S) interpretada como el número total de OTUs colectadas por muestra (Moreno, 2001). La biomasa (gr) se calculó pesando los organismos (peso húmedo) por OTU en una balanza microanalítica.

La diversidad ecológica se calculó con el índice de Shannon-Wiener (H') (Ecuación 10). Este índice indica la heterogeneidad de una comunidad sobre

la base de dos factores: el número de especies presentes (S) y su abundancia relativa (pi) (Moreno, 2001).

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} p_i \ln p_i$$

Ecuación 10

Para cuantificar el componente de equitabilidad de la diversidad, se calculó la equidad con el índice de Pielou (J') que mide la proporción de la diversidad observada (H') con relación a la máxima diversidad esperada (H'_{max} =ln (S), es decir, la diversidad máxima que se obtendría si la distribución de las abundancias de las especies en la comunidad fuera perfectamente equitativas) (Ecuación 11). Los valores varían entre 0 y 1, y generalmente los valores altos de equidad son relacionados con diversidad alta (Moreno, 2001).

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

Ecuación 11

El coeficiente simple de dominancia (D) es la razón entre el número de individuos de la especie más abundante (n_{max}) y el total de individuos de la comunidad (N) (Ecuación 12) (Moreno, 2001).

$$D = \frac{n_{max}}{N}$$

Ecuación 12

Análisis del efecto del ambiente sobre la macrofauna

Antes de decidir los métodos numéricos a emplear se llevó a cabo un análisis exploratorio de la base de variables físico-químicas (grado de exposición (GE), tamaño de arena, contenido de materia orgánica, rango relativo de marea (RTR), índice de playa (BI), índice de Dean (Ω), pendiente de la playa) y biológicas (riqueza, abundancia, biomasa, diversidad, equidad y dominancia), siguiendo las recomendaciones propuestas por Zuur et al.,

(2010). Este análisis exploratorio se realizó con el fin de conocer las características de los datos y la idoneidad para aplicar las técnicas estadísticas adecuadas sin violar los supuestos.

Para elucidar el efecto de los factores ambientales en la comunidad del macrobentos intermareal se analizó la relación entre variables físicas y variables biológicas a través de una matriz de correlación con base al coeficiente de Spearman (Zar, 1996). La significancia del coeficiente de correlación fue considerada con un 95% de confianza (α=0.05) (Zar, 1996) (Anexo 6 y 7).

Las variables fueron transformadas previo al Análisis de Agrupamiento (cluster): las abundancias y biomasas a su raíz cuarta y las variables ambientales fueron normalizadas para evitar sesgos de cálculo por distintas escalas naturales de variabilidad como lo recomienda Herrera-Moreno (2000).

Se realizaron dos Análisis de Agrupamiento (cluster) de dos vías con el método de la distancia de Bray-Curtis calculado mediante el método de Lance & William (1967) (Beta Flexible= -0.25) para definir los grupos basados en sus similitudes (en el programa PCORD 6) (McCune et al., 2002). Los criterios de selección de las variables biológicas con base en la abundancia y biomasa fueron: 1) variables no correlacionadas, 2) especies mas abundantes respecto a la abundancia relativa, 3) primeras cinco especies exclusivas de cada época y 4) especies con datos extremos (outliers) fueron excluidas. Dichas distancias y métodos de vinculación se eligieron después de hacer una prospección de diferentes métodos en el análisis exploratorio, es decir, estos fueron los que mejor se ajustaron.

Las diferencias significativas en los grupos formados en el Análisis de Agrupamiento respecto a la abundancia y biomasa se evaluaron a través del procedimiento de permutación de respuesta múltiple MRPP (PCORD 6). Esta técnica se utilizó aplicando la medida de la distancia de Bray-Curtis con la opción de ponderación [n/sum(n)]. Según (McCune et al. (2002), el MRPP es

una prueba multivariable no paramétrica, basada en el análisis de una matriz de distancia. Esta técnica proporciona el estadístico A, una descripción de homogeneidad dentro del grupo en comparación con la expectativa aleatoria. Cuando todos los elementos son idénticos dentro de los grupos, entonces el delta observado = 0 y A = 1 (el mayor valor posible). Si la heterogeneidad dentro de los grupos es igual a la expectativa de la probabilidad, entonces A = 0. Por otro lado, si A tiene valor negativo, entonces hay menos acuerdo dentro de los grupos de lo esperado por el azar, entonces A<0.

Para determinar los patrones de variación en la distribución espacial y temporal se realizó un Análisis de Correspondencias Canónica (CCA) (ter Braak, 1994) en el programa PCORD 6. Parte de los criterios de selección de las variables fueron: 1) variables físicas y biológicas no correlacionadas, 2) especies que representaron <1% de la abundancia total fueron excluidas, quedando así 6 OTUs y 4 variables físicas para realizar el CCA. La ordenación canónica, explora explícitamente las relaciones entre dos matrices: una matriz de respuesta y una matriz explicativa. Ambas matrices se utilizan en la producción de la ordenación (Borcard & Legendre, 2011).

Para determinar si existen diferencias entre las localidades y entre las épocas con base en las variables ambientales y biológicas se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Los datos utilizados en esta prueba fueron sin transformación. La prueba de Kruskal-Wallis es un ANOVA no paramétrico, que compara las medianas de varios grupos univariados. No asume una distribución normal, pero sí asume una distribución de forma igual para todos los grupos (Hammer et al., 2001).

RESULTADOS

Número de muestras extraídas

Como se esperaba, el número de muestras extraídas varió en cada playa y época debido a las diferencias en el ancho del intermareal y la pendiente. La playa del Mogote fue en la que se extrajeron un mayor número de muestras (Tabla 3).

Tabla 3. Número de muestras físicas y biológicas recolectadas por transecto en la época cálida y época fría en las cuatro playas protegidas de Bahía de La Paz, B.C.S., México.

	Transectos				
	1	**2**	**3**	**4**	**5**
Época cálida (1)					
Balandra Externa	4	4	4	4	4
Eréndira	7	4	3	4	4
Mogote	15	7	8	13	14
Datilito	7	6	5	8	12
Época fría (2)					
Balandra Externa	6	6	7	7	7
Eréndira	7	4	3	4	4
Mogote	8	7	8	13	14
Datilito	7	6	6	8	12

Esta diferencia muestral se ponderó, como ya se mencionó en la sección anterior, agrupando los niveles correspondientes al valor de humedad relativa. De esta forma al final se analizaron quince unidades de muestreo por playa en cada época.

Características físicas, químicas y morfodinámicas de las playas

Se procesaron un mayor número de muestras para la época fría que para la época cálida (Tabla 4).

Tabla 4. Muestras físicas y biológicas recolectadas y procesadas en la época cálida y fría en cuatro playas protegidas de Bahía de La Paz, B.C.S., México.

Tipo de muestra	**Época cálida (1)**	**Época fría (2)**
Biológica	137	144
Física	137	144
Total	**274**	**288**

De acuerdo con los diámetros característicos de la arena, en general estas playas presentan mayor contenido de arenas medias y gruesas. Eréndira fue la playa con menos contenido de finos (D_{10}), seguida de Mogote y Datilito. Balandra fue la playa con mayor contenido de finos en la época fría (Figura 4-a). Las playas Datilito y Mogote presentaron arenas medias (D_{50}= 0.29 mm) (Figura 4) y pendientes suaves contrario a lo observado en las playas de Balandra y Eréndira con arenas medias (D_{50}=0.53 mm) (Figura 4) y pendientes inclinadas. Se observa además una tendencia a incrementarse el contenido de este tamaño de sedimento hacia la época fría (Figura 4-b). En el caso de las arenas más gruesas (D_{84}) Eréndira fue quien presentó mayor contenido de estas en ambas épocas; seguido de Balandra, Datilito y Mogote. Se observó una tendencia a incrementarse este tamaño de arena hacia la época cálida (Figura 4-c).

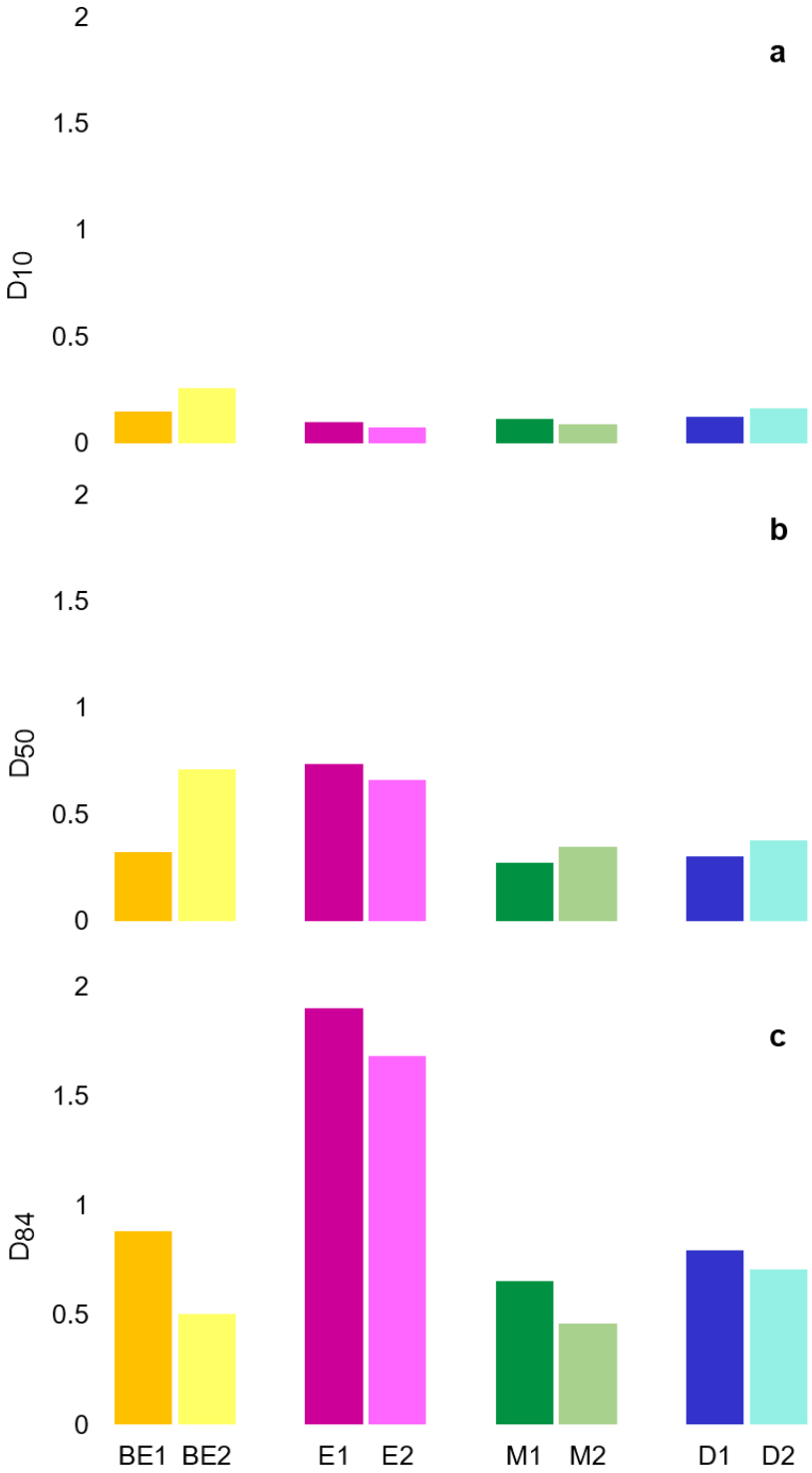


Figura 4. Diámetros característicos de la arena a) D_{10}, b) D_{50}, c) D_{84} de las playas Balandra externa (BE), Eréndira (E), Mogote (M) y Datilito (D), en las épocas cálida (1) y fría (2). Los colores representan a cada una de las playas en las respectivas épocas; intenso para la época cálida (1) y claro para la época fría (2).

Balandra fue la playa más pequeña (440.1 m de punta rocosa a punta rocosa), con la mayor permeabilidad promedio (0.1452 cm/s) (Tabla 5).

Mogote fue la playa más grande de las 4 estudiadas (11,595.9 m) considerando la distancia de estero Zacatecas hasta la punta de la barrera arenosa, el ancho del intermareal también fue el más grande respecto al resto de las playas (Tabla 5).

En general, las cuatro playas son protegidas de la acción del oleaje (Grado de Exposición) y con amplitudes de marea micromareales (BI). Respecto al rango relativo de marea (RTR), las playas Balandra, Mogote y Datilito, se caracterizaron por estar modificadas por las mareas (RTR 3-12) es decir, son de circulación celular con corrientes bien desarrolladas, coincidiendo este patrón en ambas épocas. En el caso de Erendirá resultó ser dominada por corrientes de mareas (RTR>12) (Tabla 5). De acuerdo con el índice Dean (Ω), las playas estudiadas tuvieron una morfodinámica de tipo disipativa en la época cálida (Ω>6), excepto Eréndira. En la época fría se observó una tendencia hacía la reflectividad y estados intermedios (Ω<2 y Ω entre: 2-6), nuevamente Eréndira tiene una tendencia aún más reflectiva (Tabla 5).

Tabla 5. Dimensiones y valor de los índices de clasificación morfodinámica para la época cálida (1) y fría (2) de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante mayo 2016 y febrero 2017.

Características físicas	Balandra Externa	Eréndira	Mogote	Datilito
Tamaño (m)	440	1,183	11,596	6,976
Permeabilidad promedio (cm/s)	0.14	0.06	0.07	0.08
Porcentaje promedio Humedad relativa	9.9	15.1	12.6	10.5
Profundidad	26.5	29.2	25.8	32.2

Características físicas	Balandra Externa	Eréndira	Mogote	Datilito
capa REDOX (cm)				
Cálida				
RTR	11.5	27.8	5.9	5.6
BI	0.081	0.132	0.162	0.110
Régimen de marea	Micromareal	Micromareal	Micromareal	Micromareal
Dean (Ω)	22	3	15	50
Periodo de oleaje (ola/min)	6.0	12.0	12.0	6.6
Altura de ola (Hb)	0.13	0.04	0.25	0.28
Calificación de exposición	9	10	9	10
Pendiente	7.4	8.0	3.1	5.1
Ancho intermareal	7.5	7.2	21.5	14.1
Grado exposición	Protegida	Protegida	Protegida	Protegida
Fría				
RTR	4.2	12.1	5.5	3.0
BI	0.030	0.068	0.078	0.037
Régimen de marea	Micromareal	Micromareal	Micromareal	Micromareal
Dean (Ω)	5	1	9	16
Periodo de oleaje (ola/min)	13.0	43.8	13.8	9.6
Altura de ola	0.10	0.05	0.11	0.14

Características físicas	Balandra Externa	Eréndira	Mogote	Datilito
(Hb)				
Calificación de exposición	10	9	10	10
Pendiente	10.0	6.0	2.5	4.5
Ancho intermareal	14.3	4.2	21.8	19.1
Grado exposición	Protegida	Protegida	Protegida	Protegida

Respecto la materia orgánica las playas resultaron dentro del rango de contenido muy bajo (<0.5) de acuerdo con la tabla de referencia (Tabla 2). También se observó una tendencia a incrementar este contenido de materia orgánica hacia la época cálida en la mayoría de las playas (BE1, E1 y D1) excepto Mogote (Figura 5). El mayor contenido de materia orgánica se encontró en playa Eréndira en la época cálida (Figura 5). En playa Mogote el contenido de materia orgánica se mantuvo en ambas épocas (Figura 5).

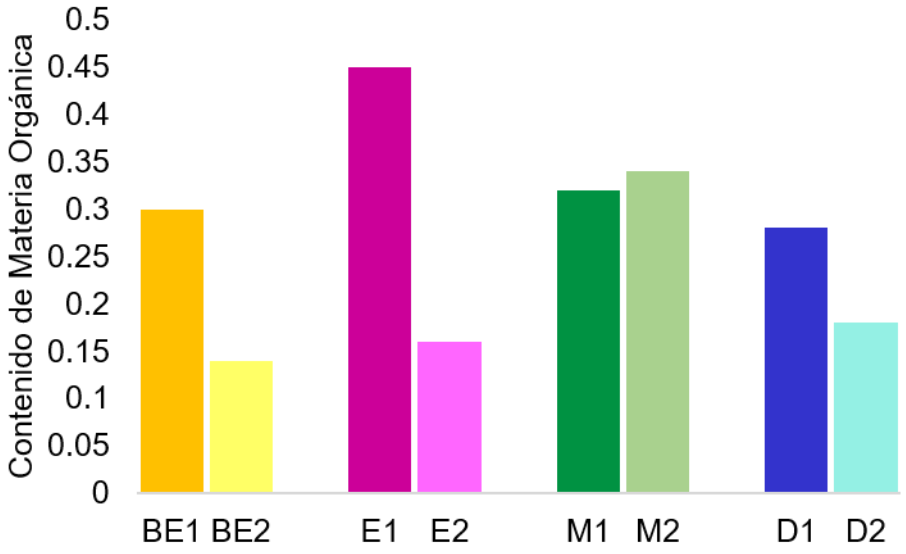


Figura 5. Contenido de materia orgánica en las playas Balandra externa (BE), Eréndira (E), Mogote (M) y Datilito (D), en las épocas cálida (1) y fría (2), Bahía de La Paz, B.C.S.,

México. Los colores representan a cada una de las playas en las respectivas épocas; intenso para la época cálida (1) y claro para la época fría (2).

La prueba Kruskal-Wallis realizada para determinar si existen diferencias entre las variables físicas en las dos épocas estudiadas mostró diferencias significativas solamente en el índice de playa (BI), en el resto de las variables consideradas no hubo diferencias significativas (Anexo 9).

Estructura de la comunidad intermareal de playas arenosas

Características biológicas

El volumen de arena extraído fue de 3534.3 cm^3 en cada núcleo. Se describieron 79 Unidades Taxonómicas Operacionales (OTUs) que estuvieron representadas en seis fila distintos: Annelida, Arthropoda, Echinodermata, Mollusca, Nematoda y Plathelmintha (Anexo 1).

Los Anélidos estuvieron representados por la clase Polychaeta: Clitellata 1, Clitellata 2, Polychaeta 1, Polichaeta 2, Dorvilleidae, Glyceridae, Nereididae, Nereididae 2, *Aonides* sp. 1, Magelonidae, Capitellidae 1, Capitellidae 2, Spionidae 1, *Spiophanes* sp. 1 y Cirratulidae (Anexo 1).

De los Artropodos de la clase Insecta se encontraron: Insecta 1, Insecta 2, Insecta 3, Coleoptera 1, Coleoptera 2, Coleoptera 3, Coleoptera 4, Carabidae, Diptera 1, Diptera 2, Diptera 3, Formicidae 1, Formicidae 2, Vespidae 1 y Vespidae 2, Isotomidae. De la clase Crustacea los OTUs descritos fueron: Crustácea, Copepoda 1, Copepoda 2, Eumalacostraca 1, Eumalacostraca 2, Eumalacostraca 3, Eumalacostraca 4, Corophiidae 1, Gammaridae, *Hyalella* sp. 1, *Hyalella* sp. 2, Melitidae 1, Melitidae 2, Phoxocephalidae 1, Phoxocephalidae 2, Talitridae 1, Talitridae 2, Decapoda 2, Decapoda 1, *Lepidopa damae*, *Callianasa* sp. 1, *Callianasa* sp. 2, *Callianassa* sp. 3, *Hippa pacifica*, Porcellanidae, *Excirolana* sp. 1, *Excirolana braziliensis*, *Excirolana mayana*, *Eurydice caudata*, *Platysphaera* sp. 1, *Sphaeroma* sp. 1 y *Tylos punctatus* (Anexo 1).

Respecto al filon Echinodermata solo se encontró un Ophiurida (Anexo 1).

Respecto a los Moluscos se encontraron representantes de las clases Bivalvia, Gasteropoda y Scaphopoda. De los bivalvos se encontraron principalmente de la familia Veneridae: Veneridae 1, Veneridae 2, Veneridae 3, Veneridae 4, Veneridae 5 y *Chione* sp. 1. De los Gasteropodos fueron la familia Epitoniidae y la especie *Nerita scabricosta* (Anexo 1).

Del filo Nematoda cuatro OTUs fueron identificados: Nematoda 1, Nematoda 2, Nematoda 3 y Nematoda 4.

De los 79 OTUS encontrados ocho fueron los más abundantes de la comunidad (*Eurydice caudata, Excirolana braziliensis*, Copepoda 1, Talitridae 2, *Excirolana mayana, Excirolana* sp. 1, *Sphaeroma* sp. 1 y *Spiophanes* sp. 1), representando >1% de la abundancia total (Figura 6). Los isópodos *Excironala braziliensis* (OTU1) y Talitridae (OTU13) fueron los únicos invertebrados que se encontraron en las cuatro playas. Los crustáceos fueron el grupo taxonómico con mayor representatividad en cuanto a la abundancia relativa (Figura 6).

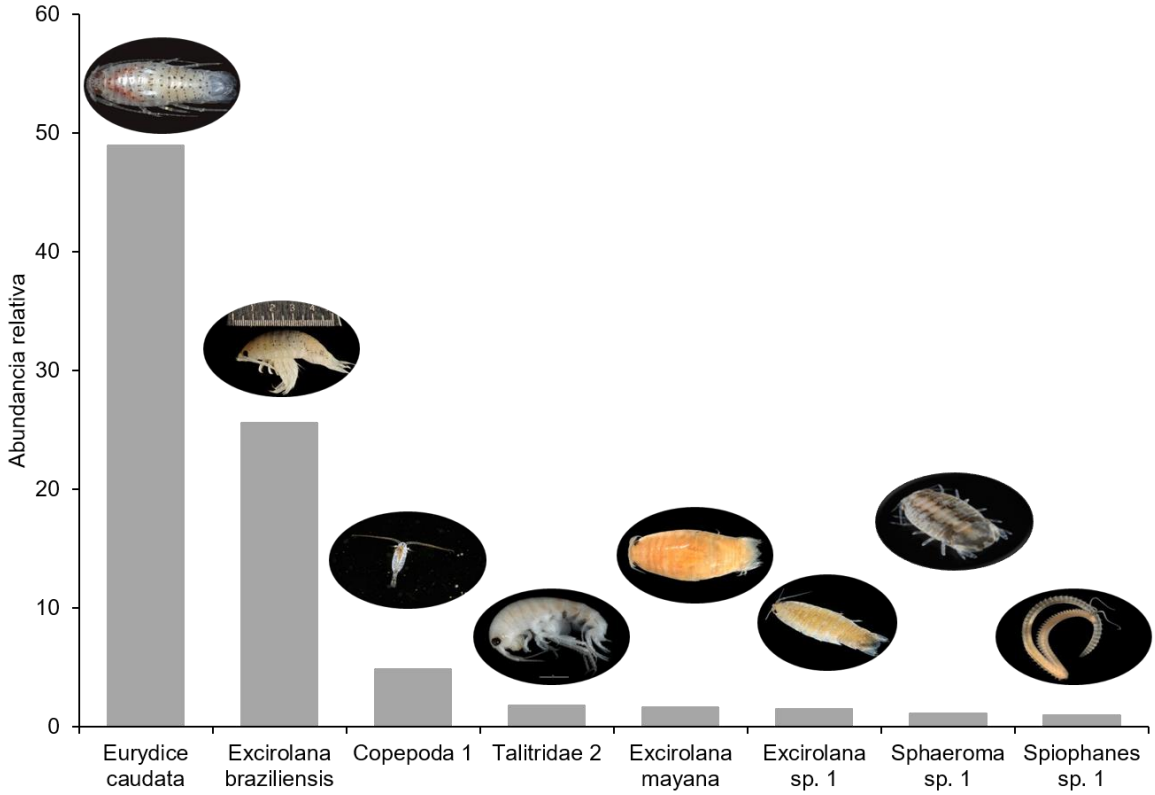


Figura 6. Unidades taxonómicas operativas (OTUs) más abundantes de la comunidad, representando >1% de la abundancia total de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, B.C.S., México durante la época cálida y época fría.

Respecto a la biomasa total, 11 OTUS representaron una biomasa >1% respecto al total. *Excirolana braziliensis* (OTU 1), *Excirolana mayana* (OTU 2), *Eurydice caudata* (OTU 3), *Hippa pacifica* (OTU 6), Nematoda 2 (OTU 22), Veneridae 2 (OTU 26), Vespidae 2 (OTU 32), *Callianassa* sp 1 (OTU 24), *Callianassa* sp 2 (OTU 35), *Nerita scabricosta* (OTU 63) y *Lepidopa damae* (OTU 79) (Figura 7).

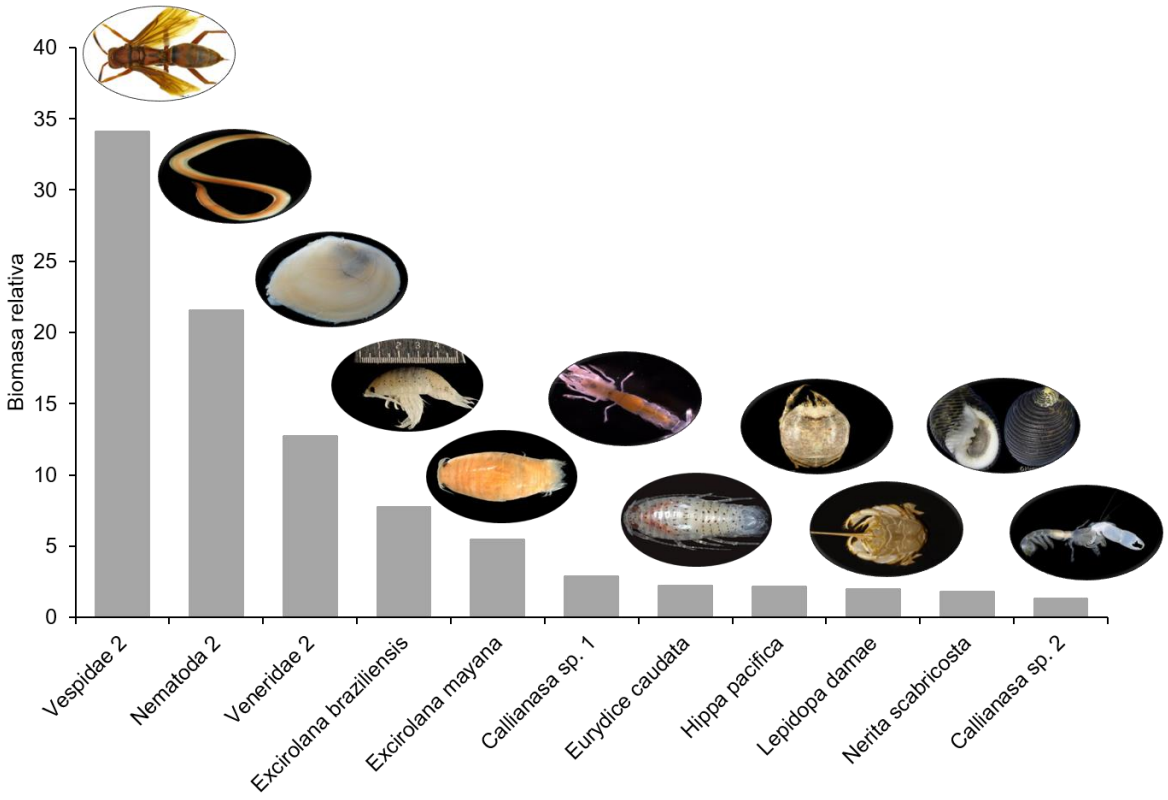


Figura 7. OTUs con mayor biomasa de la comunidad, representando >1% de la biomasa total de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, B.C.S., México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

Como se puede observar en la Figura 8, la mayoría de los organismos del bentos se distribuyen a lo largo del intermareal sobre todo en los niveles con mayor humedad (B y C). Otra característica general que se puede observar en la figura es que las especies cambian de una época a otra, es decir, las especies que fueron más abundantes en la época fría no son las mismas que en la época cálida. *Excirolana braziliensis* fue la especie que estuvo presente en las cuatro playas y se distribuyó a lo largo del intermareal en ambas épocas, con mayor preferencia por la zona húmeda (C). El intermareal de Balandra y Eréndira fue un hábitat propicio para crustáceos, mientras que en Mogote y Datilito fue para los poliquetos. Balandra presentó especies exclusivas de la época fría *Eurydice caudata* esta especie de crustáceo presentó altas abundancias sobre todo en el nivel medio-húmedo (B).

Acompañado del copépodo 1 (OTU 8). En la época cálida fue Nematoda 1. Eréndira estuvo representada por *Callianasa* sp 1 como especie exclusiva de la época fría, *Sphaeroma* sp 1 y Tylos punctatus, representaron a la época cálida. Mogote y Datilito fueron las playas más parecidas en cuanto a las especies compartidas (Talitridae 2, *Spiophanes* sp 1, Glyceridae) y la distribución que presentan en el intermareal en la época fría. En la época cálida Datilito estuvo representado en el intermareal principalmente por insectos (Diptera 2, Diptera 3 y Vespidae 2). Las especies con hábitos terrestres *Tylos punctatus* y Vespidae 2 fueron más abundantes en la zona seca (A). Los Dípteros se distribuyeron principalmente en la zona medio húmeda (B).

Zonación de la macrofauna intermareal

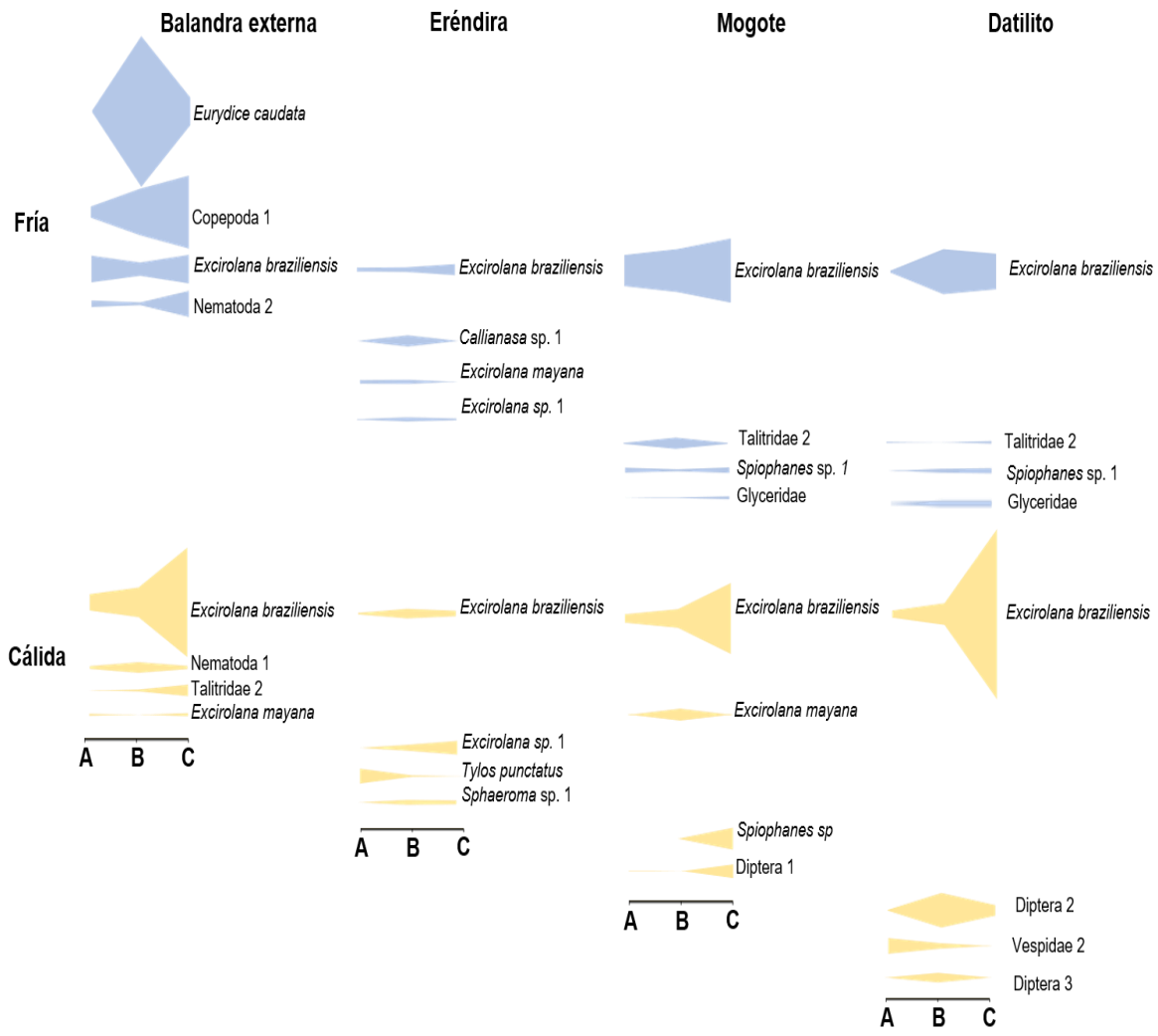


Figura 8. Distribución faunística de los OTUs más abundantes a lo largo del intermareal. Época cálida y Época fría. Zonas del intermareal respecto a la humedad relativa A: zona seca, B: medio-húmeda y C: húmeda. La escala de abundancia va de 0-4000 (ind/dm^3).

Análisis de los atributos comunitarios por playa

En general, Eréndira fue la playa más rica (44 OTUs), diversa (2.785 bits/ind) y equitativa (0.73) (Tabla 6). Balandra fue la playa con mayor abundancia (38845 ind/dm^3) y biomasa (3833.2 gr/dm^3) (Tabla 6). Datilito fue la playa

menos rica (15 OTUs), abundante (3638 ind/dm^3) y con menor biomasa (465.7 ind/dm^3) (Tabla 6).

Tabla 6. Atributos comunitarios de las cuatro playas arenosas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

	Balandra Externa	**Eréndira**	**Mogote**	**Datilito**
Riqueza de OTUs (S)	33	44	17	15
Abundancia (ind/dm^3)	38845	4104	5488	3638
Diversidad de Shannon-Wiener (H')	0.9928	2.785	0.928	1.125
Dominancia simple (D)	0.5993	0.1124	0.6108	0.5426
Equidad de Pielou (J')	0.2839	0.7359	0.3275	0.4152
Biomasa (gr/dm^3)	3833.2	3556.9	539.4	465.7

La variación espacial en el conjunto de los descriptores comunitarios se constrastó con el análisis de Kruskal-Wallis, en donde se encontraron diferencias significativas en la abundancia ($p<0.0396$) y dominancia ($p<0.0179$) entre las playas estudiadas (Anexo 10).

Atributos comunitarios por época

Época cálida

Las playas fueron más diversas en la época cálida (1.81 bits/ind) con mayor biomasa (2437.7 gr/dm^3) y equitativas (0.492). La riqueza (40 OTUs), abundancia (12588 ind/dm^3) y dominancia (0.387) fueron menores respecto a la época fría.

Excirolana braziliensis (7725 ind/dm^3), *Excirolana* sp. 1 (627 ind/dm^3), Vespidae 2 (530 ind/dm^3), Talitridae 2 (513 ind/dm^3), Nematoda 1 (495 ind/dm^3), Diptera 2 (403 ind/dm^3), *Tylos punctatus* (300 ind/dm^3), *Excirolana mayana* (288 ind/dm^3), *Sphaeroma* sp. 1 (215 ind/dm^3), Diptera 1 (140 ind/ dm^3) fueron las especies más abundantes de la época cálida.

Las especies exclusivas de la época cálida fueron 15: Veneridae 3, *Tylos punctatus*, Eumalacostraca 3, Melitidae 1, Phoxocephalidae 1,

Phoxocephalidae 2, *Hyalella* sp. 2, Eumalacostraca 4, Cardidae*, Nerita scabricosta*, Capitellidae 2, Diptera 1, Coleoptera 2, Diptera 2 y Diptera 3.

Las especies con mayor biomasa fueron: Vespidae 2, Veneridae 2, *Excirolana braziliensis, Excirolana mayana, Nerita scabricosta, Callianasa* sp. 2 y *Tylos punctatus*.

Época fría

La riqueza (64 OTUs), abundancia (39486 ind/dm^3) y dominancia (0.580) fueron mayores en esta época. Respecto a la diversidad (1.10 bits/ ind), biomasa (1759.9 gr/dm^3) y equidad (0.266) estas fueron menores respecto a la época cálida.

Las especies más abundantes de esta época fueron *Excirolana braziliensis* (3643 ind/dm^3), *Excirolana* sp*.* (765 ind/dm^3), Sphaeroma sp. 1 (346 ind/dm^3), Talitridae 2 (321 ind/dm^3), *Excirolana mayana* (312 ind/dm^3), Tylos punctatus (300 ind/dm^3), Spiophanes sp. 1 (200 ind/dm^3), Callianasa sp. 1 (153 ind/dm^3), Diptera 1 (141 ind/dm^3), Nereididae (122 ind/dm^3), Phoxocephalidae 1 (120 ind/dm^3), Nerita scabricosta (110 ind/dm^3) y Capitellidae 2 (90 ind/dm^3) con una abundancia relativa >1%.

Las especies exclusivas de la época fría fueron 39: *Eurydice caudata, Hippa pacifica*, Copepoda 1, Corophiidae 1, Epitoniidae, Insecta 1, Formicidae 1, Insecta 2, Ophiurida, Spionidae, Nematoda 2, Nematoda 3, *Aonides* sp. 1, Oligochaeta 3, Vespidae 1, Scaphopoda, Eumalacostraca (forma camaron 1), Decapoda, Insecta 3, Formicidae 2, Isotomidae, Eumalacostraca (forma camaron 2), Veneridae 4, Veneridae 5, *Platysphaera* sp. 1, Nematoda 4, Polichaeta, Nereididae 2, Cirratulidae, Dorvilleidae, Verme 1, Melitidae 2, *Callianassa* sp. 3, Porcellanidae, Coleoptera 3, Natantia, Carabidae, Crustácea y *Lepidopa damae*.

Las especies con mayor biomasa fueron: Nematoda 2, *Excirolana braziliensis, Excirolana mayana, Callianasa* sp. 1*, Eurydice caudata, Hippa*

pacifica, Lepidopa damae, Nematoda 3, *Callianasa* sp. 2, Veneridae 1 y *Excirolana* sp. 1.

Comparación de los atributos entre playas y por época

Balandra

La abundancia no mostró un patrón claro por épocas, sin embargo, se observó un evidente incremento en la abundancia de organismos de la playa Balandra hacia la época fría, siendo la especie *Eurydice caudata* la causante de este incremento. En promedio los valores más altos de biomasa se obtuvieron para playa Balandra. Respecto a la riqueza, Balandra fue la playa más rica en la época fría (25 OTUs), la diversidad fue mayor en la época cálida (1.149 bits/ind). Se observó mayor dominancia en la época fría (0.7601) (Figura 9).

Eréndira

Eréndira presentó la mayor abundancia (2338 ind/dm^3) y biomasa (6141.9 gr/dm^3) en la época cálida. Ésta fue la playa más rica (32 OTUs) y diversa (2.437 bits/ind) en la época fría. En ambas épocas la dominancia fue baja, aunque se observó ligeramente una mayor dominancia en la época fría (0.142) que en la época fría (0.134). Respecto a la equidad, esta fue alta en ambas épocas (Figura 9).

Mogote

Mogote obtuvo valores de abundancia mayores en la época fría (2102 ind/dm^3) y menores (1536 ind/dm^3) en la época cálida. La biomasa fue mayor en la época Fría (668.94 gr/dm^3). Respecto a la riqueza y diversidad, se observó un patrón inverso, cuando la riqueza fue mayor la diversidad fue menor. Siendo la época cálida menos rica (7 OTUs) y la época fría más rica

(13 OTUs), mientras que la diversidad fue mayor en la época cálida (1.182 bits/ind) que en la fría (0.901 bits/ind) (Figura 9).

Datilito

En Datilito la riqueza (11 OTUs), abundancia (3995 ind/dm^3), biomasa (643.50 gr/dm^3) y diversidad (0.931 bits/ind) fueron mayores en la época cálida (Figura 10). La dominancia (0.565) fue mayor en la época fría (Figura 9).

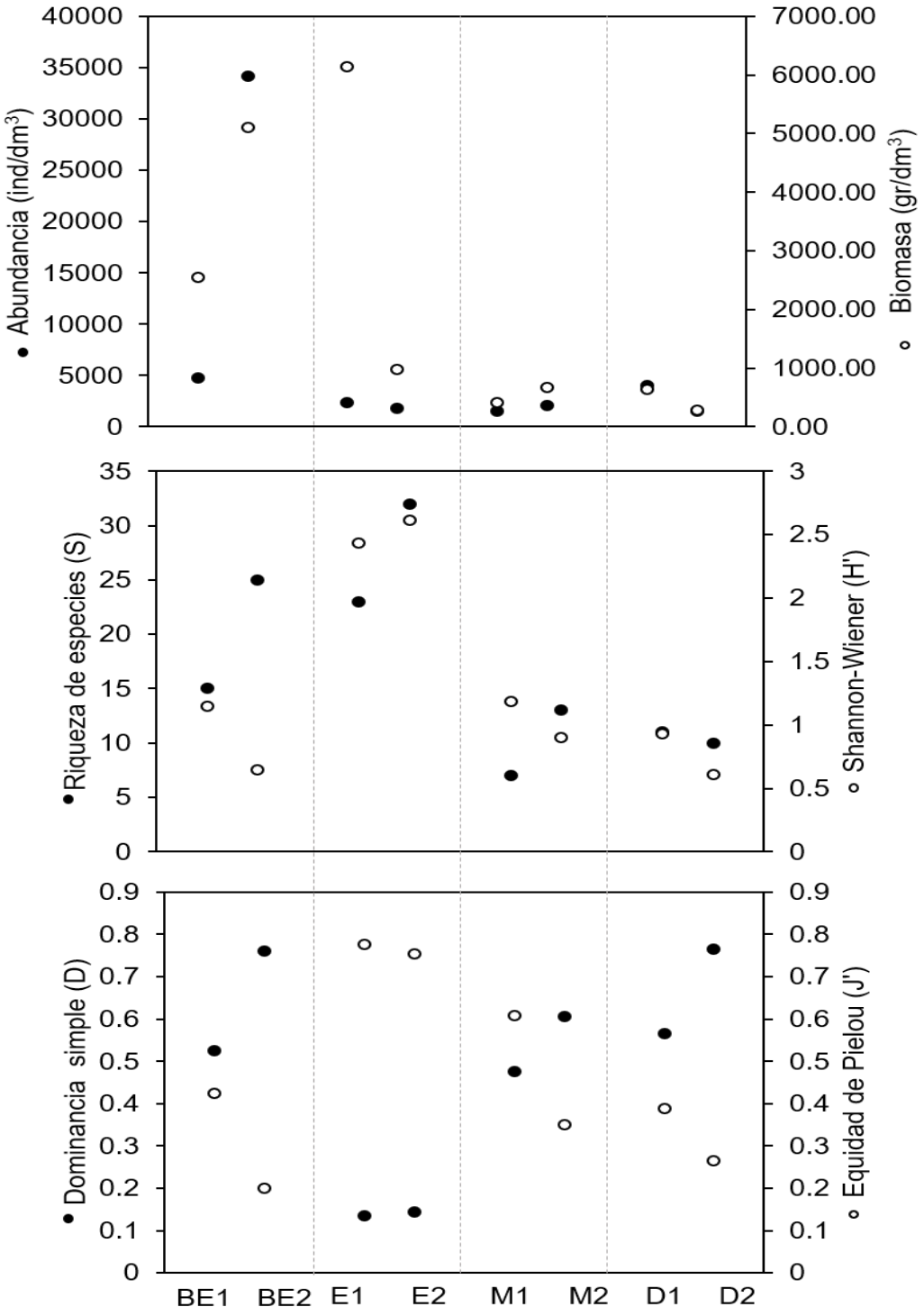


Figura 9. Atributos de la comunidad en las playas Balandra Externa (BE), Eréndira (E), Mogote (M) y Datilito (D), en las épocas cálida (1) y fría (2). a) Abundancia (ind/dm^3), b) Biomasa (gr/dm^3), c) Riqueza específica (S), d) Diversidad de Shannon-Wiener (H'), e) Dominancia (D), f) Equidad de Pielou (J).

La variación temporal en el conjunto de los descriptores comunitarios se constrastó con Kruskall-Wallis donde no se encontraron diferencias significativas en ningún atributo de la comunidad (Anexo 10).

Análisis de Clasificación

Con el Análisis de Agrupamiento (cluster) de dos vías para la abundancia de las especies, se observó que se formaron tres grupos (Figura 10). Eréndira se separa completamente del resto de las playas. En el segundo grupo se unen las playas del oeste: Mogote y Datilito. El tercer grupo se formó por playa Balandra externa (Fig. 10).

Respecto a las especies, se formaron cuatro grupos. El primer grupo clasifica a las especies más abundantes y comunes de las playas (*Excirolana braziliensis*, Talitridae 2, *Excirolana mayana* y *Spiophanes* sp 1). El segundo grupo se conformó por las especies Nemátoda y Veneridae 3. El tercer grupo clasificó a las especies exclusivas de la época fría (Insecta 1, Epitoniidae, *Sphaeroma* sp 1, *Excirolan*a sp 1, Corophiidae 1, *Hippa pacifica* y Copepoda 1). El cuarto grupo reunió a las especies exclusivas de la época cálida (Phoxocephalidae 1, Melitidae, Eumalacostraca 3 y *Tylos punctatus*) (Figura 10).

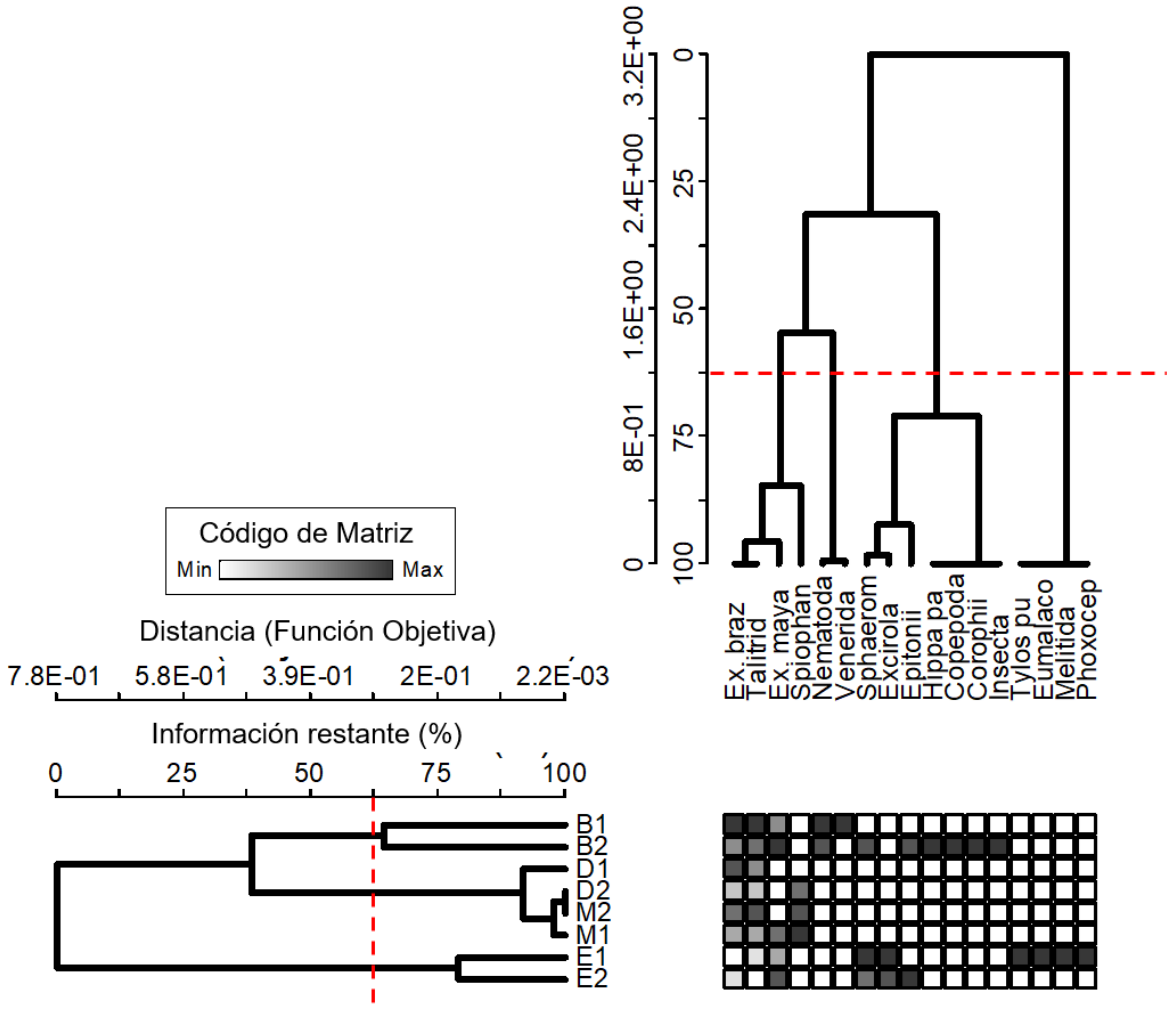


Figura 10. Análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia de las especies, con distancia Bray-Curtis, de las playas estudiadas (B: Balandra externa, E: Eréndira, M: Mogote y D: Datilito) en Bahía de La Paz, B.C.S., México, durante la época cálida (1) y fría (2). La línea punteada índica el nivel de corte.

De acuerdo con el el análisis de Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) entre los grupos de especies, todos los grupos tuvieron diferencias significativas entre sitios y especies ($p<0.05$; Figura 11, Tabla 8).

Tabla 7. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) de la comparación de la abundancia y sitios de muestreo de la comunidad de bentos intermareal comparando los dos grupos obtenidos con el análisis de agrupamiento de dos vías.

Grupos	**Estadístico-t**	**A**	**P**
Sitios de muestreo			
3 grupos	-2.93	0.333	0.005
Especies			
4 grupos	-6.49	0.392	0.00000803

Además, de acuerdo con el análisis de significancia de Kruskall-Wallis se encontraron diferencias significativas de la abundancia de especies por época ($p<0.021$) (Anexo 9).

A un corte del 50% de similitud se observaron tres grupos en los sitios de muestreo (Figura 11). Respecto a los valores de las especies con mayor biomasa se observaron cinco grupos a un corte del 75% de similitud (Figura 11).

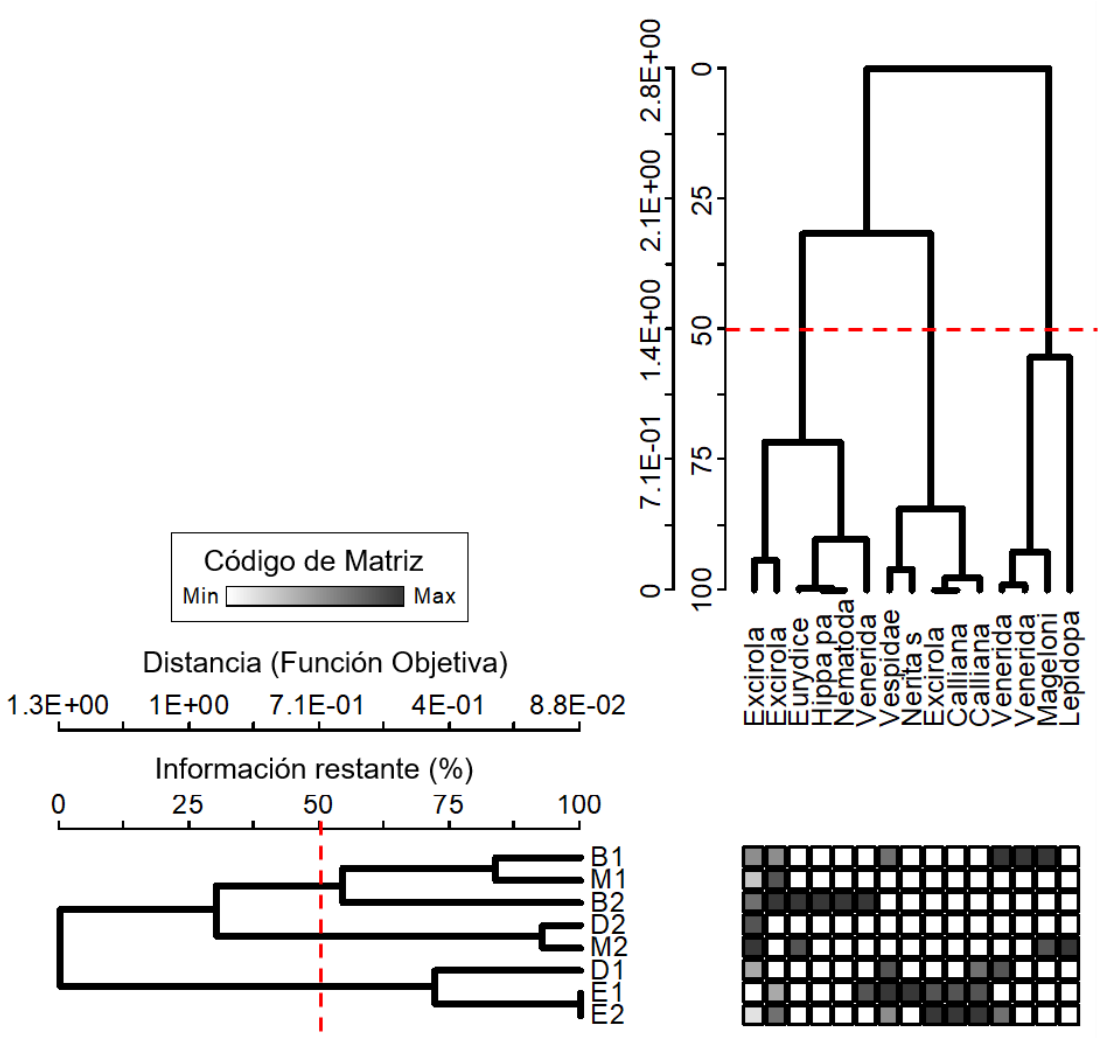


Figura 11. Análisis de agrupamiento de dos vías de la biomasa de las especies, con distancia Bray-Curtis, de las playas estudiadas (B: Balandra externa, E: Eréndira, M: Mogote y D: Datilito) en Bahía de La Paz, B.C.S., México, durante la época cálida (1) y fría (2). La línea punteada índica el nivel de corte.

De acuerdo con el el análisis de Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) no hubo diferencias significativas entre los sitios respecto a la biomasa, aunque si hubo diferencias entre los grupos que se formaron respecto a la biomasa de las especies ($p<0.05$; Figura 11, Tabla 9).

Tabla 8. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) de la comparación de la biomasa y sitios de muestreo de la comunidad de bentos intermareal comparando los dos grupos obtenidos con el análisis de agrupamiento de dos vías.

Grupos	Estadístico-t	A	P
Sitios de muestreo			
3 grupos	0.799	-0.053	0.781
Especies			
3 grupos	-4.444	0.190	0.00073002

Efecto del ambiente en la comunidad

El análisis de correspondencias canónicas indica que, la materia orgánica, el índice morfodinámico de Dean y el Rango Relativo de Marea fueron las variables que influyen en la ordenación de las playas.

En el caso de playa Eréndira el efecto de las mareas (RTR) es el factor físico más influyentes en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados. La ordenación del resto de las playas Balandra externa, Datilito y Mogote se ve influido por la morfodinámica (DEAN), el contenido de materia orgánica y el grado de exposición en menor importancia. Se observó una ordenación respecto a las épocas lo que indica la influencia de los factores físicos en el tiempo (Figura 12).

La matriz de correlación mostró la independencia entre variables (Tabla 10). Las variables ambientales explican el 72.2 % de la variación de los datos en los primeros dos ejes de ordenación (Tabla 11). El primer eje explica la mayor parte de la variación de los datos (47.2%). El análisis de regresión mostró la relación entre las variables, en el eje 1 el índice de Dean y el RTR son las variables que determinan la ordenación de las especies (Tabla 12).

Tabla 9. Matriz de correlación de las variables ambientales para la interpretación del CCA de abundancias de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

	DEAN	**MATORG**	**GE**	**RTR**
DEAN	1	-0.69	-0.39	0.12
MATORG	-0.69	1	0.28	-0. 47
GE	-0.39	0.28	1	-0.13
RTR	0.12	-0.47	-0.13	1

Tabla 10. Resumen estadístico de los porcentajes de varianza que representan los ejes ordenados del CCA de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

	Eje 1	**Eje 2**	**Eje 3**
Eigenvalores	0.659	0.352	0.028
% de varianza explicada	47.2	25.2	2.0
% de varianza acumulada explicada	47.2	72.5	74.5
Correlación de Pearson, spp-amb	0.89	0.93	0.64
Kendall (Rank), spp-amb	0.57	0.71	0.71

Tabla 11. Resultados de la regresión múltiple entre las variables físico-químicas Índice de Dean (DEAN), materia orgánica (MO), Grado de Exposición y Rango Relativo de Marea (RTR) de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

	Coeficientes canónicos Estandarizados		
Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
DEAN	0.51	0.23	0.06
MATORG	0.08	-0.01	-0.11
GE	-0.19	-0.30	0.14
RTR	0.55	-0.43	-0.07

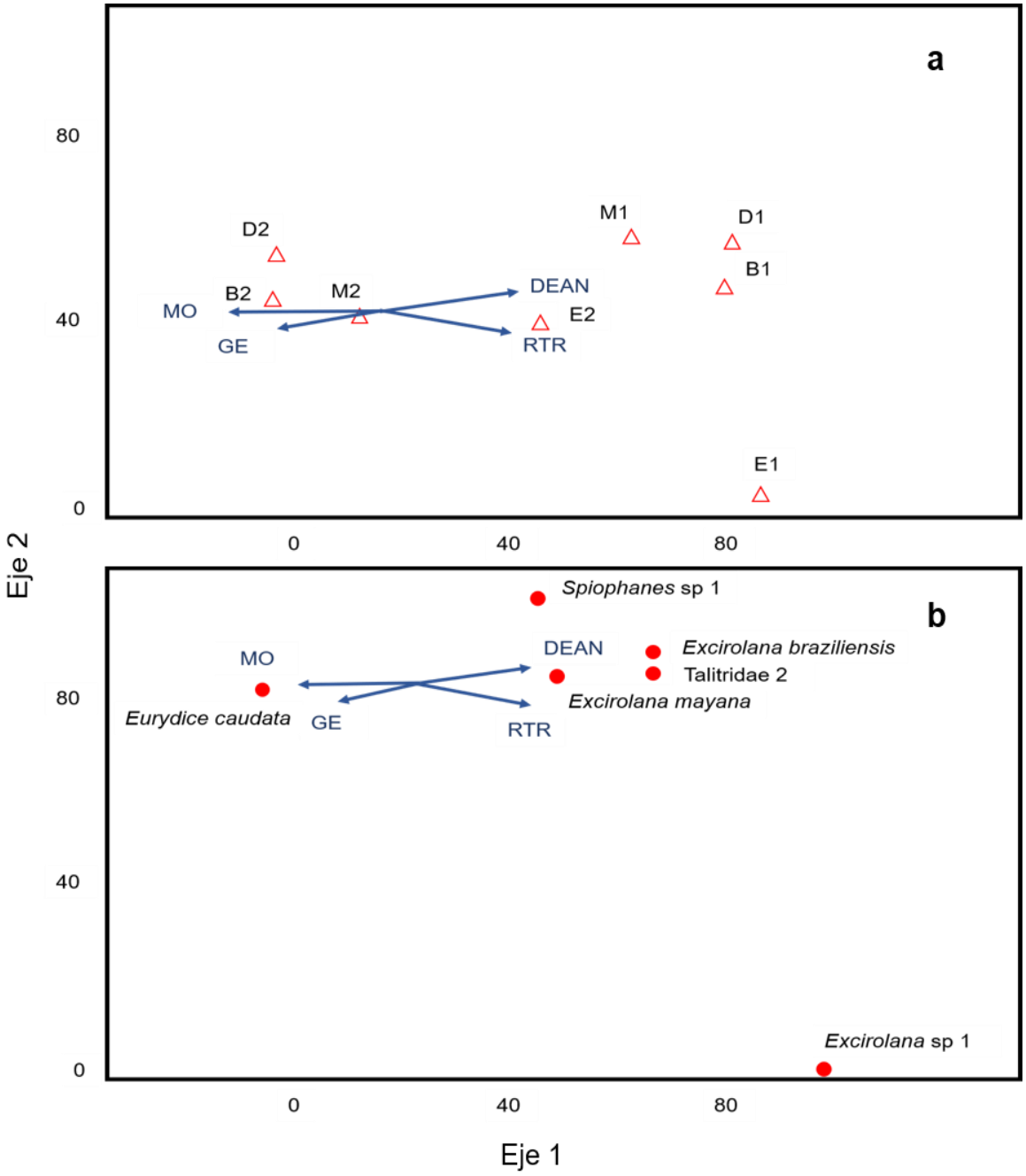


Figura 12. Análisis de correspondencias canónicas (CCA). a) Playas y b) OTUs. Los vectores indican las variables ambientales. Los taxa representadas en el gráfico con los valores de abundancia b) son: OTU 1 (*E. braziliensis*), OTU 2 (*E. mayana*), OTU 3 (*Eurydice caudata*), OTU 13 (Talitridae 2), OTU 33 (*Excirolana* sp.1) y OTU 65 (*Spiophanes* sp.1).

El análisis de correspondencias canónicas indica que las variables ambientales que influyen en la ordenación de las playas, de acuerdo con los valores de biomasa, fueron: el RTR, el contenido de materia orgánica y el grado de exposición (Figura 14). En el caso de playa Eréndira el efecto de las mareas (RTR) influye principalmente en la época cálida. La ordenación del resto de las playas Balandra externa, Datilito y Mogote en la época fría se ve influido por la la Materia Orgánica. En el caso de Balandra externa, en la época cálida, el estado morfodinámico es el de mayor influencia (Figura 13).

El CCA también mostró que el Rango Relativo de Mareas tuvo influencia sobre Vespidae 2. *Excirolana braziliensis, Excirolana mayana* y Spiophanes se ven influidos por el índice de Dean. Nematoda 2 por el alto contenido de materia orgánica (Figura 13). La matriz de correlación mostró la independencia entre variables introducidas en el análisis (Tabla 13). Las variables ambientales explican el 61.1 % de la variación de los datos en los primeros dos ejes de ordenación (Tabla 14). El primer eje explica la mayor parte de la variación de los datos (41.7%). El primer eje ordenado, refiere la mayor influencia del índice de Dean y el RTR en la ordenación de las especies (Tabla 15).

Tabla 12. Matriz de correlación de las variables ambientales para la interpretación del CCA de abundancias de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

	DEAN	**MATORG**	**GE**	**RTR**
DEAN	1	-0.03	-0.46	-0.39
MATORG	-0.03	1	-0.68	-0.83
GE	-0.46	-0.68	1	0.84
RTR	-0.39	-0.83	0.84	1

Tabla 13. Resumen estadístico de los porcentajes de varianza que representan los ejes ordenados del CCA de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

	Eje 1	**Eje 2**	**Eje 3**
Eigenvalores	0.945	0.441	0.278
% de varianza explicada	41.7	19.4	12.3
% de varianza acumulada explicada	41.7	61.1	73.4
Correlación de Pearson, spp-amb	0.998	0.940	0.739
Kendall (Rank), spp-amb	0.571	0.571	0.643

Tabla 14. Resultados de la regresión múltiple las variables físico-químicas Índice de Dean (DEAN), materia orgánica (MO), Grado de Exposición y Rango Relativo de Marea (RTR) de las playas estudiadas en Bahía de La Paz, BCS, México durante la época cálida (1) y la época fría (2).

	Coeficientes canónicos Estandarizados		
Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
DEAN	0.358	0.068	-0.632
MATORG	0.032	-0.222	-1.341
GE	0.319	-1.149	-0.070
RTR	0.815	0.823	-1.289

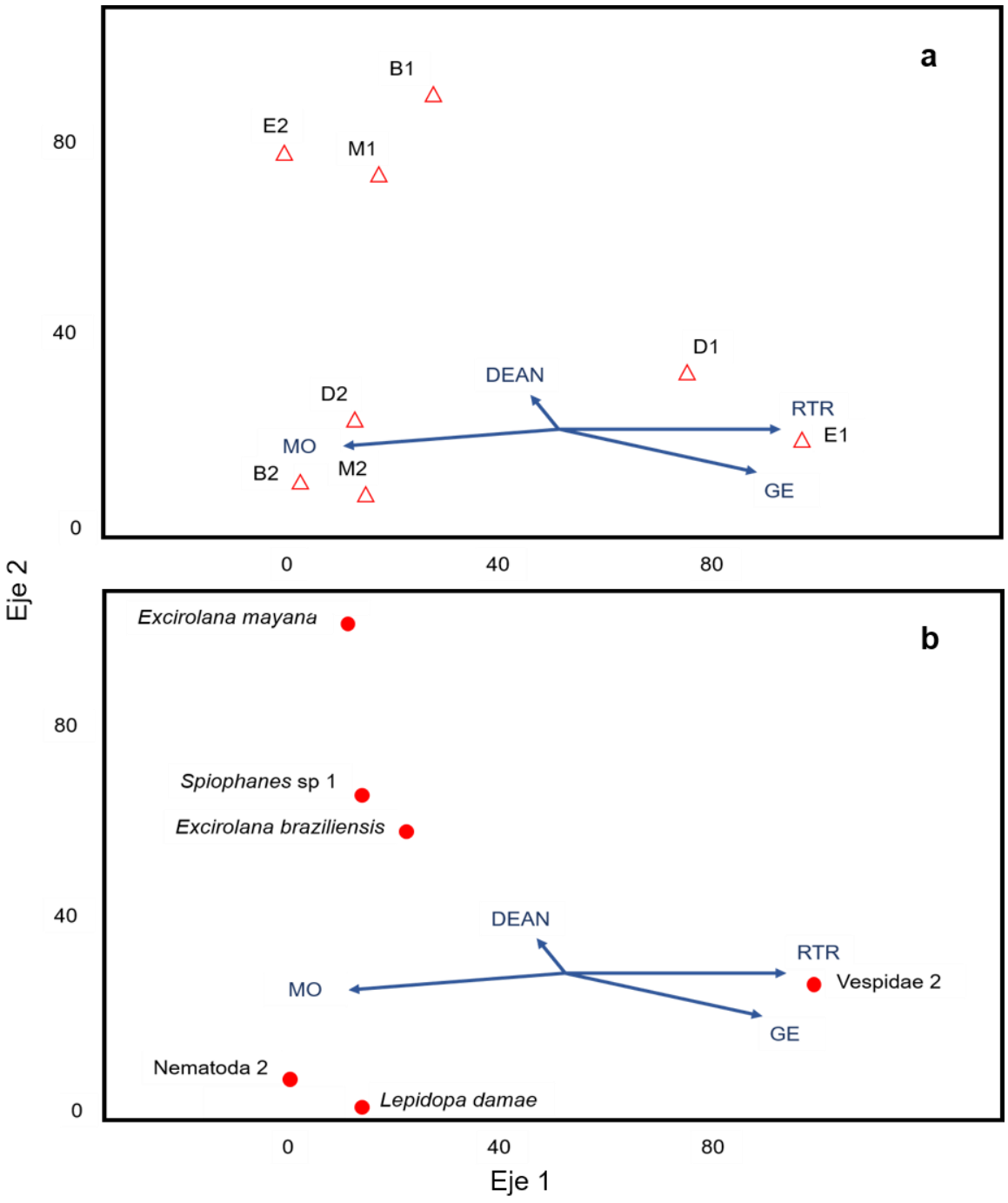


Figura 13. Análisis de correspondencias canónicas (CCA). a) Playas y b) OTUs. Los vectores indican las variables ambientales. Los taxa representadas en el gráfico con sus valores de biomasa b) son: OTU 1 (*E. braziliensis*), OTU 2 (*E. mayana*), OTU 22 (Vespidae 2), OTU 32 (Nematoda 2), OTU 65 (*Spiophanes* sp.1) y OTU 79 (*Lepidopa damae*).

DISCUSIÓN

La hipótesis puesta a prueba en este estudio fue probada parcialmente. Si bien existieron diferencias entre la abundancia de especies, los atributos comunitarios y las variables físico-químicas, no se encontró una relación directa entre el ambiente y la comunidad bentónica intermareal como se esperaba.

Ambiente intermareal de playas en Bahía de La Paz

Las playas Mogote y Datilito, por su cercanía, presentaron características físicas que las hacen parecidas, ambas tienen arenas más finas y perfiles de playas suaves. Encambio Balandra externa y Eréndira presentan características físicas distintas entre ellas. Balandra es una playa de bolsillo y los promontorios que la limitan modifican la circulación y el patrón de corrientes dentro de ella. Eréndira, aunque también es una playa de bolsillo limitada por promontorios, contiene dentro un manglar, recibe aportes de nutrientes de una planta de acuacultivo y está formada de arena y rocas que dan lugar a un hábitat diverso. La dirección del viento es otro factor clave del oleaje incidente que llega a las playas (Short, 1999). En este sentido, las playas similares de Mogote y Datilito reciben de la misma forma el oleaje incidente y no así las playas de Balandra y Eréndira, lo cual suma a la diferencia entre ellas. Velazco-García (2009), con base en estudios geológicos agrupa a Mogote y Datilito en una zona caracterizada por playas amplias asociadas a dunas en forma de cordones y tipo barjanes. Las playas Balandra externa y Eréndira se encuentran en la zona clasificada como dominada por ensenadas y caletas, limitada por acantilados irregulares. Estas diferencias geomorfológicas propician la diferenciación física de las playas.

En general las playas del Este (Balandra externa y Eréndira) presentaron arenas más gruesas que las del Oeste (Mogote y Datilito), esto apoya los trabajos realizados en Bahía de La Paz donde se menciona este patrón

(Nava et al., 1994; Obeso-Nieblas et al., 1993; Velasco-García, 2009). Los valores de permeabilidad de la arena son mayores en playas con arenas más gruesas debido a que el paso del flujo del agua es más efectivo entre los intersticios (Short, 1999). La humedad relativa también se asocia al tamaño de la arena ya que se retiene una mayor humedad en arenas finas que en arenas gruesas (McLachlan & Brown, 2006). En el caso del intermareal de playa Eréndira se observó *in situ* una cantidad considerable de elementos gruesos como restos de conchuelas y a pocos centímetros de profundidad grava, aunque el resto de la arena fue arena fina, lo que hace que se retenga una mayor humedad y que a su vez la filtración pueda ser mayor por los elementos gruesos. La presencia de gravas y arenas medias-gruesas evita que el sustrato sea fácil de penetrar por los organismos que lo habitan (Cupul-Magaña y Tellez-Duarte, 1997), en estos ambientes ocurre una percolación más rápida durante bajamar, lo que evita la retención de agua intersticial y provoca el hundimiento del nivel freático (McLachlan, 1983). En el caso de las playas Balandra externa y Eréndira, las capas de óxido-reducción no se encontraron superficialmente ya que la arena fue gruesa y por consiguiente no permitió la presencia de sedimentos anaeróbicos.

En general el contenido de materia orgánica fue bajo coincidiendo con lo reportado por Ramirez-Torres (2012) en playa Conchalito. McLachlan (1977) reporta que la mayoría de las playas arenosas tienen entre 0.02 y 0.04% de contenido de materia orgánica, coincide con la escasa presencia de materia orgánica en el área. Además, según De La Lanza (1986) y Méndez-Ubach (1986), dicho contenido de materia orgánica en zonas no contaminadas fluctúa entre 0.5 - 5 %, por lo que podemos considerar a estas playas típicas de arenas no contaminadas dado que los porcentajes observados de esta variable están dentro de este intervalo.

Se ha reportado que la humedad del sedimento, así como la arena fina son características que favorecen el desarrollo de las comunidades intermareales las cuales les permite a los organismos construir madrigueras, enterrarse y

encontrar refugio y alimento (Borzone et al., 2003). En nuestro caso las especies más abundantes respecto al total de la comunidad se distribuyeron a lo largo del intermareal, aunque con preferencia en los niveles con mayor humedad.

En la época cálida las características de las playas mostraron que en la Bahía de La Paz siguen una tendencia a presentar pendientes suaves y arenas finas. Este resultado se asocia a oleaje de largo periodo y de poca altura que da lugar aun perfil asociado al verano en otros reportes (Short, 1999; McLachlan & Brown, 2006; Ramírez-Torres, 2012). En cambio, en la época fría, las playas tuvieron una tendencia a estados intermedios a reflectivos con pendientes más inclinadas y periodos de olaje más cortos, relacionados a los vientos más fuertes provenientes del norte predominantes durante esta época (Troyo, 2003). Los perfiles se definen en función de las variaciones estacionales del clima marítimo, además el oleaje es el factor más energético y quien define las características morfológicas (Ramirez-Torres, 2012). Pese a que se trata de playas relativamente protegidas de la acción del oleaje, existen condiciones específicas del área (como la fisiografía, eventos extremos, patrones de viento, climatología) que por su configuración espacial permiten que la energía del oleaje también afecte la zona intermareal de estas playas (Short, 1999).

De acuerdo con los índices morfodinámicos empleados, todas las playas son protegidas y micromareales. Algo que ya se esperaba debido la geomorfología de Bahía de La Paz. Esta se encuentra protegida del oleaje debido a las islas Espíritu Santo, La Partida y San José (Troyo, 2003). Sin embargo, la morfodinámica (reflectiva, disipativa o intermedia) varió entre las playas, lo cual coincide con los reportado por Torres-Alfaro (2010).

El valor alcanzado para el RTR en todas las playas nos indica que dichos ambientes estás más influidos por las mareas. Este resultado concuerda con lo reportado previamente por Torres-Alfaro (2010) qquien comenta que las

playas del sur de la Bahía de La Paz son influidas principalmente por las mareas.

De acuerdo con el índice de Dean (Ω), las playas estudiadas al Este (Balandra externa y Eréndira) tuvieron una morfodinámica reflectiva a intermedia; las playas del Oeste (Mogote y Datilito) resultaron disipativas en ambas épocas. Lo anterior no coincide con lo reportado por Torres-Alfaro (2010) quien comenta que las playas del Oeste, tienden a ser reflectivas con terraza en baja mar (existe una barra moderadamente disipativa unida al frente de playa formando una terraza que emerge en bajamar; la dinámica es bastante similar a las playas reflectivas aunque la playa es bastante disipativa en bajamar); mientras que las cercanas al canal de San Lorenzo (Balandra externa), son intermedias con barras (dinámica compleja y variable: perfil tendido horizontal con barras paralelas a la línea de costa).

No se observaron diferencias significativas entre las épocas respecto a las variables físicas medidas de acuerdo con el análisis de Kruskal-Wallis. Esto no concuerda con Ramirez-Torres (2012) quien encontró diferencias significativas entre las épocas estudiadas. Lo que índica la variación ambiental en las playas de esta bahía. Aunque, Torres-Alfaro (2010) menciona que no encontró variación temporal entre las playas, lo cual coincide con nuestros resultados.

La aplicación de los índices morfodinámicos se ve limitada en playas donde existe modificación del patrón de circulación observado en playas arenosas expuestas, sobretodo cuando es una circulación celular en playas protegidas en las cuales la topografía es la variable que determina las características generales (Short & Masselink, 1999; Masselink & Pattiaratchi, 2001). La categorización en la exposición y la morfodinámica de las playas estudiadas en este trabajo debe ser revisada más adelante a detalle, ya que debido a lo dinámico de las playas arenosas y a la limitada aplicación de los índices morfodinámicos (por tratarse de playas protegidas), la evaluación instantánea

de un rasgo dinámico nos puede conducir a un mal diagnóstico del verdadero estado físico (Torres- Alfaro, 2010; Travers, 2007).

Estructura del macrobentos intermareal

Debido a la gran diversidad de organismos y falta de taxónomos expertos disponibles, los organismos no fueron identificados hasta el nivel de especie, sino que los taxa fueron reconocidos a distintos niveles taxonómicos (Anexo 1). Numerosos estudios de monitoreo que se abordan a niveles de comunidades de organismos pequeños trabajan con niveles de clasificación más generales con unidades taxonómicas operativas (OTU) (Lindegart, 2001; Warwick & Clark, 1993).

Los grupos faunísticos encontrados en estas playas (Anexo 1) coinciden con los grupos taxonómicos reportados a nivel mundial (McLachlan & Defeo, 2013) y para otras playas de esta bahía (Angeloni del Catillo, 2003; Chávez-Hidalgo, 2006; Torres et al., 2010; Ramírez-Torres, 2012). Hubo dos hallazgos interesantes durante la identificación de los invertebrados. Se encontró una especie de crustáceo cuya distribución no se registra para el estado, *Lepidopa damae*, lo que sugiere una posible ampliación de distribución que se tendría que estudiar más a fondo. También se encontró un crustáceo peracárido del género *Platysphaera* que no se había reportado anteriormente como parte de la macrofauna bentónica intermareal.

En general el grupo más abundante fue el de los crustáceos. En estudios de playas expuestas esta abundancia se asocia al hecho de que son especies generalistas y sobreviven en ambientes rigurosos y playas reflectivas (Dexter, 1983, Defeo et al., 2001; Defeo et al., 2009; Holland, 1978; McLachlan y Brown, 2006; Wu, 1998). En este caso, aunque estamos tratando con playas protegidas, coincide que la mayor riqueza y abundancia de crustáceos se observó en las playas con morfodinámica intermedia-reflectiva (Balandra externa y Eréndira). La alta abundancia de algunas

especies responde a las características locales de las playas estudiadas. De acuerdo con Cardoso et al., (2012), una disminución en la longitud de la playa junto con condiciones de pendiente más pronunciada y arena gruesa parece afectar positivamente a especies de crustáceos como *Excirolana braziliensis, Excirolana armata y Atlantorchestoidea brasiliensis*, lo coincide con los crustáceos del género Excirolana presentes en altas abundancias en estas playas. Por sus historias de vida, los crustáceos tienen ventaja sobre los otros invertebrados debido a sus estrategias de vida: se alimentan de una amplia variedad de fuentes, desde materia en suspensión, detritos, algas, madera, otros animales o carroña, presentan alta movilidad y un elevado potencial reproductivo; cuando las condiciones son adecuadas, pueden producir una camada a la semana (Thiel & Hinojosa, 2009). En contraste, los poliquetos y los moluscos son especialistas, pues tienden a dominar ambientes benignos como playas protegidas, playas ultradisipativas y planicies de marea (Dexter, 1983, McLachlan & Brown, 2006). Lo anterior no se ajusta a los resultados obtenidos para estas playas pese a que son playas dominadas y modificadas por las mareas de acuerdo con el RTR. Los moluscos y poliquetos no fueron los grupos mas abundantes como se hubiese esperado.

Las familias de poliquetos encontradas en estas playas fueron Spionidae, Magelonidae, Nereididae, Capitellidae, Cirratulidae, Dorvilleidae. Esto coincide con lo reportado por Bastida-Zavala, 1991; Chávez-Hidalgo, 2006; Angeloni del Castillo, 2003; Ramírez-Torres, 2012, quienes han reportado como abundantes estos poliquetos en diferentes playas de Bahía de La Paz.

Los Spionidae son de las familias más diversas y abundantes, dominando fondos blandos de aguas someras, pueden alimentarse del sedimento y cambiar de hábitos de suspensión a depósito; se han considerado selectivos de depósito superficial, de suspensión o de ambos en la interfase sedimento-agua (Dauer & Coner, 1981) también tienen preferencia por arenas calcáreas, lo cual podría ser la razón de que se encontraran en playa

Balandra externa; las mayores abundancias fueron de *Spiophanes* sp. en playa Datilito. De León-González et al., (2009), comentan que “los poliquetos de la familia Magelonidae son de vida libre y se distribuyen principalmente en zonas litorales, son excavadores adaptados a vivir en madrigueras de lodo y arena, son consumidores de depósito de superficie y liberan gametos a la columna de agua. Nereididae es la familia con el número de especies más abundante, los hábitos alimenticios son por consumo directo del sedimento, fragmentación de frondas algales, depredación de otros invertebrados e incluso han implementado estrategias como simbiontes de cangrejos ermitaños para alimentarse de su hueva. Capitellida es la familia de poliquetos habitantes típicos de fondos blandos, su abundancia tiene importancia en la energética del ambiente. Viven enterrados en la arena y se alimentan de la materia orgánica del sedimento. Son abundantes en la infauna cuando hay suelos enriquecidos orgánicamente por ello son útiles en la determinación de contaminación. Cirratulidae constituyen un componente importante de las comunidades bénticas intermareales y submareales por su abundancia; habita en el sedimento, bajo rocas o conchas, se asocia a bancos de bivalvos, algas, praderas de fanerógamas marinas. Pueden formar galerías desde simples hasta muy complejas. Dorvilleidae son comunes en la zona intermareal, de vida libre, comensales o parásitos de otros invertebrados. Las especies de esta familia han sido consideradas carnívoras y herbívoras, son oportunistas y proliferan en ambientes ricos en materia orgánica. Respecto a la reproducción tienen sexos separados, aunque el hermafroditismo es común”. Los poliquetos Magelonidos se encontraron en playa Balandra externa y también en playa Datilito, al liberar gametos en la columna de agua probablemente estos puedan llegar por acción de las corrientes, oleaje y mareas al resto de las playas y encontrarse en toda la bahía. En el caso de los Nereididos, las playas de Bahía de La Paz son ambientes propicios para ellos pues fueron los poliquetos más abundantes, sobretodo en Balandra externa y Mogote. Dicha abundancia podría ser

debida a las estrategias de alimentación que presentan. Los poliquetos Capitelidos se encontraron en bajas abundancias por lo que en este sentido podríamos considerar que estamos tratando con arenas no contaminadas o enriquecidas con materia orgánica. Pese a que tienen hábitos oportunistas, tanto los poliquetos Cirratulidos como Dorvilleididos fueron los poliquetos menos abundantes en las playas estudiadas en esta investigación.

Del total de OTUs observados en este trabajo, solo dos especies estuvieron presentes en las cuatro playas y en ambas épocas (*Excirolana brazileiensis* y Talitridae), probablemente estas especies sean las que presentan mejor adaptabilidad al dinámico sistema de playas arenosas. Scapini (1988) postula que, los anfípodos talítridos y algunos isópodos de playas arenosas heredan un conjunto de posibles respuestas orientativas, de las cuales adoptan las más apropiadas para las condiciones en que se encuentran, junto con las capacidades para aprender a modificar las respuestas elegidas según las circunstancias. Más allá de la capacidad de adaptar el comportamiento a la orientación de la línea de costa, la pendiente, el rango de mareas y otras características del entorno físico, la mayoría de los miembros de la macrofauna parecen tener, en reserva, una respuesta de escape que anula otras respuestas de orientación en tiempos breves. El hecho de que solamente dos especies hayan podido distribuirse en todas las playas que son físicamente distintas, también habla de la heterogeneidad ambiental.

Se observó una variación temporal en el conjunto de los descriptores comunitarios. Aunado a lo anterior, se encontraron 15 especies exclusivas de la época cálida y 39 de la época fría, lo que es un indicio del cambio en la estructura de la comunidad en el tiempo debido a sus historias de vida. Respecto a la riqueza y densidad, estas fueron mayores en la época fría. En la época cálida fue mayor la biomasa y diversidad. De acuerdo con Torres-Alfaro (2010), la riqueza de especies tendió a ser mayor en invierno que en

verano. Mientras que la densidad siguió el patrón inverso, siendo mayor en verano que en invierno. Ambos resultados los asocia a la variación estacional presente en el ambiente de la bahía, aunque reporta que no hay una variación comunitaria significativa.

Algunas especies de invertebrados en playas templadas se reproducen en distintas épocas del año (Dexter, 1985; Holland 1978) y como consecuencia, la estructura de la comunidad intermareal varia temporalmente dependiendo del reclutamiento y de la mortalidad de las especies dominantes (Dexter, 1979). Por lo tanto, la variación temporal de la infauna y sus causas son importantes para la estructura el bentos intermareal.

En cuanto a la distribución de la fauna del macrobentos intermareal, los Crustáceos fueron el grupo más abundante de todos y estuvieron presentes a lo largo del intermareal, desde el nivel seco hasta la zona más húmeda. Aunque tuvieron preferencia por zonas con mayor humedad. Lo anterior no coincide con lo reportado por López-Uriarte (1984) y Ramirez-Torres (2012) quiénes mencionan que los anfípodos e isópodos (*Tylos* sp. y *Excirolana* sp.) se encuentran con mayor frecuencia en la franja seca. En este estudio *Tylos punctatus* estuvo principalmente en la zona seca, aunque se encontró a lo largo del intermareal en menores abundancias. El patrón de comportamiento reportado para el género Tylos se menciona que generalmente sale de sus madrigueras pendiente abajo para alimentarse cuando la marea baja y sube nuevamente a medida que sube la marea (Brown, 1996). Existe un patrón definido de distribución horizontal de la macrofauna asociada a playas arenosas donde la abundancia de los individuos disminuye desde el supralitoral hacia los niveles inferiores del intermareal mientras que el número de especies aumenta en esa misma dirección (Dahl, 1953). Lo anterior no coincide con nuestros resultados ya que la mayor abundancia de individuos se encontró en los niveles inferiores del intermareal de las playas estudiadas.

Respecto a los insectos, las zonas con mayor abundancia fueron los niveles con menor humedad (A y B). Esto coincide con lo reportado por López-Uriarte (1994) y Ramirez-Torres (2012), ya que mencionan que la franja seca o nivel superior se caracteriza por la presencia de Coleopteros y Dípteros. En el caso de las playas de esta bahía los Dipteros y Coleopteros se encontraron en las franjas medio húmedas y secas respectivamente.

Las diferencias en el número de organismos encontrados en las franjas pueden estar relacionadas con una heterogeneidad de recursos, lo que genera un mosaico dinámico de parches de hábitat en la playa (Haynes & Quinn, 1995).

La riqueza y diversidad en el área fueron altas considerando que sólo se estudiaron cuatro playas. Dexter (1983) recolectó 78 especies a lo largo de 84 playas de Australia (Wu, 1998). Angeloni del Castillo (2003), reportó 85 OTU y una diversidad de 3.4 bits/ind para playas de esta bahía. Ramirez-Torres (2012) obtuvo una riqueza de 101 OTUs y diversidad de 3.49 bits/ind para playa Conchalito. En general a nivel mundial se han reportado a las playas expuestas como playas altamente abundantes, aunque poco ricas y diversas (McLachlan & Dorvlo 2005). En el caso de las playas protegidas de esta bahía, en este estudio, resultaron ser poco abundantes, aunque ricas 79 OTUs y diversas 2.80 bits/ind.

Relación ambiente biota

El estado morfodinámico de Dean y el contenido de materia orgánica determinaron la comunidad en las playas de Mogote, Datilito y Balandra externa. El Rango Relativo de Marea determinó a la comunidad en playa Eréndira que fue, además, la playa más rica, diversa y equitativa. Eréndira fue la playa que presentó mayor contenido de arenas gruesas, pendientes más pronunciadas y una morfodinámica con tendencia a estados intermedios-reflectivos. Lo anterior contradice la hipótesis de severidad

ambiental multicausal (Brazeiro, 2001) que predice un aumento en los descriptores de la comunidad de playas reflectivas con arenas gruesas y pendientes pronunciadas hasta playas disipativas con arena fina y pendientes suaves. De acuerdo con la Hipótesis de la Exclusión del Swash (McLachlan *et al.,* 1993), las playas con poca pendiente y arenas más finas tienen mayor diversidad y abundancia de organismos. Por lo que hubiésemos esperado que Mogote y Datilito fueran las playas con mayores valores de riqueza y diversidad, sin embargo, esto no fue así, por el contrario, resultaron ser las playas con menor riqueza, abundancia y diversidad. Ello difiere de los hallazgos reportados a nivel mundial donde se ha reportado una mayor abundancia y riqueza en ambientes disipativos (McLachlan et al., 1993). El grado de exposición al oleaje muestra ser el principal factor que controla la diversidad y abundancia de organismos en las playas, donde el factor clave es cuan disipativa es una playa (Nelson, 1993). La altura de la ola y la pendiente suelen ser las variables principales que controlan la macrofauna intermareal (Wu, 1998).

Cardoso et al., (2012) atribuye la alta diversidad y equidad en ambientes reflectivos a que hay una prevalencia de algunas especies que corresponden a la mayor parte de la abundancia total de macrofauna que domina los recursos disponibles, lo que resulta en una menor diversidad. La contribución de las especies dominantes es menor que la abundancia total de la macrofauna, ya que el recurso es compartido por un número menor de especies, lo que aumenta la diversidad y la uniformidad.

Respecto a la biomasa se observó que las playas del Este (Balandra externa y Eréndira), que son las más pequeñas, fueron las que tuvieron la mayor biomasa. En el caso de Balandra externa es una playa de bolsillo cuya alta biomasa podría asociarse a un ecosistema semicerrado con alta productividad primaria, debida a las corrientes que entran por el canal de San

Lorenzo y traen consigo nutrientes. Lo anterior contradice lo que encontraron Cardoso et al., (2012) quienes observaron mayor biomasa en playas más largas, esto lo asociaron a playas más protegidas/disipativas. Lastra et al., (2006) sugirieron que la menor biomasa de la macrofauna en las playas de bolsillo está asociada con el efecto de los promontorios en la circulación del agua de las playas pequeñas. Este efecto aumenta la velocidad de la corriente de resaca y la erosión de la playa, lo que afecta el transporte hacia el mar de los sedimentos de las playas, los nutrientes y los organismos (Donn, 1987, Short, 1996, Brazeiro, 1999). Este transporte inter-playa reducido o ausente indujo a Deidun y Schembri (2008) a considerar las playas de bolsillo como islas ecológicas: en las islas maltesas donde realizaron su estudio. Los organismos que viven en una playa de pendiente suave están sujetos a flujos de agua menos enérgicos que aquellos en las playas más empinadas (McLanchlan & Defeo, 2013). Por esta razón los organismos que se encuentran asociados a hábitat energéticos como las playas reflectivas requieren de estrategias para sobrevivir como condición corporal más robusta lo que a su vez se traduce en alta biomasa, como es el caso de la playa Balandra externa en donde las condiciones de estado intermedio-reflectivo propician una mayor biomasa.

Con el análisis de clasificación se observó que Eréndira se separó debido a las especies que comparte y que además son las que presentan las mayores biomasas (Vespidae 2, *Callianassa* sp 1, *Callianassa* sp 2 y *Nerita scabricosta*). Balandra externa en la época fría se separó debido a las especies *Eurydice caudata, Hippa pacifica*, Nematoda 2 y Veneridae 2, que son las especies exclusivas de esta época y playa. Estos grupos definieron la separación de las playas estudiadas y las épocas. Mogote y Datilito en la época fría son muy parecidos en cuanto a la biomasa de las especies que comparten. *Lepidopa damae* es una especie que solo se encuentra en Mogote 2 por ello se separa del resto de las especies.

El CCA también mostró que el grado de exposición tuvo una influencia fuerte sobre los crustáceos de hábitos menos bentónicos como *Eurydice caudata* también estuvo presente en sedimentos con alto contenido de materia orgánica. La especie *Excirolana* sp. fue influenciada por la marea ya que tiene preferencia por las playas dominadas por la marea. *Spiophanes* sp., *Excirolana braziliensis* y el crustáceo de la familia Talitridae se ven influidos por la morfodinámica de la playa.

Si bien, las características físico-químicas exploradas en esta investigación no explican del todo la estructura comunitaria, por tener la limitante de ser un estudio puntual a corto plazo y con una matriz de datos que explica solo el 2 % de la “realidad” biológica, son un primer acercamiento en la exploración de posibles patrones y procesos que definen la estructura de la comunidad bentónica intermareal en playas protegidas de Bahía de La Paz.

CONCLUSIONES

Contrario a lo que se esperaba, las playas reflectivas y no las disipativas, fueron las más ricas, diversas y abundantes. En la época fría existe una mayor abundancia, riqueza y diversidad de organismos intermareales. Los cambios ambientales de una época a otra influyen en la estructura de la comunidad, aunque también intervienen las estrategias biológicas de las especies.

La playa con una morfodinámica menos disipativa (Balandra externa) resultó con mayor biomasa y abundancia.

Las variables ambientales que condicionaron la estructura de la comunidad bentónica de la macroinfauna intermareal en las playas estudiadas en la Bahía de La Paz, fueron el Rango Relativo de Marea, el contenido de materia orgánica y el estado morfodinámico disipativo, intermedio o reflectivo.

De los 79 OTU descritos, sólo *Excirolana braziliensis* y el anfípodo Talitridae se encontraron en las cuatro playas, lo que se entiende como resultado del cambio permanente ambiental de la zona intermareal de las playas y la amplia distribución zoogeografica de estas especies. Si bien las playas de esta bahía tienen poca abundancia de organismos, son playas ricas y diversas.

RECOMENDACIONES

Para futuros estudios en playas protegidas se recomienda utilizar otras variables que expliquen mejor la relación entre el ambiente y las especies, así como la exploración de otros índices morfodinámicos y de diversidad. Tal es el caso de el gradiente de salinidad estudiado por Lercari & Defeo (2006) que les permitió encontrar evidencia del aumento en la riqueza de especies y la abundancia total de macrofauna desde estuarios hasta playas oceánicas arenosas.

En cuanto al muestreo valdría la pena considerar tener un mayor número de muestra para poder determinar la representatividad del muestreo. Aunque se necesita considerar las restricciones logísticas por el tiempo, dinero y esfuerzo que implica realizar un muestreo exhaustivo de un año completo caracterizado para definir los patrones y dar explicaciones a fenómenos que se puedan expresar con una serie de tiempo mayor. Un mayor número de muestra garantiza los supuestos de técnicas estadísticas robustas, aunque el procesamiento implica un esfuerzo logístico considerablemente alto.

La mayoría de los trabajos comparan regiones sujetas a un rango de mareas uniforme, razón por la cual no se ha evaluado en forma robusta el rol de las mareas como agente de variación en la abundancia y estructura de comunidades de playas arenosas (Defeo & McLachlan, 2005). En este sentido valdría la pena considerar evaluar para futuros estudios playas arenosas protegidas con distinto rango mareal.

Es necesario continuar con la línea base de conocimiento ecológico de las playas protegidas ya que responden a variables ambientales distintas a las playas expuestas al mar abierto. En particular en Bahía de La Paz, por ser sistemas que cambian acorde a los cambios locales terrestres y marinos en la línea de costa, los cuales son acelerados y modificados por el cambio de uso de suelo para actividades turísticas, industriales y habitacionales.

Es urgente el desarrollo de conocimiento taxonómico de las especies que habitan las playas, ya que la ignorancia de la identidad específica impide el desarrollo de estrategias de atención puntual para los cambios en la comunidad bentónica.

BIBLIOGRAFÍA

Amaral, A.C.Z., Denadai, M.R., Turra, A., Rizzo, A.E. 2003. Intertidal macrofauna in Brazilian subtropical sandy beach landscapes. *Jour. of Coast. Res.,* 35, 446–455.

Arruda, E.P., Amaral, A.C.Z. 2003. Spatial distribution of mollusks in the intertidal zone of sheltered beaches in southeastern of Brazil. *Rev. Bras. de Zool.,* 20, 291–300.

Angeloni del Castillo, P. E. 2003. Impacto del uso recreativo sobre la fauna macrobentónica de las playas arenosas de la Bahía de La Paz. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Intituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S., México. 95 p.

Bastida-Zavala, J. R. 1991. Poliquetos (Annelida: Polichaeta) del sureste de la Bahía de La Paz, B. C. S. México: Taxonomía y aspectos biogeográficos. Tesis de Licenciatura. Universidad Autonóma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S., México. 110 p.

Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. 2011. Spatial analysis of ecological data. In *Numerical ecology with R* (pp. 227-292). Springer, New York, NY.

Borzone, C.A., Souza, J.R.B. & Soares, A.G. 1996. Influencia de las morfodinámica sobre la estructura de las comunidades intermareales y submareales de la macrofauna de playas arenosas subtropicales. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 69 (4): 565-577.

Borzone, C. A., S. G. Melo, K. V. Rezende, R. Vale & R. Krul. 2003. Macrobenthic intertidal communities from wave to tide dominated beach environments. A case study in two Brazilian beaches. *J. Coast. Res*., 35: 472-480.

Brazeiro A. 1999. Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 72, 93-105.

Brazeiro, A. 2001. Relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: what are the underlying factors? *Mar. Ecol. Prog. Ser*., 224: 35-44.

Briggs, J. C., & Bowen, B. W. (2012). A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. Journal of Biogeography, 39(1): 12-30.

Brusca, C. R. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona. 2da. ed. Tucson, AZ., 513 p.

Cardoso, S.R., Mattos, G., Caetano, C.H.S., Cabrini, T.M.B., Galhardo, L.B. & Mereis, F. 2012. Effects of enviromental gradients on sandy beach macrofauna of a semi-enclosed bay. *Mar. Ecol*., 33: 106-116.

Chávez-Hidalgo, A. 2006. Comunidad de Poliquetos (Annelida: Polycheata) en la zona intermareal en “El Mogote”, Bahía de La Paz B. C. S., México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autonóma de Baja California Sur, México., 59 p.

Coan, V.C. & Valentich-Scott, H.P. 2012. Bivalves seashell of the Tropical West America Santa Barbara Museum of Natural History. 1258 p.

Cupul-Magaña, L. A & M. A. Téllez-Duarte. 1997. Variaciones espacio temporales 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 Pelícano, B.C. *Cienc. Mar*., 23 (4): 419-434.

Dahl, E. 1953. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. Oikos, 4: 1-27.

Dauer, D.M. & W.G. Coner. 1981. Effects of moderate sewage input on benthic polychaete population. *Estuar. Coast. Mar. Sci*., 10: 335-346.

Defeo, O., J. Gómez & D. Lercari. 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab Emerita brasiliensis in Uruguay. *Mar. Ecol. Progr. Ser.,* 212: 159-170.

Defeo, O. & McLachlan, A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-escale analysis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.,* 295:1-20.

Defeo, O., Jaramillo, E. y Lyonnet, A. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on the Atlantic coast of Uruguay. *Journ. of Coast. Res*., 8: 830-839.

Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman D.S., Schlacher T.A., Dugan J., Jones A., Lastra M. & Scapini F. 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuar. Coast. Mar. Sci*., 1-12.

Defeo, O. & McLachlan, A. 2013. Global patterns in sandy beach macrofauna: Species richness, abundance, biomass and body size. *Geom.*, 199: 106-114.

Deidun, A. & Schembri, P.J. 2008. Long or short? Investigating the effect of beach length and other environmental parameters on macrofaunal assemblages of Maltese pocket beaches. *Estuar. Coast. Mar. Sci*., 79: 17-23.

De La Lanza, G. 1986. Materia orgánica en los sedimentos del sistema lagunar Huizache y Caimanero: Importancia, comportamiento y significado de modelos de predicción. *An. Inst. Cien. Mar y Limnol. UNAM*, 13: 251-286.

De León-González, J. A., J. R. Bastida-Zavala, L. F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera. S.I. Salazar-Villejo, & V. Solís-Weiss. 2009. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de León, México., 737 p.

Dexter, D. M. 1983. Community structure of intertidal sandy beaches in New South Wales, Australia. 461-472. En: A. McLachlan y T. Erasmus (eds.). Sandy Beaches as Ecosystems. W. Junk, The Hague.

Donn J.E. 1987. Longshore distribution of *Donax serra* in two log spiral bays in the Eastern Cape, South Africa. *Mar. Ecol. Progr. Ser.,* 35: 217–222.

Eleftheriou, A. 2013. Methods for the Study of Marine Benthos. Wiley Blackwell.467 p.

Eliot, M.J., Travers, A. & Eliot, I. 2006. Morphology of a low-energy beach, Como Beach, Western Australia. *J. Coast. Res*., 22(1): 63-77.

Emery, K. O. 1961. A simple method of measuring beach profiles. *Limnol. Oceanogr*. 6: 90-93.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & RYAN, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Pal. Elec*., 4(1):9.

Herrera-Moreno, A. 2000. La clasificación numérica y su aplicación en la ecología. Instituto Tecnológico de Santo Domingo. 88 p.

Haynes, D. & Quinn, G.P. 1995. Temporal and spatial variability in community structure of a sandy intertidal beach, Cape Paterson, Victoria, Australia. *Mar. Freshwater Res*., 46: 931-942.

Holland, A.F., 1978. The community biology of intertidal macrofauna inhabiting sandbars in the north inlet area of South Carolina, USA. *Ecology of Marine Benthos*. The Belle W. Baruch Library in Marine Science, Coull C. (Ed), 6: 423-438.

Holmes, N. A & McIntyre, A. D. 1984. Methods for the study of marine benthos. I.B.P. Handbook. Blackwell, London, 16: 387.

Jackson, N.L., Nordstrom, K.F., Eliot, I. & Masselink, G. 2002. Low-energy sandy beaches in marine and estuarine environments: a review. *Geom.*, 48: 147-162.

Jaramillo, E. 1987. Community ecology of Chilean sandy beaches. Ph.D. Dissertation, University of New Hampshire, Durham, U. S. A 216 p.

Jaramillo E., Duarte C. y Contreras H. 2000. Sandy beach macroinfauna from the coast of Ancud, Isla de Chiloé, southern Chile. *Rev. de Hist. Nat*., 73: 771-786.

Jiménez-Illescas, A. R., M. Obeso- Niebla & D. A. Salas de León. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B. C. S. En: Urbán-

Ramírez, J & M. Ramírez-Rodríguez (eds) La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación. UABCS. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas y Scripps Institition of Oceanography. 31-42.

Lance, G.N. & Williams, T. 1967. A general theory of classification sorting strategies. Hierarchical systems. *Comp. Jour.,* 9:373-380.

Lastra M., de La Huz R., Sánchez-Mata A.G., Rodil I.F., Aerts K., Beloso S. & López J. 2006. Ecology of exposed sandy beaches in northern Spain: environmental factors controlling macrofauna communities. J. Sea Res., 55: 128-140.

Legendre, P. & Legendre, L. 2003. *Numerical Ecology*. Elsevier. 839 p.

Lercari, D., Defeo, O. & Celentano, O. E. 2002. Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Mar. Pollut. Bull*., 44: 1392-1399.

Lercari, D., & Defeo, O. 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. Estuarine, *Coast. and Shelf Sci*., 68, 27–35.

Lindegart, M. & M. Hoskin. 2001. Patterns of distribution of macro- fauna in different types of estuarine, soft sediment habitats adjacent to urban and non-urban areas. *Estuar. Coast. Mar. Sci*., 52: 237-247.

López-Uriarte, E. 1994. *Infauna de dos playas arenosas adyacentes a Punta Cabras (B. C., México) y su relación con el "Corredor Migratorio del Pacífico"*. Tesis Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México., 107 p.

López-López, S.G. 2013. Caracterización física y evaluación del impacto antropogénico en los principales humedales de manglar en la Bahía de La Paz, Baja California Sur. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, Baja California Sur, México. 137 p.

Masselink, G. & Short, A.D. 1993. The effect of tide rango on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *Jour. Of Coast and Shelf Sci.,* 9:785-800.

Masselink, G. & Pattiaratchi, C.B. 2001. Seasonal changes in beach morphology along the sheltered coastline of Perth, Western Australia. *Mar. Geol*., 172: 42-263.

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. 1980. The definition of sandy beaches in relation to exposure: A simple raiting system. *South African J. Sci*., 76: 137-138.

McLachlan, A. & Lewin, J. 1981. Observations on surf phytoplankton blooms along the coasts of South Africa. *Bot. Mar.,* 24(10): 553-557.

McLachlan, A. 1983. Sandy Beach Ecology: A review. Sandy Beaches as Ecosystems. eds. McLachlan, A. & T. Erasmus. Developments En: Hydrobiology. Dr W. Junk Publishers: 321-380 p.

McLachlan, A., De Ruyck, A. & Hacking, N. 1996. Estructura comunitaria de playas arenosas: patrones de diversidad y zonación en relación al rango de marea y latitud. *Rev. Chilena Hist. Nat*., 69(4): 451-467.

McLachlan, A. & Dorvlo, A. 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *J. Coast. Res.,* 21(4): 674-687.

McLachlan, A. & Brown, A. 2006. The Ecology of Sandy Shores. Academic Press Elsevier. 2nd ed. South Africa. 373 p.

McLachlan, A. & Defeo, O. 2013. *Coastal Beach Ecosystems*. Encyclopedia of Biodiversity. Second edition, 2: 128-136.

McCune, B. & Grace, J. 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Sofware Desing. 306 pp.

Méndez-Ubach, M. N., V. Solis–Weiss & A. Carranza- Edwards. 1986. La importancia de la granulometría en la distribución de organismos

bentónicos. Estudio de Playas del Estado de Veracruz, México. Anal. *Inst. Cienc. Mar Limnol.,* 13(3): 45-56.

Moreno, C.E. 2001. *Métodos Para Medir La Biodiversidad*. Serie Manuales y Tesis SEA. 1: 84.

Nava-Sánchez, E. H., F. Salinas-González, R. Cruz-Orozco, S. Rueda-Fernández & L. Godínez-Orta. 1994. Beach profile and their relation to waves and grain size at the southern tip of the peninsula of Baja California., Mexico. *Invest. Mar. CICIMAR*, 9(1): 25-41.

Nelson, W.G. 1993. Beach restoration in the southeastern US: environmental effects and biological monitoring. *Ocean & Coastal Manag*., 19: 157-182.

Obeso-Nieblas, M. 2003. Variabilidad espacio-temporal de las condiciones oceanográficas de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S., México.

Peterson, C. H. 1998. Intertidal zonation of marine invertebrates in sand and mud. *Am. Scient.,* 79: 236-249.

Ramírez-Torres, A. 2012. Variación espacio-temporal de la comunidad macrobentónica del intermareal de la playa “El Conchalito”, B.C.S., México. Tesis de Maestría. La Paz, B.C.S., México. 89 p.

Rodil I.F., Lastra M. y J. López. 2006. Macrofauna community structure and biochemical composition of sedimentary organic matter along a gradient of wave exposure in Sandy beaches (NW Spain). *Hydrob.,* 579: 301-316.

Romero-González, A. 2012. Caracterización ecológica del macrobentos de la zona intermareal de dos playas arenosas en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. 59 p.

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 p.

Salazar-Vallejo, S. I., De León, J.A. & Salaices, H. 1998. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México., 212 p.

Scapini, F. 1988. Heredity and learning in animal orientation. *Mon. Zool. Italiano,* (NS) 22: 203-234.

Short, A.D. 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Rev. Chilena Hist. Nat*., 69: 589–604.

Short, A.D., 1999. Handbook of Beach and Shoreface Morphodyanmics. West Sussex, UK: Wiley. 376 p.

Solís-Marín, F.A., Reyes-Bonilla, H., Herrero-Pérezrul, M.D., Arizpe-Covarrubias, O., & Laguardia-Figueras, A. 1997. Sistemáticas y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. Cienc. Mar., 23(12): 249-263.

Tarazona, J., Paredes, C. & Igreda, M. 1984. Estructura del macrobentos en las playas arenosas de la zona de Lima, Perú. *Rev. Cienc. UNMSM* 74(1): 103-116.

ter Braak, C. J. F. 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience*, 1(2): 127-140.

Timeanddte.com. (1995-2018). Climate & Weather Averages in La Paz, Baja California Sur., México. Recuperado (https://www.timeanddate.com/weather/mexico/la-paz/climate) fecha de consulta: 2 de marzo de 2018.

Thiel, M. & Hinojosa, I. 2009. Peracarida-Anfípodos, Isópodos, Tanaidáceos & Cumáceos. 671-738

Torres-Alfaro, G. M. 2010. Ecología de la taxocenosis de peracáridos macrobentónicos en playas arenosas protegidas: análisis multiescala de los patrones ecológicos y consideraciones para el manejo

sustentable. Tesis Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. (México).176 p.

Torres, G., Lercari, D., Martínez, G., De la Cruz, G. & Defeo, O. 2010. Ecología comunitaria en playas arenosas protegidas. Avances Sobre Investigaciones Marinas y Acuícolas en el Pacífico Central Mexicano. 101-113 p.

Travers, A. 2007. Low-energy beach morphology with respect to physical setting: A case study from Cockburn Sound, Southwestern Australia. J. Coast. Res., 23: 429-444.

Troyo-Dieguez, S. 2003. Oleaje de viento y ondas de infragravedaden la zona costera de Baja California Sur. Tesis de doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S., México. 211 p.

Velasco-García, J.A. 2009. Ambientes geológicos costeros del litoral de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Intituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S., México. 83 p.

Walkey, A. & Black, I. A. 1934. An Examination of Degtjareff Method for Determining Soil Organic Matter and a Proposed Modification of the Chromic Acid Titration Method. *Soil Sci*., 37: 29-37.

Warwick, R.M. & K.R. Clark. 1993. Comparing the severity of disturbance. A meta-analysis of marine macrobent hic community data. Mari. Ecol. Progr. Ser., 3: 221-231.

Wright, L.D., Roberts, H.H., Coleman, J.M., Kupfer, R.L., & Bowden, L.W. 1973. Process-form Variability of multiclass coasts: Baja California. Coastal Studies Institute, Louisiana State University, Technical report No. 137.

Wu, J. 1998. The Distribution of Benthic Infauna in the Nearshore Zone of Adelaide's Northern Metropolitan Coast. Thesis of the Masters of Ecology and Management, University of Adelaide, Australia, 71 pp.

Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Third edition. Prentice-Hall International, Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 662 p.

Zuur, A.F., Leno, E.N. & Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evolut.*, 1: 3-14.

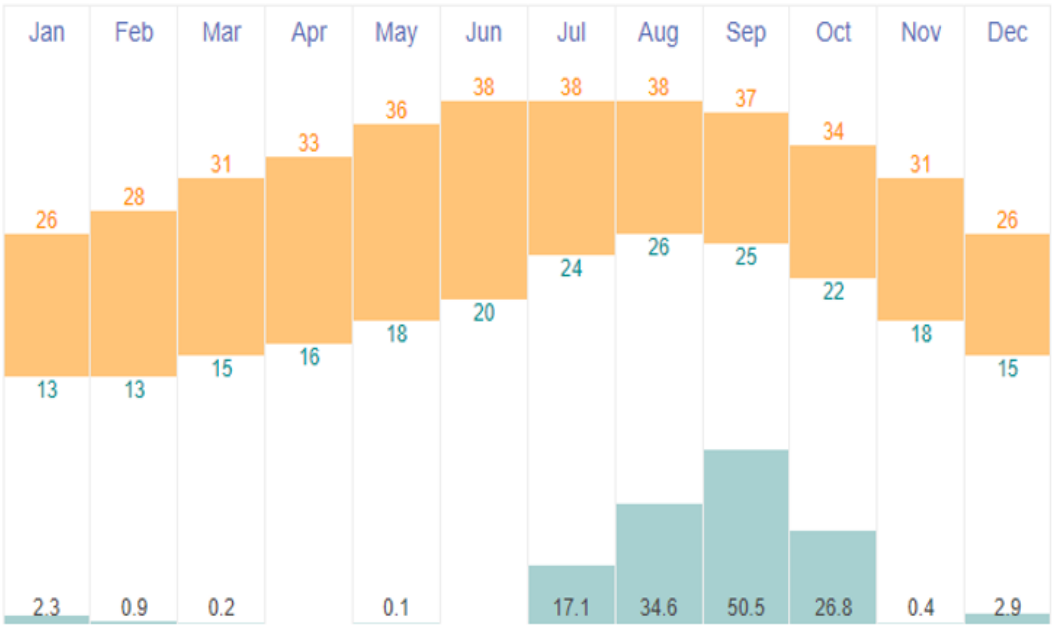
ANEXOS

Anexo 1. Lista taxonómica de especies encontradas en las cuatro playas arenosas de Bahía de La Paz, B.C.S.

Phylum	Subphylum	Clase	Subclase	Orden	Familia	Género	OTU
Annelida		Clitellata 1					Clitellata 1
		Clitellata 2					Clitellata 2
		Polychaeta					Polychaeta 1
							Polichaeta 2
				Aciculata	Dorvilleidae		Dorvilleidae
					Glyceridae		Glyceridae
					Nereididae	Nereididae sp.1	Nereididae
						Nereididae sp. 2	Nereididae 2
				Canalipalpata		Aonides sp.1	Aonides sp. 1
					Magelonidae		Magelonidae
				Capitellida	Capitellidae 1		Capitellidae 1
					Capitellidae 2		Capitellidae 2
				Spionida	Spionidae 1		Spionidae 1
					Spionidae 2	Spiophanes sp. 1	Spiophanes sp. 1
				Terebelidae	Cirratulidae		Cirratulidae
Arthropoda	Hexapoda	Insecta					Insecta 1
							Insecta 2
							Insecta 3
				Coleoptera	Coleoptera 1		Coleoptera 1
					Coleoptera 2		Coleoptera 2
					Coleoptera 3		Coleoptera 3
					Coleoptera 4		Coleoptera 4
					Carabidae		Carabidae
				Diptera 1			Diptera 1
				Diptera 2			Diptera 2
				Diptera 3			Diptera 3
				Hymenoptera	Formicidae 1		Formicidae 1
					Formicidae 2		Formicidae 2
					Vespidae 1		Vespidae 1
					Vespidae 2		Vespidae 2
		Collembola			Isotomidae		Isotomidae
	Crustácea						Crustácea
		Maxillopoda					Copepoda 1
							Copepoda 2
		Malacostraca	Eumalacostraca				Eumalacostraca 1
							Eumalacostraca 2
							Eumalacostraca 3

					Eumalacostraca 4
		Amphipoda	Corophiidae		Corophiidae 1
			Gammaridae		Gammaridae
			Hialellidae	Hyalella sp. 1	Hyalella sp. 1
				Hyalella sp. 2	Hyalella sp. 2
			Melitidae 1		Melitidae 1
			Melitidae 2		Melitidae 2
			Phoxocephalidae 1		Phoxocephalidae 1
			Phoxocephalidae 2		Phoxocephalidae 2
			Talitridae 1		Talitridae 1
			Talitridae 2		Talitridae 2
		Decapoda			Decapoda 2
					Decapoda 1
			Albuneidae	Lepidopa	Lepidopa damae
			Callianassidae	Callianassa sp. 1	Callianasa sp. 1
				Callianassa sp. 2	Callianasa sp. 2
				Callianassa sp. 3	Callianassa sp. 3
			Hippidae	Hippa	Hippa pacifica
			Porcellanidae		Porcellanidae
		Isopoda	Cirolanidae	Excirolana sp.	Excirolana sp. 1
				Excirolana	Excirolana braziliensis
				Excirolana	Excirolana mayana
				Eurydice	Eurydice caudata
			Sphaeromatidae	Platysphaera sp. 1	Platysphaera sp. 1
				Sphaeroma sp. 1	Sphaeroma sp. 1
			Tylidae	Tylos	Tylos punctatus
Echinodermata	Ophiuroidea	Ophiurida	Ophiurida		Ophiurida
Mollusca	Bivalva	Cardiida	Cardiidae		Cardidae
		Venerida	Veneridae 1		Veneridae 1
			Veneridae 2		Veneridae 2
			Veneridae 3		Veneridae 3
			Veneridae 4		Veneridae 4
			Veneridae 5		Veneridae 5
			Veneridae	Chione sp.	Chione sp. 1
	Gastropoda	Caenogastropoda	Epitoniidae		Epitoniidae
		Cycloneritida	Neritidae	Nerita	Nerita scabricosta
	Scaphopoda				Scaphopoda
Nematoda					Nematoda 1
					Nematoda 2
					Nematoda 3
					Nematoda 4

Anexo 2. Temperatura promedio anual en La Paz, B.C.S., México.



	Clima anual	Febrero	Mayo
Temperatura alta	38°C	28°C	36°C
Temperatura baja	13°C	13°C	18°C
Temperatura media	26°C	20°C	27°C
Precipitación	11.3 mm	0.9 mm	0.1 mm
Humedad	57%	55%	46%
Punto de rocío	16°C	11°C	14°C
Viento	10 km / h	9 km/h	12 km/h
Presión	1.000 atm.	1.001 atm	0.998 atm
Visibilidad	17 km	16 km	17 km

Anexo 3. Biomasa estandarizada (gr/dm^3 por 10000) para cada playa y por época de los 79 taxa.

OTU	TAXA	B1	B2	E1	E2	M1	M2	D1	D2
OTU_1	*Excirolana braziliensis*	14136.1	16326.8	4243.2	7576.6	7813.5	22572.2	10424.3	19558.0
OTU_2	*Excirolana mayana*	13711.1	23075.0	1292.1	13873.8	20393.5	0.0	0.0	0.0
OTU_3	*Eurydice caudata*	0.0	29625.0	0.0	0.0	0.0	29.4	0.0	0.0
OTU_4	*Sphaeroma sp. 1*	0.0	417.9	351.3	274.3	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_5	*Hyalella sp. 1*	2.2	0.0	2.6	102.4	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_6	*Hippa pacifica*	0.0	28875.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_7	Veneridae 1	0.0	5642.9	2473.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_8	Copepoda 1	0.0	551.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_9	Gammaridae	8.3	0.0	0.0	82.4	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_10	Copepoda 2	15.6	46.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_11	Corophiidae 1	0.0	21.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_12	Talitridae 1	538.9	1107.1	0.0	0.0	0.0	972.2	0.0	875.0
OTU_13	Talitridae 2	3594.4	868.9	615.8	0.0	52.6	1436.1	390.9	1269.3
OTU_14	Epitoniidae	0.0	889.3	0.0	255.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_15	Coleoptera 1	138.5	46.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	132.1
OTU_16	Insecta 1	0.0	8.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_17	Formicidae 1	0.0	46.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_18	Insecta 2	0.0	5.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_19	Ophiurida	0.0	85.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_20	Spionidae 1	0.0	38.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_21	Nematoda 1	554.4	38.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_22	Nematoda 2	0.0	286120.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_23	Nematoda 3	0.0	9392.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_24	*Aonides sp. 1*	0.0	407.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	54.3
OTU_25	Clitellata 2	0.0	83.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_26	Veneridae 2	166750.0	0.0	0.0	119.5	0.0	0.0	2242.4	0.0
OTU_27	Veneridae 3	43.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_28	Magelonidae	311.1	0.0	0.0	0.0	0.0	38.9	0.0	0.0
OTU_29	Nereididae	177.8	0.0	1473.7	74.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_30	Clitellata 1	638.6	0.0	0.0	25.4	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_31	Vespidae 1	0.0	31.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_32	Vespidae 2	1277.8	0.0	421052.6	27.9	0.0	0.0	29941.5	0.0
OTU_33	*Excirolana sp. 1*	0.0	0.0	2684.2	4934.6	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_34	*Callianasa sp. 1*	0.0	0.0	4184.2	34210.3	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_35	*Callianasa sp. 2*	0.0	0.0	6894.7	7178.9	0.0	0.0	3909.1	0.0
OTU_36	Scaphopoda	0.0	0.0	0.0	22.2	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_37	Eumalacostraca 1	0.0	0.0	0.0	320.2	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_38	Decapoda 1	0.0	0.0	0.0	85.1	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_39	*Tylos punctatus*	0.0	0.0	7993.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_40	Insecta 3	0.0	0.0	0.0	151.6	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_41	Formicidae 2	0.0	0.0	0.0	49.5	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_42	Isotomidae	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_43	Eumalacostraca 2	0.0	0.0	0.0	657.9	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_44	Eumalacostraca 3	0.0	0.0	59.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_45	Veneridae 4	0.0	0.0	0.0	171.1	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_46	Melitidae 1	0.0	0.0	158.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_47	Veneridae 5	0.0	0.0	0.0	657.9	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_48	*Platysphaera sp. 1*	0.0	0.0	0.0	11.2	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_49	*Chione sp. 1*	0.0	0.0	3962.0	257.4	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_50	Phoxocephalidae 1	0.0	0.0	155.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_51	Phoxocephalidae 2	0.0	0.0	159.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_52	*Hyalella sp. 2*	0.0	0.0	113.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_53	Eumalacostraca	0.0	0.0	121.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_54	Nematoda 4	0.0	0.0	0.0	25.8	0.0	0.0	0.0	0.0

OTU	TAXA	B1	B2	E1	E2	M1	M2	D1	D2
OTU_55	Polichaeta 2	0.0	0.0	0.0	59.8	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_56	Nereididae 2	0.0	0.0	0.0	218.6	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_57	Capitellidae 1	0.0	0.0	1132.4	2052.7	0.0	0.0	697.0	0.0
OTU_58	Platyhelminthes 1	0.0	0.0	0.0	195.4	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_59	Cirratulidae	0.0	0.0	0.0	2173.7	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_60	Dorvilleidae	0.0	0.0	0.0	11.6	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_61	Polychaeta 1	0.0	0.0	0.0	915.8	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_62	Cardidae	0.0	0.0	1578.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_63	*Nerita scabricosta*	0.0	0.0	23789.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_64	Capitellidae 2	0.0	0.0	720.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_65	*Spiophanes sp. 1*	0.0	0.0	0.0	0.0	458.7	272.2	0.0	388.2
OTU_66	Glyceridae	0.0	0.0	0.0	0.0	2834.8	945.6	2539.4	344.9
OTU_67	Coleoptera 4	0.0	0.0	0.0	0.0	235.6	35.1	0.0	0.0
OTU_68	Diptera 1	0.0	0.0	0.0	0.0	585.2	0.0	0.0	0.0
OTU_69	Melitidae 2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	27.8	0.0	0.0
OTU_70	*Callianassa sp. 3*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	133.9	0.0	0.0
OTU_71	Porcellanidae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	27.8	0.0	0.0
OTU_72	Coleoptera 3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	188.3	0.0	0.0
OTU_73	Decapoda 2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.4
OTU_74	Carabidae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	121.4
OTU_75	Coleoptera 2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	121.2	0.0
OTU_76	Diptera 2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	525.4	0.0
OTU_77	Diptera 3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	45.5	0.0
OTU_78	Crustácea	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
OTU_79	*Lepidopa damae*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26166.7	0.0	0.0

Anexo 4. Abundancia estandarizada (individuos/dm^3 por 100) para cada playa y por época de los 79 taxa.

OTU	TAXA	B1	B2	E1	E2	M1	M2	D1	D2
OTU_1	Excirolana braziliensis	3365	1077	385	587	1034	1613	2941	1303
OTU_2	Excirolana mayana	145	213	30	168	113	0	0	0
OTU_3	Eurydice caudata	0	29675	0	0	0	7	0	0
OTU_4	Sphaeroma sp. 1	0	170	215	131	0	0	0	0
OTU_5	Hyalella sp. 1	15	0	15	60	0	0	0	0
OTU_6	Hippa pacifica	0	60	0	0	0	0	0	0
OTU_7	Veneridae 1	0	15	60	0	0	0	0	0
OTU_8	Copepoda 1	0	1748	0	0	0	0	0	0
OTU_9	Gammaridae	15	0	0	30	0	0	0	0
OTU_10	Copepoda 2	15	280	0	0	0	0	0	0
OTU_11	Corophiidae 1	0	15	0	0	0	0	0	0
OTU_12	Talitridae 1	15	25	0	0	0	70	0	6
OTU_13	Talitridae 2	325	95	30	0	45	245	114	27
OTU_14	Epitoniidae	0	30	0	30	0	0	0	0
OTU_15	Coleoptera 1	15	8	0	0	0	0	0	6
OTU_16	Insecta 1	0	8	0	0	0	0	0	0
OTU_17	Formicidae 1	0	8	0	0	0	0	0	0
OTU_18	Insecta 2	0	30	0	0	0	0	0	0
OTU_19	Ophiurida	0	15	0	0	0	0	0	0
OTU_20	Spionidae	0	85	0	0	0	0	0	0
OTU_21	Nematoda 1	495	80	0	0	0	0	0	0
OTU_22	Nematoda 2	0	353	0	0	0	0	0	0
OTU_23	Nematoda 3	0	60	0	0	0	0	0	0
OTU_24	Aonides sp. 1	0	30	0	0	0	0	0	6
OTU_25	Oligochaeta 3	0	15	0	0	0	0	0	0
OTU_26	Veneridae 2	45	0	0	40	0	0	4	0
OTU_27	Veneridae 3	15	0	0	0	0	0	0	0
OTU_28	Magelonidae	55	0	0	0	0	3	0	0
OTU_29	Nereididae	30	0	60	62	0	0	0	0
OTU_30	Oligochaeta 2	115	0	0	30	0	0	0	0
OTU_31	Vespidae 1	0	15	0	0	0	0	0	0
OTU_32	Vespidae 2	55	0	40	30	0	0	436	0
OTU_33	*Excirolana sp. 1*	0	0	628	137	0	0	0	0
OTU_34	*Callianasa sp. 1*	0	0	38	122	0	0	0	0
OTU_35	*Callianasa sp. 2*	0	0	38	15	0	0	4	0
OTU_36	Scaphopoda	0	0	0	15	0	0	0	0
OTU_37	Eumalacostraca	0	0	0	21	0	0	0	0
OTU_38	Decapoda 1	0	0	0	12	0	0	0	0
OTU_39	*Tylos punctatus*	0	0	300	0	0	0	0	0
OTU_40	Insecta 3	0	0	0	15	0	0	0	0
OTU_41	Formicidae 2	0	0	0	60	0	0	0	0
OTU_42	Isotomidae	0	0	0	30	0	0	0	0
OTU_43	Eumalacostraca 1	0	0	0	15	0	0	0	0
OTU_44	Eumalacostraca 2	0	0	8	0	0	0	0	0

OTU	TAXA	B1	B2	E1	E2	M1	M2	D1	D2
OTU_45	Veneridae 4	0	0	0	12	0	0	0	0
OTU_46	Melitidae 1	0	0	28	0	0	0	0	0
OTU_47	Veneridae 5	0	0	0	6	0	0	0	0
OTU_48	*Platysphaera sp. 1*	0	0	0	6	0	0	0	0
OTU_49	Chione sp. 1	0	0	30	30	0	0	0	0
OTU_50	Phoxocephalidae 1	0	0	120	0	0	0	0	0
OTU_51	phoxocephalidae 2	0	0	30	0	0	0	0	0
OTU_52	*Hyalella sp. 2*	0	0	20	0	0	0	0	0
OTU_53	Eumalacostraca 3	0	0	8	0	0	0	0	0
OTU_54	Nematoda 4	0	0	0	15	0	0	0	0
OTU_55	Polichaeta 2	0	0	0	6	0	0	0	0
OTU_56	Nereididae 2	0	0	0	24	0	0	0	0
OTU_57	Capitellidae 1	0	0	40	15	0	0	15	15
OTU_58	Planaria sp. 1	0	0	0	15	0	0	4	0
OTU_59	Cirratulidae	0	0	0	6	0	0	0	0
OTU_60	Dorvilleidae	0	0	0	6	0	0	0	0
OTU_61	Polychaeta 1	0	0	0	15	0	0	0	0
OTU_62	Cardidae	0	0	15	0	0	0	0	0
OTU_63	*Nerita scabricosta*	0	0	110	0	0	0	0	0
OTU_64	Capitellidae 2	0	0	90	0	0	0	0	0
OTU_65	*Spiophanes sp. 1*	0	0	0	0	107	93	0	66
OTU_66	Glyceridae	0	0	0	0	38	18	18	48
OTU_67	Coleoptera 4	0	0	0	0	58	7	0	0
OTU_68	Diptera 1	0	0	0	0	141	0	0	0
OTU_69	Melitidae 2	0	0	0	0	0	3	0	0
OTU_70	*Callianassa sp. 3*	0	0	0	0	0	7	0	0
OTU_71	Porcellanidae	0	0	0	0	0	3	0	0
OTU_72	Coleoptera 3	0	0	0	0	0	30	0	0
OTU_73	Decapoda 2	0	0	0	0	0	0	0	6
OTU_74	Carabidae	0	0	0	0	0	0	0	10
OTU_75	Coleoptera 2	0	0	0	0	0	0	6	0
OTU_76	Diptera 2	0	0	0	0	0	0	403	0
OTU_77	Diptera 3	0	0	0	0	0	0	50	0
OTU_78	Crustácea	0	15	0	0	0	0	0	0
OTU_79	*Lepidopa damae*	0	0	0	0	0	3	0	0

Anexo 5. Porcentaje de la abundancia relativa por playa y época de los 79 taxa.

OTU	TAXA	B1	B2	E1	E2	M1	M2	D1	D2
OTU_1	*Excirolana braziliensis*	71.29	3.16	16.49	33.24	67.34	76.73	73.66	87.30
OTU_2	*Excirolana mayana*	3.07	0.62	1.28	9.51	7.38	0.00	0.00	0.00
OTU_3	*Eurydice caudata*	0.00	86.97	0.00	0.00	0.00	0.32	0.00	0.00
OTU_4	*Sphaeroma sp. 1*	0.00	0.50	9.21	7.42	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_5	*Hyalella sp. 1*	0.32	0.00	0.64	3.40	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_6	*Hippa pacifica*	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_7	Veneridae 1	0.00	0.04	2.57	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_8	Copepoda 1	0.00	5.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_9	Gammaridae	0.32	0.00	0.00	1.70	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_10	Copepoda 2	0.32	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_11	Corophiidae 1	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_12	Talitridae 1	0.32	0.07	0.00	0.00	0.00	3.33	0.00	0.40
OTU_13	Talitridae 2	6.89	0.28	1.28	0.00	2.93	11.65	2.84	1.81
OTU_14	Epitoniidae	0.00	0.09	0.00	1.70	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_15	Coleoptera 1	0.32	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40
OTU_16	Insecta 1	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_17	Formicidae 1	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_18	Insecta 2	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_19	Ophiurida	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_20	Spionidae 1	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_21	Nematoda 1	10.49	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_22	Nematoda 2	0.00	1.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_23	Nematoda 3	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_24	*Aonides sp. 1*	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40
OTU_25	Clitellata 2	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_26	Veneridae 2	0.95	0.00	0.00	2.27	0.00	0.00	0.09	0.00
OTU_27	Veneridae 3	0.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_28	Magelonidae	1.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00
OTU_29	Nereididae	0.64	0.00	2.57	3.51	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_30	Clitellata 1	2.44	0.00	0.00	1.70	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_31	Vespidae 1	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_32	Vespidae 2	1.17	0.00	1.71	1.70	0.00	0.00	10.91	0.00
OTU_33	*Excirolana sp. 1*	0.00	0.00	26.87	7.76	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_34	*Callianasa sp. 1*	0.00	0.00	1.61	6.91	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_35	*Callianasa sp. 2*	0.00	0.00	1.61	0.85	0.00	0.00	0.09	0.00
OTU_36	Scaphopoda	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_37	Eumalacostraca	0.00	0.00	0.00	1.19	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_38	Decapoda 1	0.00	0.00	0.00	0.68	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_39	*Tylos punctatus*	0.00	0.00	12.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_40	Insecta 3	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_41	Formicidae 2	0.00	0.00	0.00	3.40	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_42	Isotomidae	0.00	0.00	0.00	1.70	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_43	Eumalacostraca 1	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_44	Eumalacostraca 2	0.00	0.00	0.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_45	Veneridae 4	0.00	0.00	0.00	0.68	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_46	Melitidae 1	0.00	0.00	1.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

OTU	TAXA	B1	B2	E1	E2	M1	M2	D1	D2
OTU_47	Veneridae 5	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_48	*Platysphaera sp. 1*	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_49	*Chione sp. 1*	0.00	0.00	1.28	1.70	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_50	Phoxocephalidae 1	0.00	0.00	5.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_51	Phoxocephalidae 2	0.00	0.00	1.28	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_52	*Hyalella sp. 2*	0.00	0.00	0.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_53	Eumalacostraca 3	0.00	0.00	0.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_54	Nematoda 4	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_55	Polichaeta 2	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_56	Nereididae 2	0.00	0.00	0.00	1.36	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_57	Capitellidae 1	0.00	0.00	1.71	0.85	0.00	0.00	0.38	1.00
OTU_58	Platyhelminthes 1	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.09	0.00
OTU_59	Cirratulidae	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_60	Dorvilleidae	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_61	Polychaeta 1	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_62	Cardidae	0.00	0.00	0.64	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_63	*Nerita scabricosta*	0.00	0.00	4.71	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_64	Capitellidae 2	0.00	0.00	3.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_65	*Spiophanes sp. 1*	0.00	0.00	0.00	0.00	6.95	4.44	0.00	4.39
OTU_66	Glyceridae	0.00	0.00	0.00	0.00	2.50	0.83	0.44	3.22
OTU_67	Coleoptera 4	0.00	0.00	0.00	0.00	3.74	0.32	0.00	0.00
OTU_68	Diptera 1	0.00	0.00	0.00	0.00	9.17	0.00	0.00	0.00
OTU_69	Melitidae 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00
OTU_70	*Callianassa sp. 3*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.32	0.00	0.00
OTU_71	Porcellanidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00
OTU_72	Coleoptera 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.43	0.00	0.00
OTU_73	Decapoda 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40
OTU_74	Carabidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67
OTU_75	Coleoptera 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00
OTU_76	Diptera 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	10.09	0.00
OTU_77	Diptera 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.25	0.00
OTU_78	Crustácea	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
OTU_79	*Lepidopa damae*	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00

Anexo 6. Matriz de correlación Spearman: en función de variables ambientales. Valor de p < (0.05).

	HUME	PERM	MATORG	RTR	DEAN	GE	PEND	BI	D10	D50	D84
HUME		-0.33	0.17	0.45	**-0.60**	0.12	-0.26	0.19	-0.38	0.14	0.29
PERM	-0.33		-0.35	**0.52**	-0.02	0.18	**0.81**	0.33	0.14	0.50	**0.55**
MATORG	0.17	-0.35		-0.04	-0.29	-0.35	-0.16	-0.24	-0.19	-0.25	**-0.51**
RTR	0.45	**0.52**	-0.04		-0.31	-0.18	0.31	**0.60**	-0.33	0.24	**0.79**
DEAN	**-0.60**	-0.02	-0.29	-0.31		-0.21	-0.43	0.43	-0.26	**-0.74**	-0.29
GE	0.12	0.18	-0.35	-0.18	-0.21		0.21	-0.07	-0.05	0.46	0.00
PEND	-0.26	**0.81**	-0.16	0.31	-0.43	0.21		-0.24	**0.60**	**0.83**	0.48
BI	0.19	0.33	-0.24	**0.60**	0.43	-0.07	-0.24		**-0.76**	-0.40	0.31
D10	-0.38	0.14	-0.19	-0.33	-0.26	-0.05	**0.60**	**-0.76**		**0.60**	0.12
D50	0.14	0.50	-0.25	0.24	**-0.74**	0.46	**0.83**	-0.40	**0.60**		**0.52**
D84	0.29	**0.55**	**-0.51**	**0.79**	-0.29	0.00	0.48	0.31	0.12	**0.52**	

*HUME: Humedad relativa, PERM: permeabilidad, MATORG: Contenido de materia orgánica, RTR: Rango Relativo de Marea, DEAN: Índice de Dean, GE: Grado de exposición, PEND: Pendiente, BI: Indice de playa, D10: Arenas finas, D50: Arenas medias, D84: Arenas gruesas.

Anexo 7. Matriz de correlación Spearman: en función de la abundancia de las especies. Valor de p < (0.05).

	OTU_1	OTU_2	OTU_4	OTU_6	OTU_8	OTU_11	OTU_13	OTU_14	OTU_16	OTU_21	OTU_27	OTU_33	OTU_39	OTU_44	OTU_46	OTU_50	OTU_65
OTU_1		-0.34	-0.38	0.25	0.25	0.25	**0.71**	-0.06	0.25	0.23	0.08	**-0.73**	**-0.58**	**-0.58**	**-0.58**	**-0.58**	0.35
OTU_2	-0.34		**0.56**	**0.59**	**0.59**	**0.59**	-0.34	**0.67**	**0.59**	0.46	0.08	0.16	-0.08	-0.08	-0.08	-0.08	-0.14
OTU_4	-0.38	**0.56**		**0.66**	**0.66**	**0.66**	-0.27	**0.75**	**0.66**	0.20	-0.28	**0.55**	0.47	0.47	0.47	0.47	**-0.56**
OTU_6	0.25	**0.59**	**0.66**		**1.00**	**1.00**	0.08	**0.76**	**1.00**	**0.54**	-0.14	-0.22	-0.14	-0.14	-0.14	-0.14	-0.28
OTU_8	0.25	**0.59**	**0.66**	**1.00**		**1.00**	0.08	**0.76**	**1.00**	**0.54**	-0.14	-0.22	-0.14	-0.14	-0.14	-0.14	-0.28
OTU_11	0.25	**0.59**	**0.66**	**1.00**	**1.00**		0.08	**0.76**	**1.00**	**0.54**	-0.14	-0.22	-0.14	-0.14	-0.14	-0.14	-0.28
OTU_13	**0.71**	-0.34	-0.27	0.08	0.08	0.08		-0.31	0.08	**0.55**	**0.58**	**-0.55**	-0.08	-0.08	-0.08	-0.08	0.03
OTU_14	-0.06	**0.67**	**0.75**	**0.76**	**0.76**	**0.76**	-0.31		**0.76**	0.32	-0.22	0.32	-0.22	-0.22	-0.22	-0.22	-0.43
OTU_16	0.25	**0.59**	**0.66**	**1.00**	**1.00**	**1.00**	0.08	**0.76**		**0.54**	-0.14	-0.22	-0.14	-0.14	-0.14	-0.14	-0.28
OTU_21	0.23	0.46	0.20	**0.54**	**0.54**	**0.54**	**0.55**	0.32	**0.54**		**0.76**	-0.33	-0.22	-0.22	-0.22	-0.22	-0.43
OTU_27	0.08	0.08	-0.28	-0.14	-0.14	-0.14	**0.58**	-0.22	-0.14	**0.76**		-0.22	-0.14	-0.14	-0.14	-0.14	-0.28
OTU_33	**-0.73**	0.16	**0.55**	-0.22	-0.22	-0.22	**-0.55**	0.32	-0.22	-0.33	-0.22		**0.54**	**0.54**	**0.54**	**0.54**	-0.43
OTU_39	**-0.58**	-0.08	0.47	-0.14	-0.14	-0.14	-0.08	-0.22	-0.14	-0.22	-0.14	**0.54**		**1.00**	**1.00**	**1.00**	-0.28
OTU_44	**-0.58**	-0.08	0.47	-0.14	-0.14	-0.14	-0.08	-0.22	-0.14	-0.22	-0.14	**0.54**	**1.00**		**1.00**	**1.00**	-0.28
OTU_46	**-0.58**	-0.08	0.47	-0.14	-0.14	-0.14	-0.08	-0.22	-0.14	-0.22	-0.14	**0.54**	**1.00**	**1.00**		**1.00**	-0.28
OTU_50	**-0.58**	-0.08	0.47	-0.14	-0.14	-0.14	-0.08	-0.22	-0.14	-0.22	-0.14	**0.54**	**1.00**	**1.00**	**1.00**		-0.28
OTU_65	0.35	-0.14	**-0.56**	-0.28	-0.28	-0.28	0.03	-0.43	-0.28	-0.43	-0.28	-0.43	-0.28	-0.28	-0.28	-0.28	

* OTU_1: *Excirolana braziliensis,* OTU_2: *Excirolana mayana*, OTU_4: *Sphaeroma* sp. 1, OTU_6: *Hippa pacifica* , OTU_8: Copepoda 1, OTU_11: Corophiidae 1, OTU_13: Talitridae 2, OTU_14: Epitoniidae, OTU_16: Insecta 1, OTU_21: Nematoda 1, OTU_27: Veneridae 3, OTU_33: *Excirolana* sp. 1, OTU_39: *Tylos punctatus*, OTU_44: Eumalacostraca, OTU_46: Melitidae 1, OTU_50: Phoxocephalidae 1, OTU_65: *Spiophanes* sp. 1.

Anexo 8. Determinación de las zonas A: Seca, B: medio-humeda, C: húmeda, con base en la humedad relativa en cada playa.

	Humedad relativa	
Zonas	**Balandra externa**	
A	0	7
B	7	14
C	14	21
	Eréndira	
A	0	10
B	10	20
C	20	30
	Mogote	
A	0	7
B	7	14
C	14	21
	Datilito	
A	0	7
B	7	14
C	14	21

Anexo 9. Resultados de la prueba Kruskall-Wallis para comparar las diferencias de las variables ambientales por épocas.

	H (chi^2)	**Hc (corregida)**	**P**
BI entre épocas	4.688	4.744	**0.0294**
RTR entre épocas	2.083	2.083	0.1489
Dean entre épocas	1.333	1.333	0.2482
P entre épocas	0.08333	0.08333	0.7728
GE entre épocas	0.3333	0.4667	0.4945
D50 entre épocas	1.333	1.333	0.2482
D10 entre épocas	0	0	1
D84 entre épocas	1.333	1.333	0.2482
MATORG entre épocas	2.083	2.083	0.1489

Anexo 10. Resultados de la prueba Kruskall-Wallis para comparar las diferencias de los atributos comunitarios por playa y época.

	H (chi^2)	Hc (corregida)	P
S entre épocas	0	0	1
N entre épocas	0.653	0.653	0.419
B entre épocas	0.536	0.540	0.582
H’ entre épocas	0.163	0.166	0.684
J’ entre épocas	0.083	0.0841	0.772
D entre épocas	0.403	0.407	0.524
S entre playas	3.487	3.503	0.320
N entre playas	8.333	8.333	**0.039**
B entre playas	6.125	6.200	0.305
H’ entre playas	2.807	2.890	0.409
J’ entre playas	4.321	4.504	0.212
D entre playas	10.080	10.080	**0.0179**