



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

COORDINACIÓN GENERAL ACADÉMICA

Coordinación de Bibliotecas

Biblioteca Digital

La presente tesis es publicada a texto completo en virtud de que el autor ha dado su autorización por escrito para la incorporación del documento a la Biblioteca Digital y al Repositorio Institucional de la Universidad de Guadalajara, esto sin sufrir menoscabo sobre sus derechos como autor de la obra y los usos que posteriormente quiera darle a la misma.



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Ecología y biogeografía de los moluscos (Gastropoda y Bivalvia) asociados a coral del Pacífico tropical mexicano

Tesis

Que para obtener el grado de

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

Presenta

Norma Arcelia Barrientos Luján

DIRECTOR

Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza

CODIRECTOR

Dr. Andrés López Pérez

Zapopan, Jalisco

Enero de 2018



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

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

Ecología y biogeografía de los moluscos (Gastropoda y Bivalvia asociados a comunidades de coral del Pacífico tropical mexicano

Por

Norma Arcelia Barrientos Luján

Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de:
Doctora en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Aprobada por:

Dr. Fabian Alejandro Rodríguez Zaragoza
Director de Tesis e integrante del Jurado

18/Oct/2017
Fecha

Dr. Andrés López Pérez
Co-Director de Tesis e integrante del Jurado

18/Oct/2017
Fecha

Dr. Eduardo Ríos Jara
Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado

18/Oct/2017
Fecha

Dr. Ernesto López Uriarte
Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado

18/Oct/2017
Fecha

Dr. Michel Edmond Hendrickx Reners
Asesor del Comité Particular e integrante del Jurado

18/Oct/2017
Fecha

Dedicatoria

A Perla Dainzú,
mi hija de la luna, mi cachorrita, mi niña hermosa

Con mi gratitud a todas las personas que con su apoyo contribuyeron al éxito de este proyecto:

A mi familia,
Mi hija Perla Dainzú, por tu amor y comprensión, por dejar tu mundo en Puerto Ángel y acompañarme en esta aventura, en la que vivimos momentos que nos hicieron más fuertes, algunos con lágrimas y otros con risas. Considera que este logro también es tuyo.
Te quiero DaiDai.

A los Santos,
Mis padres Celia y Rufino que en la distancia me han dado su apoyo y su amor.

A mi hermana Nylsa,
Sin querer has sido parte importante de este proyecto. Dejaste tu casa para mudarnos juntas, y no funcionó. Aún así, me permitiste invadir tu espacio cuando no tenía beca y al final para la titulación. Muchas Gracias Nyl

A la familia Herrera Luján
Mi tía Lidia, mi prima Zoila Liliana y Luis Carlos, por mudarse a casa en mis viajes de recolecta para cuidar a mi niña. Mi primo Omar me ofreció apoyo logístico, siempre que necesite. Gracias

A la familia Meza Barrientos
A mi hermana Gabi y a Julio, el cuñado favorito.
Su apoyo durante la estancia en Guadalajara fue muy importante.

Gracias a TO-D@S!

Expreso mi más sincero agradecimiento a mis directores Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza y Dr. Andrés López Pérez, por haberme facilitado los medios necesarios para realizar este trabajo. Su conocimiento, experiencia y sus aportaciones críticas me guiaron en el desarrollo de esta tesis. Gracias Fabián, sin tu confianza, paciencia infinita y valiosa ayuda, no hubiera sido posible. Andrés, gracias por tu orientación, tus consejos, por poner orden en cada capítulo. Muchas gracias, en verdad muchas gracias, ha sido muy agradable recorrer este camino en su compañía.

Agradezco a mis tutores, comité particular y miembros del jurado, Dr. Eduardo Ríos Jara, Dr. Ernesto López Uriarte y Dr. Michel Hendrickx por aportar valiosas sugerencias y comentarios durante las evaluaciones tutorales, por resolver las dudas presentadas durante el desarrollo de esta investigación, por su tiempo en la revisión y sus comentarios que

mejoraron en gran manera el contenido de los capítulos. Gracias Dr. Eduardo por compartirme una parte de su conocimiento sobre moluscos, sus preguntas y observaciones, me motivaron a conocer más de estos animales fantásticos.

Los doctores Carmen Esqueda González, Miguel Ángel Ahumada Sempoal y Pedro Cervantes Hernández aportaron su conocimiento y opiniones al manuscrito en los últimos años. Carmen, te agradezco la revisión taxonómica y todo el tiempo que compartimos en el LEMA. Gracias Miguel por las lecciones de oceanografía física, tus comentarios y sugerencias siempre fueron oportunas y valiosas. Pedro, gracias por la asesoría para elegir el análisis para el tercer capítulo.

Gracias a todos ustedes, Fabián, Eduardo, Andrés, Carmen, Miguel y Pedro, con su apoyo terminamos la tesis con éxito, confío que la colaboración continúe, por que todavía queda mucho por hacer.

Mi sincero agradecimiento a la Dra. Laura Guzmán Dávalos, Dr. Eduardo Salcedo Pérez y Dr. Francisco Martín Huerta Martínez, Coordinadores del Doctorado en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas, al inicio y al final de mi paso por el doctorado. A las asistentes de la coordinación Adriana Ortega Rivera y Emilia Santa Cruz Ramos, por la gestión personalizada que dieron a los trámites administrativos realizados durante el desarrollo de mi grado, y a Claudia Franco Núñez por su intervención en los tramites para titulación.

Agradezco a la Universidad de Guadalajara (UdeG), por permitirme culminar mi formación en investigación, al otorgarme el grado de Doctora en Ciencias en Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas. Gracias a esta Institución, me he terminado de formar en lo académico.

A la Universidad del Mar (UMar), institución de la que formo parte desde 1992, por la autorización del año sabático y los permisos anuales posteriores para realizar y concluir mis estudios de posgrado.

El Programa para el Mejoramiento del Profesorado (PROMEP), por la asignación de la beca 103.5/10/5551. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca 164302 la beca UOCC-1.

La UMar y la UdeG proporcionaron equipo, personal, instalaciones y material para la recolecta y procesamiento de muestras. El financiamiento de la U. de G. con los proyectos P3E2010 y P3E2011 y PROMEP (103.5/08/2919 y 103.5/10/927) asignados a F. A. Rodríguez-Zaragoza y CONABIO (HJ026 asignado a L.E. Calderón-Aguilera y HJ029 asignado a A. López-Pérez). El personal de los Parques Nacionales Isla Isabel, Islas Marietas y Huatulco dieron las facilidades y permisos para trabajar en el área.

El trabajo de campo no hubiera sido posible sin el apoyo de Heladio Spíndola, Andrés Pacheco, Omar Méndez, Ronald Zepeda (UMar), Arizbeth Alonzo, Orión Norzagaray, Esmeralda Ibarra, Ana Barragán, Paola Rodríguez, Amílcar Cupul (UdeG). Gracias a todos ustedes por su invaluable ayuda.

A mis amigas Elizabeth Castillo Salina, por hacerme parte de su familia y a Nicoletta Rubino por el reencuentro en Puerto Vallarta. Las quiero chicas.

Contenido	Página
Dedicatoria	i
Agradecimientos	ii
Contenido	v
Lista de figuras	vii
Lista de cuadros	ix
Lista de anexos	x
Prólogo	xi
Introducción general	1
Objetivos	6
Materiales y métodos	7
Área de estudio	7
Trabajo de campo y laboratorio	10
Capítulo I. Riqueza, abundancia y distintividad taxonómica de gasterópodos y bivalvos en los ecosistemas de coral del Pacífico mexicano	11
Resumen	11
Abstract	12
I.1 Introducción	13
I.2 Materiales y métodos	15
I.2.1 Análisis de datos	15
I.3 Resultados	16
I.3.1 Esfuerzo de muestreo	16
I.3.2 Riqueza y abundancia	17
I.3.3 Distintividad taxonómica promedio	24
I.4 Discusión	27
Capítulo II. Diversidad ecológica y funcional de gasterópodos asociados a corales hermatípicos del Pacífico tropical mexicano	36
Resumen	36
Abstract	37
II.1 Introducción	38
II.2 Materiales y métodos	40

II.2.1 Trabajo de campo y laboratorio	40
II.2.2 Análisis de datos	40
II.3 Resultados	44
II.3.1 Riqueza y abundancia de especies	44
II.3.2 Modelo geográfico (MG)	45
II.3.3 Modelo oceanográfico (MO)	48
II.3.4 Partición aditiva canónica	51
II.4 Discusión	54
II.4.1 Modelos de variación espacial	54
II.4.2 Partición aditiva canónica	58
Capítulo III. Biogeografía ecológica de bivalvos del Pacífico americano	60
Resumen	60
Abstract	61
III.1 Introducción	62
III.2 Materiales y métodos	67
III.2.1 Área de estudio	67
III.2.1.1 Pacífico americano	67
III.2.2 Análisis de datos	70
III.3 Resultados	72
III.3.1 Riqueza latitudinal de los bivalvos del Pacífico americano	72
III.3.2 Análisis de clasificación	75
III.3.3 Analisis de Coordenadas Principales (PCoA)	78
III.3.3.1 Especies del Pacífico americano norte	78
III.3.3.2 Especies del Pacífico americano sur	82
III.4 Discusión	85
Conclusión general	98
Literatura Citada	101

Lista de figuras

	Página
Figura A Ubicación de los sitios de muestreo en el PTM. a) Nayarit (NAY), isla Isabel (IIN): caleta Sin Nombre: CSN, Las Monas: LM, Costa Fragata: CF, bahía Rabijuncos: BR, ensenada Pescadores: EP, Las Pozas: LP; islas Marietas (IIM): plataforma Pavonas: PP, túnel Amarradero: TA, Area de Restauración: AR, cueva del Muerto: CM, b) Jalisco (JAL), bahía Chamela (BC): isla Pelícanos: IPE, El Elefante: EE, isla Cocinas: IC. Melaque (MQ): La Virgencita: LV. c) Colima (COL): Punto B: PB, La Boquita: LB, Paraíso Montemar: PM, L'Recif: L'R, Carrizales: CRZ. d) Michoacán (MICH), isla Pájaros: IPA, faro de Bucerías: FB. e) Guerrero (GRO), Ixtapa (IX): morro Colorado: MC, Zacatoso: ZC. Zihuatanejo (ZH): Manzanilla: MZL, caleta de Chon: CC, Morro Potosí: MP. f) Oaxaca (OAX), bahías de Huatulco (BH): isla Montosa: IM, San Agustín: SnA; Puerto Ángel (PA): Salchi: SC, Estacahuite: EST, Mazunte: MZT.	9
Figura I.1. Curva acumulativa de especies observadas y esperadas de gasterópodos y bivalvos presentes en las comunidades coralinas del PTM. Total por clase (a) y clases y sustratos, b: coral, c: roca, d: arena. Las curvas fueron construidas con 1,000 iteraciones sin reemplazo.	18
Figura I.2. Distribución de la abundancia (N) y riqueza de especies (S) entre las familias de gasterópodos y bivalvos presentes en los ecosistemas de coral del PTM. Total por clase (a) y clases y sustratos, b: coral, c: roca, d: arena.	21
Figura I.3. Distribución de la abundancia de individuos (N) y contribución (%) de las especies de gasterópodos y bivalvos presentes en los ecosistemas de coral del PTM. a: coral, b: roca, c: arena.	23
Figura I.4. Distintividad taxonómica promedio (Δ^+) de gasterópodos y bivalvos por latitud y sustrato presentes en las comunidades coralinas del PTM. Total por clase (a) y clases y sustratos, b: coral, c: roca, d: arena. 21°N: isla Isabel, 20°N: islas Marietas, 19°N: Jalisco-Colima, 18°N: Michoacán, 17°N: Guerrero, 15°N: Oaxaca.	26
Figura II.1. Influencia de los modelos de análisis espacial geográfico y oceanográfico en el PTM. Códigos: a Nayarit, b Jalisco, c Colima, d Michoacán, e Guerrero, f Oaxaca, NR: región Norte, CR: región centro, SR: región sur. CC: corriente de California, CC-AACM: corriente de California-Alberca de Agua Cálida Mexicana, AACM: Alberca de Agua Cálida Mexicana, GT: golfo de Tehuantepec.	42
Figura II.2. Variación promedio de los atributos de la comunidad de los gasterópodos asociados a los ecosistemas de coral, entre las escalas del modelo geográfico. Abundancia (N), riqueza de especies (S), diversidad de Shannon (H' en decits), region norte: RN, región centro: RC, región sur: RS, caleta Sin Nombre: CSN, Las Monas: LM, Costa Fragata: CF, bahía Rabijuncos: BR, ensenada Pescadores: EP, Las Pozas: LP, plataforma Pavonas: PP, túnel Amarradero: TA, Área de Restauración: AR, cueva del Muerto: CM, isla Pelícanos: IPE, El Elefante: EE, isla Cocinas: IC, La Virgencita: LV, Punto B: PB, La Boquita: LB, Paraíso Montemar: PM, L'Recif: L'R, Carrizales: CRZ, isla Pájaros: IPA, faro de Bucerías: FB, morro Colorado: MC, Zacatoso: ZC. Zihuatanejo (ZH): Manzanilla: MZL, caleta de Chon: CC, morro Potosí: MP, isla Montosa: IM, San Agustín:	50

SnA; Salchi: SC, Estacahuite: EST, Mazunte: MZT.	
Figura II.3. Variación promedio de los atributos de la comunidad de los gasterópodos asociados a los ecosistemas de coral, entre las escalas del modelo oceanográfico. Abundancia (N), riqueza de especies (S) y diversidad de Shannon (H' en decits), corriente de California: CC, corriente de California-alberca de agua cálida mexicana: CC-AACM, alberca de agua cálida mexicana: CC-AACM, golfo de Tehuantepec: GT, caleta Sin Nombre: CSN, Las Monas: LM, Costa Fragata: CF, bahía Rabijuncos: BR, ensenada Pescadores: EP, Las Pozas: LP, plataforma Pavonas: PP, túnel Amarradero: TA, Área de Restauración: AR, cueva del Muerto: CM, isla Pelícanos: IPE, El Elefante: EE, isla Cocinas: IC, La Virgencita: LV, Punto B: PB, La Boquita: LB, Paraíso Montemar: PM, L'Recif: L'R, Carrizales: CRZ, isla Pájaros: IPA, faro de Bucerías: FB, morro Colorado: MC, Zacatoso: ZC. Zihuatanejo (ZH): Manzanilla: MZL, caleta de Chon: CC, morro Potosí: MP, isla Montosa: IM, San Agustín: SnA; Salchi: SC, Estacahuite: EST, Mazunte: MZT.	52
Figura III.1. División del Pacífico americano en reinos, provincias y ecorregiones biogeográficas con el criterio de Spalding <i>et al.</i> (2007). Códigos de las ecorregiones: GA: golfo de Alaska, NAPF: fiordos del Pacífico Norteamericano, OWV: Oregon-Washington-Vancouver, NCLF: norte de California, SCLF: sur de California, MGD: Transición Magdalena, CRTZ: Cortez, MTP: Pacífico tropical mexicano, CH-N: Chiapas-Nicaragua, NCY: Nicoya, GP: golfo de Panamá, GLP: Galápagos, GYQ: Guayaquil, PC: Perú Central, HMBD: Humboldt, CHC: Chile Central, ARC: Araucania, CLNS: Chilense, CFSC: canales y fiordos del sur de Chile.	65
Figura III.2 División del Pacífico americano en reinos, provincias y ecorregiones biogeográficas con el criterio de Briggs y Bowen (2012).	66
Figura III.3 Area de estudio, con las principales corrientes oceánicas del Pacífico americano	68
Figura III.4 Distribución latitudinal de la riqueza de bivalvos en el Pacífico americano. N: Latitud Norte, S: Latitud Sur, GC: golfo de California	74
Figura III.5. Dendrograma que muestra la organización de los grupos latitudinales en función de la similitud de especies. Los grupos A a P, pertenecen al hemisferio norte y de Q a B' al hemisferio sur.	76
Figura III.6 Distribución de la riqueza de bivalvos en los grupos latitudinales de los hemisferios norte y sur.	77
Figura III.7. Distribución en el Pacífico americano de las áreas identificadas en los hemisferios norte y sur por los valores del análisis de coordenadas principales.	81
Figura III.8 Promedio de la temperatura superficial del mar (TSM) en las latitudes del Pacífico americano	91

Lista de cuadros

	Página
Cuadro I.1. Abundancia (N) y riqueza de especies (S) de bivalvos y gasterópodos presentes en los sustratos de las comunidades coralinas y las latitudes (N) estudiadas del PTM.	19
Cuadro II.1 Riqueza de especies (S), abundancia (N) y abundancia relativa (%) de los grupos funcionales (GF) entre los factores de los modelos geográfico (a) y oceanográfico (b). RE: región, RN: región norte, RC: región centro, RS: región sur, GF: grupo funcional, Epi: epifauna, Semi: Semi-infauna, Inf: infauna, Car: carnívoro, Detr: Detritivore, Filt: filtrador, Herb: herbívoro, Par: parásito, Necr: necrófago, PG: posición geográfica, CO: característica oceanográfica, CC: corriente de California, AACM: Alberca de Agua Cálida Mexicana, gT: Golfo de Tehuantepec	46
Cuadro II.2. Resultados de los diseños PERMANOVA de los modelos geográfico (a) y oceanográfico (b). Códigos: RE: Región, PG: Posición geográfica, SI: sitio, CO: Característica Oceanográfica, N: Abundancia, S: Riqueza de especies, H': Diversidad de Shannon., Pse-t: Pseudo t, P (perm): valor de la probabilidad basado en permutaciones, % CV: porcentaje de los componentes de variación. Las diferencias significativas ($P \leq 0.05$) están en negritas.	49
Cuadro II.3. Partición aditiva canónica del ensamblaje de especies (a) y grupos funcionales (b). $[a]$ = variación explicada sólo por variables ambientales, $[b]$ = variación explicada simultáneamente por variables biológicas y espaciales, $[c]$ = variación explicada sólo por variables espaciales, $[d]$ = variación residual. $[a+b+c]$ = Variación total explicada. Códigos: P: concentración de fosfatos, PP: producción primaria, cobertura de bentos y sustratos: Poc: Pocillopora, Bri: briozoarios, Hid: hidrozoarios, A: arena, Ro: roca, Esp: esponjas, CM: coral muerto, Esc: escombros, Oct: octocorales.	53
Cuadro III.1 Variación explicada por los ejes individuales y carga de factores de los grupos latitudinales del hemisferio norte.	80
Cuadro III.2 Variación explicada por los ejes individuales y carga de factores de los grupos latitudinales del hemisferio sur	83

Lista de anexos

Apéndice A

	Página
Cuadro A1. Listado sistemático de las especies vivas de gasterópodos y bivalvos asociados a los sustratos de las comunidades coralinas del PTM. Localización de sitios en figura 1. Códigos: caleta Sin Nombre: CSN, Las Monas: LM, Costa Fragata: CF, bahía Rabijuncos: BR, ensenada Pescadores: EP, Las Pozas: LP; plataforma Pavonas: PP, túnel Amarradero: TA, Área de Restauración: AR, cueva del Muerto: CM, isla Pelícanos: IPE, El Elefante: EE, isla Cocinas: IC, La Virgencita: LV, Punto B: PB, La Boquita: LB, Paraíso Montemar: PM, L'Recif: L'R, Carrizales: CRZ, isla Pájaros: IPA, faro de Bucerías: FB, morro Colorado: MC, Zacatoso: ZC, Manzanilla: MZL, Caleta de Chon: CC, morro Potosí: MP, isla Montosa: IM, San Agustín: SnA; Puerto Ángel (PA): Salchi: SC, Estacahuite: EST, Mazunte: MZT.	115

Apéndice B

Cuadro B1. Grupos funcionales de las especies de gasterópodos vivos asociados a los ecosistemas de coral en el PTM. EpiHerb: epifauna herbívora; EpiCar: epifauna carnívora; SemiHerb: semi-infauna herbívora; EpiFilt: epifauna filtradora; EpiDet: epifauna detritívora; EpiPar: epifauna parásita; InfNecr: infauna mecrófaga.	128
Cuadro B2. Especies que contribuyen a las diferencias entre las escalas del modelo geográfico, basado en los resultados de SIMPER.	129
Cuadro B3. Pruebas <i>a posteriori</i> para el PERMANOVA del Modelo Oceanográfico. S: riqueza de especies, H': diversidad de Shannon. Las diferencias significativas ($P \leq 0.05$) están en negritas. Se presentan las características oceanográficas con diferencias significativas. Códigos, Pse-t: Pseudo t, P (perm): valor de la probabilidad basado en permutaciones, CC: corriente de California, AACM: Alberca de Agua Cálida Mexicana, GT: golfo de Tehuantepec.	130
Publicación: Barrientos-Lujan NA, López-Pérez A, Ríos-Jara E, Ahumada-Sempoal MA, Ortiz M, Rodríguez-Zaragoza FA (2017) Ecological and functional diversity of gastropods associated with hermatypic corals of the Mexican tropical Pacific. Marine Biodiversity, DOI 10.1007/s12526-017-0780-6	131

PRÓLOGO

Este trabajo es un aporte al conocimiento de la biología y ecología de los gasteropodos y bivalvos asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Pacífico tropical mexicano (PTM). Se estudió la riqueza y composición de especies, distintividad taxonómica y variación espacial del ensamblaje de moluscos gasterópodos y bivalvos asociados a los diferentes sustratos en ecosistemas arrecifales de la región. Así también, se analizó el cambio latitudinal de la similitud de especies de bivalvos entre grupos en el Pacífico americano. Esta investigación presenta el primer estudio de los moluscos asociados a ecosistemas de coral del PTM.

El documento está organizado de la siguiente manera: Introducción general, Objetivos (generales y particulares) y Material y Método que incluye Area de Estudio y Trabajo de Campo y Laboratorio. Siguen los capítulos I a III, escritos a manera de publicaciones independientes y finaliza con una Conclusión general.

El capítulo I, analiza la variación de la riqueza, abundancia y diversidad taxonómica de gasterópodos y bivalvos en los sustratos coral, roca y arena de los ecosistemas de coral del Pacífico mexicano. Este capítulo llena un vacío en la información sobre la riqueza de especies de estos sistemas, debido a que se convierte en el primer inventario de gasterópodos y bivalvos vivos asociados a ellos. El análisis de esta información mediante distintividad taxonómica promedio ($\Delta+$) facilita la evaluación de la biodiversidad marina a nivel de sitios, tipos de sustratos y latitud-longitud.

El capítulo II analiza la variación de la riqueza de especies, la abundancia, la diversidad de Shannon, el ensamblaje y grupos funcionales de gasterópodos asociados a corales hermatípicos del PTM, mediante dos modelos multiescala. El modelo geográfico-ecológico, examinó las escalas espaciales de región, posición geográfica (N) y sitios, y el modelo oceanográfico consideró características oceanográficas y sitios.

El capítulo III presenta un análisis espacial de la composición de especies de bivalvos del Pacífico americano. Esto se realizó a partir de una base de datos de 1,021 especies registradas en la plataforma continental (< 50 m de profundidad), desde los 60° N y los 55° S. Se aplicó un análisis de clasificación (dendrograma) para identificar grupos de latitudes con composición de especies similar y un análisis de coordenadas principales para delimitar en áreas estos grupos latitudinales.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Biológicamente, los arrecifes de coral mantienen una porción significativa de la diversidad tropical marina, donde la gran mayoría de las especies asociadas corresponde a invertebrados (Wood 1998, Stella *et al.* 2011). Por su heterogeneidad ambiental, los corales forman áreas de alimentación, desove y apareamiento de muchas especies, participan en la cadena alimentaria pelágica a través de la exportación y explotación pesquera (Mancera-Pineda *et al.* 2013, Rodríguez-Villalobos *et al.* 2013). Por su belleza escénica, son fuente significativa de recursos por medio del turismo ecológico y el buceo recreativo (Spalding *et al.* 2001, Ríos-Jara *et al.* 2013). Además, prestan servicios ecosistémicos como barreras para proteger la costa contra el oleaje ocasionado por tormentas y huracanes, evitan la erosión, contribuyen a la formación de playas y permiten el desarrollo de manglares y pastos marinos (Reyes-Bonilla *et al.* 2014). Esto los convierte en ecosistemas invaluable y de gran importancia social y económica, pero también son ecológicamente vulnerables y frágiles.

Por otro lado, los ecosistemas de coral están amenazados por los efectos y las consecuencias del calentamiento global, tal como blanqueamiento coralino, la elevación del nivel del mar, el incremento progresivo y constante de la temperatura promedio del océano, cambios espaciales y temporales de la precipitación, la acidificación del océano y el aumento de la frecuencia e intensidad de los fenómenos asociados con El Niño-Oscilación Sur (ENSO) (Calderon-Aguilera *et al.* 2007, Brierley y Kingsford 2009). Por ejemplo, después del ENSO de 1982-1983, la cobertura coralina disminuyó hasta un 20% en el Pacífico Centroamericano (Calderon-Aguilera *et al.* 2007). Los arrecifes son sensibles también a las presiones humanas como el desarrollo costero por infraestructura turística y urbana, seguida de la modificación del uso del suelo, el cambio de hábitat, la introducción de especies invasoras, la explotación de recursos pesqueros, la eutrofización, la contaminación química, urbana y de aguas residuales y

la falta de control en las visitas a los arrecifes coralinos (Calderon-Aguilera *et al.* 2007, Ríos-Jara *et al.* 2013, Spilmont 2013). Estos factores que causan deterioro en la salud de los arrecifes ocasionan la disminución de su cobertura y su capacidad para mantener la biodiversidad.

Los arrecifes de coral responden al deterioro natural y antropogénico mediante cambios funcionales y estructurales (Calderon-Aguilera *et al.* 2007, Padilla-Souza *et al.* 2009). Los cambios funcionales se identifican mediante modificaciones en la actividad fotosintética, las tasas de crecimiento y de fecundidad/reproducción (Glynn *et al.* 2001, Baker 2003, Chávez-Romo y Reyes-Bonilla 2007, Horta-Puga y Carriquiry 2008, Carpizo-Ituarte *et al.* 2011, Norzagaray-López *et al.* 2013). Por su parte, los cambios estructurales, se identifican a partir de organismos bioindicadores de la degradación del ecosistema, mediante cambios en la biodiversidad de los grupos de vertebrados e invertebrados asociados al coral (Gladstone 2002, Stella *et al.* 2011, Spilmont 2013). Estos bioindicadores proporcionan información clave referente a los atributos funcionales y estructurales en los sistemas arrecifales. Su utilización en la evaluación y en el seguimiento de impactos de fenómenos naturales y antropogénicos como el cambio climático permiten evaluar la condición y las tendencias de salud del ecosistema arrecifal (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007, McField y Kramer 2007).

Uno de los taxones importantes para evaluar la condición del sistema arrecifal son los moluscos, un grupo que, por su abundancia y riqueza de especies, es de los invertebrados más característicos del ecosistema de coral (Bouchet *et al.* 2002). Los moluscos están considerados como un *taxa* indicador de la biodiversidad asociada a los arrecifes y un grupo focal para la conservación de la biodiversidad marina (Zuschin *et al.* 2001, Bouchet *et al.* 2002, Zuschin y Stachwitsch 2007, Stella *et al.* 2011). Los procesos evolutivos que han experimentado les permiten ocupar una gran cantidad de nichos, tienen una posición en las redes tróficas, en la

que participan desde consumidores primarios hasta descomponedores y establecen relaciones simbióticas con otros invertebrados del arrecife (Zuschin *et al.* 2001).

En nuestro país, contrario a la importancia ecológica de los moluscos en el arrecife y a la gran cantidad de inventarios que se han realizado en el Pacífico mexicano, se desconoce la riqueza total de moluscos asociados a los ecosistemas de coral (Castillo-Rodríguez 2014). Por ello, el estudio de la biodiversidad de la comunidad malacológica asociada a ecosistemas de coral, es una acción urgente, considerando, las amenazas a las que se enfrentan los arrecifes; todo esto con el fin de conocer y proteger el patrimonio biótico. En este sentido, los inventarios y los muestreos de la abundancia de especies representan la línea base de la riqueza biológica y diversidad ecológica de un área o un ecosistema. A partir de ellos, es posible el estudio de la biodiversidad desde un enfoque taxonómico, ecológico y biogeográfico.

El estudio de la biodiversidad desde un punto vista taxonómico, es importante debido a que permite identificar la composición de especies en sitios y sistemas, y con ello, aportar información para la conservación en áreas naturales protegidas (ANP's), o bien, para la conformación de redes de ANP.

El enfoque ecológico, permite profundizar más en la variación de la biodiversidad debido a que se analiza el cambio en la composición y abundancia de las especies de los ensamblajes biológicos asociados a los ecosistemas de coral. En este sentido, con esta perspectiva de análisis se evalúa la biodiversidad a diferentes escalas temporales o espaciales, o bien a nivel de poblaciones, comunidades o ecosistemas (Armsworth *et al.* 2004). Este tipo de estudios son importantes, debido al papel ecológico, biológico, económico y social que éstos representan. En los ecosistemas de coral, identificados como ambientes heterogéneos, la composición de la fauna malacológica podría variar a distintas escalas espaciales, desde los distintos hábitats o sustratos dentro del mismo arrecife, entre arrecifes dentro de la misma región o entre arrecifes

ubicados en distintas regiones. Aunque los sustratos duros y heterogéneos sobresalen en estos ecosistemas de coral, también es importante el sustrato suave o blando. En estos sustratos, considerados ambientes homogéneos, la composición de especies puede variar en función del tamaño de grano, el drenaje del sustrato, las características del sedimento y los niveles de impacto ambiental (Cruz-Motta 2007, Kraufvelin *et al.* 2011, Neves *et al.* 2012). Ante los daños ambientales, en los sustratos duros, posiblemente las especies simbiotas y coralívoras se mantengan, pero las especies generalistas, las asociadas a otros tipos de sustratos duros y blandos y las que desarrollan otras funciones en el coral, podrían ser más susceptibles de determinados grupos de procesos y variables bióticas y abióticas que contribuyen a la distribución espacial de las especies. En este caso, analizar el patrón de distribución del bentos, permite conocer que factores son los que determinan la estructura del ensamblaje biológico (Neves *et al.* 2012), entender su relevancia para la conservación y para determinar la respuesta del ecosistema de coral al impacto natural y humano (Armsworth *et al.* 2004). Además, estos aspectos son de suma importancia en el estudio de los arrecifes de coral, en particular, aquellos que están expuestos a una serie de presiones naturales y humanas, como los que se desarrollan en el Pacífico americano.

Finalmente, el enfoque biogeográfico. En función de la intensidad, la duración y la frecuencia de estas presiones ambientales, es la respuesta de la parte biótica del ecosistema. Si estas permanecen en el tiempo y en el espacio, pueden conducir a cambios en la composición y en la distribución de las especies. Frecuentemente los ecosistemas de coral experimentan cambios en el tamaño de sus poblaciones, en la historia de vida de sus organismos, en el ámbito geográfico de su fauna y flora, en la composición de especies y, en última instancia en la extinción de especies a varias escalas espaciales (McCarty 2001, Stella *et al.* 2011). Por esta razón, las investigaciones biogeográficas a mediana y gran escala, que se enfocan en la

descripción de patrones en la distribución geográfica de las especies y de taxones superiores, y ponen a prueba hipótesis que expliquen dichos patrones. Por ejemplo, el gradiente latitudinal en la riqueza de especies es uno de los más observados en la naturaleza.

En los últimos años, ninguno de los tres aspectos mencionados del estudio de la biodiversidad, es decir, el levantamiento de inventarios faunísticos, el análisis de variación espacial y la distribución geográfica de los moluscos (gasterópodos o bivalvos) asociados a coral, se ha realizado en los ecosistemas de coral del Pacífico tropical mexicano. Por lo anterior, conocer la composición y riqueza de especies, analizar la estructura comunitaria y los patrones de variación espacial de las especies de moluscos que habitan el coral, permite una mejor evaluación de los cambios estructurales ocasionados en los arrecifes (Zuschin *et al.* 2001). Así mismo, es necesario implementar estrategias de conservación más eficientes, como el establecimiento de áreas naturales protegidas y de protección de especies, a fin de lograr un manejo sostenible. Ambas acciones, la evaluación de la diversidad y las estrategias de conservación, tienen su fundamento en la biodiversidad y a su vez, en la biogeografía ecológica. Este estudio tiene la finalidad de analizar información para conocer la diversidad de los moluscos asociados a los arrecifes coralinos, identificar los patrones y las escalas de variación espacial, así como los factores bióticos y abióticos que causan variación en la estructura comunitaria y tratar de explicar los límites de distribución geográfica de las especies de moluscos.

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la variación espacial de los ensamblajes de moluscos gasterópodos y bivalvos de las comunidades coralinas y arrecifes de coral del Pacífico tropical mexicano y su relevancia en el Pacífico americano

OBJETIVOS PARTICULARES

- Caracterizar la composición de especies de bivalvos y gasterópodos asociados a comunidades coralinas, entre la entrada del golfo de California a Oaxaca en el Pacífico tropical mexicano.
- Describir el patrón espacial de la composición, la riqueza de especies y la distintividad taxonómica de las comunidades de bivalvos y gasterópodos asociados a comunidades de coral del Pacífico tropical mexicano.
- Describir mediante los modelos geográfico-ecológico y oceanográfico, la variación espacial multiescala de la diversidad ecológica y funcional de especies de gasterópodos asociados a los ecosistemas coralinos del Pacífico tropical mexicano.
- Describir la similitud en la composición de especies de bivalvos de las latitudes del Pacífico americano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

En este trabajo, el Pacífico tropical mexicano (PTM) incluye las costas de Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca, con una extensión de ~1,500 km (Figura A). Esta región es parte del Pacífico oriental tropical (POT) y está influenciada por la corriente de California (CC), la corriente Costera Mexicana (CCM), la surgencia de Cabo Corrientes, la alberca de agua cálida mexicana (AACM), el mezclado turbulento del golfo de Tehuantepec (GT) y la corriente costera de Costa Rica (CCCR) (Wang y Enfield 2001, Fiedler y Talley 2006, Lavín *et al.* 2006, Zamudio *et al.* 2007, Gómez-Valdivia *et al.* 2015, Reyes-Hernández *et al.* 2016). La CC es una corriente fría con temperatura superficial del mar (TSM) de entre 13° (invierno) y 20°C (verano). En su zona de influencia confluyen masas de agua de origen subártico, subtropical y tropical (Fiedler y Talley 2006, Godinez *et al.* 2016). La AACM es parte de la alberca de agua cálida del hemisferio occidental (WHWP, Wang y Enfield 2001), caracterizada por una TSM mayor a 28.5°C y salinidad de 34.5 ups. La amplia variación anual en volumen y temperatura de la WHWP influye en la temporada de lluvias, la frecuencia e intensidad de tormentas y huracanes, y desempeña un papel importante en el desarrollo de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) (Wang y Enfield 2001, Fiedler y Talley 2006). En el golfo de Tehuantepec, las aguas son relativamente productivas debido a la surgencia costera y el mezclado turbulento asociado con los vientos Tehuanos o Nortes que cruzan desde el golfo de México hacia el golfo de Tehuantepec (Stumpf y Legeckis 1977, Trasviña *et al.* 1995, Barton *et al.* 2009). Esto último es una característica sobresaliente entre los meses de octubre-noviembre y abril-mayo.

El PTM es afectado por El Niño – fase cálida del evento El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) – caracterizado por una termoclina y una nutriclina profundas que disminuyen la productividad primaria. Estas condiciones se invierten durante La Niña (fase fría del ENOS), cuando agua profunda rica en nutrientes llega a la superficie y favorece la producción primaria (Fiedler y Talley 2006).

Geomorfológicamente, el PTM presenta una plataforma continental estrecha, playas arenosas y rocosas amplias, zonas de acantilados y bahías protegidas que favorecen la presencia discontinua de ecosistemas de coral y la existencia de una fauna malacológica propia y un endemismo alto (Reyes-Bonilla 1993, Glynn y Ault 2000).

En este trabajo, se estudiaron 31 sitios que presentan ecosistemas de coral con diferente grado de desarrollo arrecifal. Éstos se localizan en: Isla Isabel (21°N, 105°O) e Islas Marietas (20°N, 105°O) Nayarit; Bahía Chamela y Melaque, Jalisco (19°N, 105°O); Manzanillo, Colima (19°N, 104°O); Faro de Bucerías y Caleta de Campos, Michoacán (18°N, 103°O); Ixtapa y Zihuatanejo, Guerrero (17°N, 101°O); Puerto Ángel y Bahías de Huatulco, Oaxaca (15°N, 95°O) (Figura A). En ellos, existen arrecifes rocosos con colonias aisladas (llamados “comunidades coralinas”), parches arrecifales monoespecíficos y arrecifes de coral de tipo franja, pequeños, bien desarrollados, con coberturas de coral importantes, pero con una riqueza y equidad de especies baja por la dominancia alta del género *Pocillopora* spp., principal responsable de la formación de arrecifes en el POT (Glynn y Ault 2000, Reyes-Bonilla 2003, Reyes-Bonilla *et al.* 2010, López-Pérez *et al.* 2012, Reyes-Bonilla *et al.* 2013). Isla Isabel, Islas Marietas y Bahías de Huatulco, son áreas naturales protegidas en la categoría de Parque Nacional (CONANP 2003, 2005, 2007). Por su parte, las islas de Bahía de Chamela tienen la categoría de Santuario (CONANP 2008).

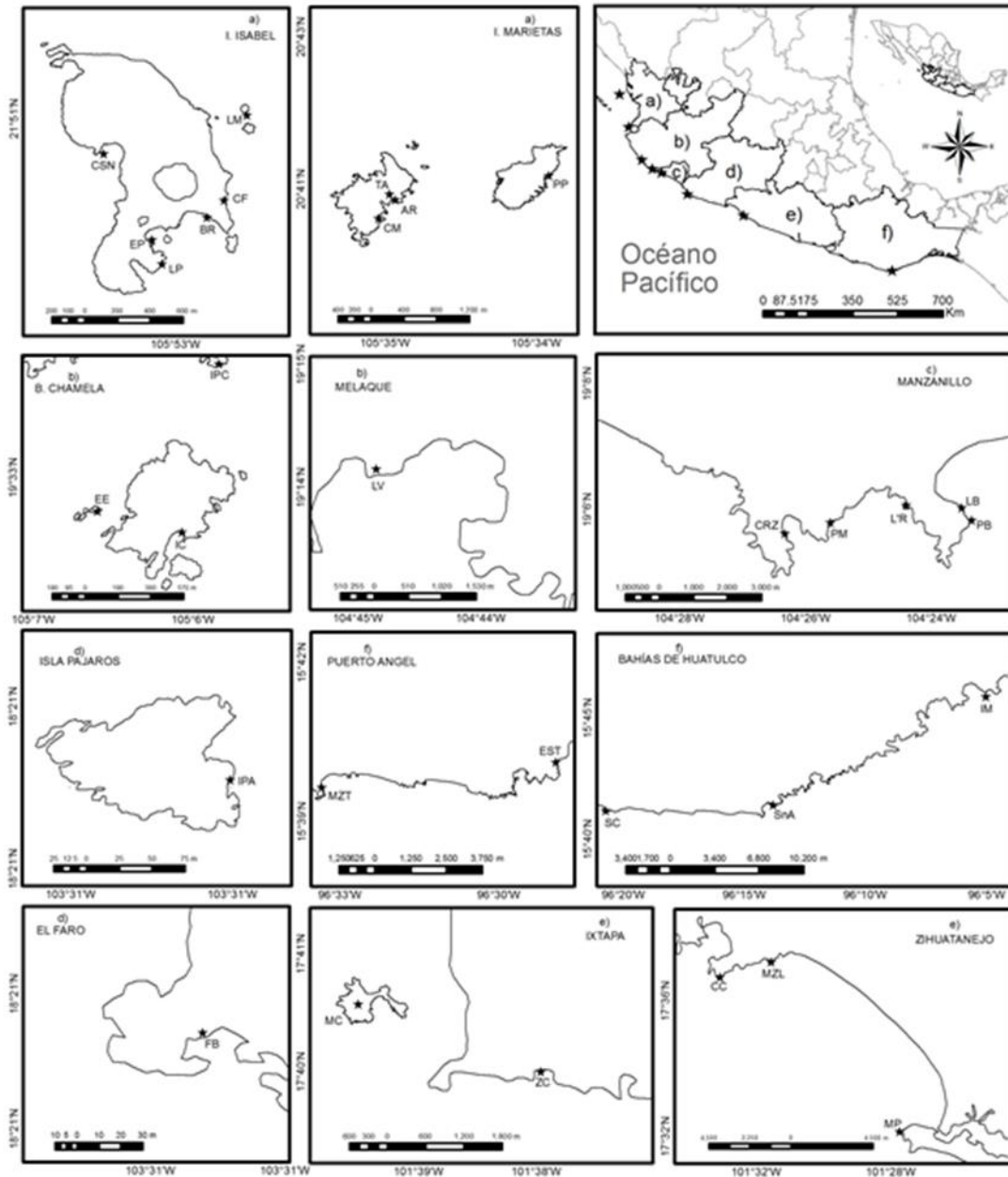


Figura A. Ubicación de los sitios de muestreo en el PTM. a) Nayarit (NAY), isla Isabel (IIN): caleta Sin Nombre: CSN, Las Monas: LM, costa Fragata: CF, bahía Rabijuncos: BR, ensenada Pescadores: EP, Las Pozas: LP; islas Marietas (IIM): plataforma Pavonas: PP, túnel Amarradero: TA, Área de Restauración: AR, cueva del Muerto: CM, b) Jalisco (JAL), bahía Chamela: isla Pelicanos: IPE, El Elefante: EE, isla Cocinas: IC. Melaque (MQ): La Virgencita: LV. c) Colima (COL): Punto B: PB, La Boquita: LB, Paraíso Montemar: PM, L'Recif: L'R, Carrizales: CRZ. d) Michoacán (MICH), isla Pájaros: IPA, faro de Bucerías: FB. e) Guerrero (GRO), Ixtapa (IX): morro Colorado: MC, Zacatoso: ZC. Zihuatanejo (ZH): Manzanilla: MZL, caleta de Chon: CC, Morro Potosí: MP. f) Oaxaca (OAX), Bahías de Huatulco (BH): isla Montosa: IM, San Agustín: SnA; Puerto Ángel (PA): Salchi: SC, Estacahuite: EST, Mazunte: MZT.

Trabajo de campo y laboratorio

En cada uno de los 31 sitios, se recolectaron muestras de coral vivo *Pocillopora* spp., roca y arena. En cada sitio se obtuvieron cuatro réplicas por tipo de sustrato, mediante cuadrantes de 0.25 m² seleccionados al azar, en la zona sublitoral entre los dos y 15 m de profundidad (Ramírez-Luna *et al.* 2002). Para el sustrato arenoso, siempre que fue posible, se extrajeron los primeros 10 cm de sedimento dentro del cuadrante. Esta profundidad es adecuada por que cubre el hábitat de los moluscos infaunales o endofauna (Zuschin y Ebner 2015). En total, se recolectaron doce cuadrantes en cada sitio. Las muestras fueron fijadas con alcohol etílico al 70%. En el laboratorio, las muestras de coral vivo fueron fragmentadas y cuidadosamente examinadas con el fin de extraer todos los bivalvos y gasterópodos. A las muestras de roca, se les raspó la superficie para desprender moluscos incrustantes. La muestra de arena se pasó por un tamiz geológico de luz de malla de 1.0 mm. Los ejemplares fueron fijados con alcohol etílico al 70%. La identificación taxonómica de ejemplares completos y talla ≥ 0.5 mm se realizó al mínimo taxón sobre la base de las características de la concha documentadas por Keen (1971), Keen y Coan (1974) y Coan y Valentich-Scott (2012). Se actualizaron los nombres científicos de los gasterópodos de acuerdo con WoRMS (2017, <http://www.marinespecies.org/>) y el arreglo sistemático de acuerdo con el criterio de Bouchet y Rocroi (2005). Con los bivalvos se siguió el criterio de Coan y Valentich-Scott (2012) en la identificación de las especies y en arreglo sistemático. Los ejemplares recolectados se incorporaron a la Colección de Moluscos del Museo de Historia Natural de la Universidad del Mar (CMMHNUMAR, Clave: OAX-CC-246-2011) y a la Colección Científica del Laboratorio de Ecología Molecular, Microbiología y Taxonomía (LEMITAX) del Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Universidad de Guadalajara.

CAPÍTULO I
RIQUEZA, ABUNDANCIA Y DISTINTIVIDAD TAXONÓMICA DE
GASTERÓPODOS Y BIVALVOS EN LOS ECOSISTEMAS DE CORAL DEL
PACÍFICO MEXICANO

RESÚMEN

Se describe la riqueza y distintividad taxonómica promedio (Δ^+) de gasterópodos y bivalvos asociados a tres sustratos (coral, roca y arena) de 31 sitios con ecosistemas de coral del Pacífico tropical mexicano (PTM). Se recolectaron 2,576 individuos de 209 especies: 146 gasterópodos y 63 bivalvos. Con estos datos, es posible decir que el PTM es una de las áreas con mayor diversidad (2.63 especies m^2) de moluscos asociadas a arrecifes de coral en el Pacífico tropical oriental. De acuerdo con la evaluación del esfuerzo de muestreo, se registró el 80% de las especies de gasterópodos y el 93% de las especies de bivalvos que habitan en los sistemas arrecifales, aunque los porcentajes varían entre sustratos. Los gasterópodos contribuyeron con el 70% de la abundancia total, y los bivalvos con el resto. Se observó que los bivalvos, indistintamente del sustrato en que habitan y de la latitud en la que se desarrolla el parche arrecifal, tienen una Δ^+ similar a la esperada. Es decir, su contribución a la diversidad taxonómica promedio del PTM es alta. Por su parte, los gasterópodos desplegaron un comportamiento diferenciado respecto a Δ^+ , dependiendo, del sustrato y de la latitud cuando los sistemas tuvieron valores de Δ^+ distintos de lo esperado, en todos los casos los valores fueron menores que lo esperado. Esto significa que en los gasterópodos de los tres sustratos de las latitudes 18°, 17° y 15° N, se presenta una relación taxonómica estrecha. En general, los valores de Δ^+ más elevados se encontraron en el sustrato arenoso, lo que sugiere que la diversidad de gasterópodos y bivalvos es la que aporta la mayor contribución a la distintividad taxonómica de los ecosistemas de coral del PTM.

Palabras clave: moluscos, arrecifes, malacofauna asociada, Pacífico

ABSTRACT

This study describes the richness and average taxonomic distinctness (Δ^+) of gastropods and bivalves associated with three substrates (coral, rock and sand) in coral communities and reefs of 31 sites in the Mexican Tropical Pacific. A total of 2,576 individuals belonging to 209 species: 146 gastropods and 63 bivalves. With these data, it is possible to say that this is one of the most diverse areas (2.63 species m^2) of molluscs associated with coral reefs in the eastern tropical Pacific. According to evaluation of the effort, sampling recovered 80% of the gastropod and 93% of the bivalve species that potentially inhabit the reef systems, although percentages varied among substrates. Of the organisms collected, the gastropods contributed 70% of the total abundance, while the bivalves accounted for the rest. Regardless of the substrate and latitude at which the reef patch develops, the bivalves were observed to have a Δ^+ similar to that expected. That is, their contribution to the average taxonomic diversity of the MTP is high. The gastropods presented differentiated behavior with respect to Δ^+ , depending on the substrate and latitude of the reef patch; when systems were Δ^+ different values than expected; in all cases the values were lower than expected. This means that a narrow taxonomic relationship is present among the gastropods of the three substrates of latitudes 18°, 17° and 15° N. In general, the highest Δ^+ values were found in the sandy substrate, suggesting that the diversity of gastropods and bivalves is the largest contributor to the taxonomic distinctiveness of coral ecosystems PTM.

Keywords: mollusks, coral reefs, Mollusca in coral reefs, associated malacofauna

I.1 INTRODUCCIÓN

Desde la década de 1980, se han realizado numerosos estudios sobre los moluscos del Pacífico mexicano. La mayoría corresponden principalmente a especies bentónicas de la zona intermareal rocosa y de la plataforma continental de localidades distribuidas a lo largo de la región (e.g., Salcedo-Martínez *et al.* 1988, Holguín-Quiñones y González-Pedraza 1989, Reguero-Reza y García-Cubas 1989, Román-Contreras *et al.* 1991, Holguín-Quiñones y González-Pedraza 1994, Gamboa-Contreras y Tapia-García 1998, Ríos-Jara *et al.* 2006, Hendrickx *et al.* 2007, Ríos-Jara *et al.* 2009). También se han estudiado las especies holoplanctónicas (Moreno-Alcántara *et al.* 2014), las carismáticas como los opistobranquios (Hermosillo *et al.* 2006) y los quitones (Reyes-Gómez 2016). A partir de los trabajos realizados, se estima que la riqueza de moluscos del Pacífico mexicano es de 2,576 especies; que incluyen 670 bivalvos y 1, 721 gasterópodos (Castillo-Rodríguez 2014). No obstante, la riqueza de especies en el Pacífico mexicano podría estar subestimada debido a que los moluscos asociados a ecosistemas de coral han sido poco estudiados. Entre los estudios llevados a cabo en estos ecosistemas, destacan los trabajos realizados en cabo Pulmo, Baja California Sur (Vicencio-Aguilar 1998), en el Parque Nacional isla Isabel, Nayarit (Ríos-Jara *et al.* 2008), en bahía de Tenacatita y playa Mora, Jalisco (Ríos-Jara *et al.* 2006, Landa-Jaime *et al.* 2013) y en Puerto Escondido, Puerto Ángel y bahías de Huatulco, Oaxaca (Rodríguez-Palacios *et al.* 1988, Barrientos-Luján 2009). Si bien están representados un buen número de sitios del Pacífico tropical mexicano con presencia de corales, aún falta conocer la fauna malacológica asociada a las comunidades de coral del norte y centro del Golfo de California, así como las que se localizan en las costas de Guerrero y Michoacán.

Los moluscos están entre los invertebrados más importantes de los sistemas marinos, debido a que son considerados un grupo focal para la conservación de la diversidad biológica

marina (Zuschin et al. 2001, Stella *et al.* 2011). Por ello son considerados un taxa indicador de la biodiversidad asociada a los arrecifes. En estos sistemas, los moluscos son un grupo conspicuo y bien representado por su abundancia y riqueza de especies (Bouchet *et al.* 2002). En los ecosistemas de coral, los moluscos, encuentran refugio durante parte o todo su ciclo de vida para realizar actividades como crecimiento, alimentación y reproducción (Cantera *et al.* 1988, Guzmán 1988, Díaz *et al.* 1990). Además, los moluscos ocupan varios niveles tróficos en las redes alimenticias, desde consumidores primarios hasta depredadores secundarios (Cantera *et al.* 1988, Guzmán 1988, Díaz *et al.* 1990, Esqueda *et al.* 2014), por lo que constituyen grupos funcionales importantes en la dinámica de estos ecosistemas (Roy et al. 2000, Stella *et al.* 2011)

Las características oceanográficas y geomorfológicas particulares que se presentan en el Pacífico mexicano, le proporcionan variaciones ambientales y ecológicas que permiten la presencia de una fauna malacológica propia, con un grado de endemismo alto (Castillo-Rodríguez 2014, Ríos-Jara 2016). Por ello, y considerando, el evidente vacío que existe en el conocimiento de la riqueza y abundancia de moluscos asociadas a los ecosistemas de coral en el Pacífico mexicano, este trabajo describe los principales patrones espaciales de composición, riqueza y distintividad taxonómica promedio (Δ^+) de gasterópodos y bivalvos asociados a este ecosistema en la región. Para ello, se realizó un muestreo extensivo y estandarizado en tres tipos de sustrato (coral vivo, roca coralina y arena) en 31 sitios con ecosistemas de coral a lo largo del PTM, desde las costas de Nayarit hasta Oaxaca. Con esta información, se evaluó el esfuerzo de muestreo mediante rarefacciones basadas en muestras – o curvas de acumulación de especies – con base en estimadores no paramétricos. Para ello se calculó el número de especies esperadas en los sistemas arrecifales por clase taxonómica, sustrato y latitud. Además,

se describió la variación de la composición y la diversidad de las jerarquías taxonómicas de gasterópodos y bivalvos, mediante el índice de distintividad taxonómica promedio. Se consideró que los ecosistemas de coral son semi-continuos a lo largo del PTM, se espera que la composición de especies coralívoras, simbiontes y las que son características de sustratos duros y suaves se mantengan similares en los ecosistemas de coral del PTM. Sin embargo, se presentan diferencias en función del tipo de sustrato.

I.2 MATERIALES Y MÉTODOS

I.2.1 Análisis de datos

Con la información obtenida de la identificación de especies por cuadrante, se construyó una matriz de datos de la composición y abundancia de gasterópodos y bivalvos por sustrato (coral, roca y arena), misma que se analizó por clase taxonómica, sustrato y latitud.

El esfuerzo de muestreo y la riqueza de especies (S) observada se evaluaron mediante curvas de rarefacción basadas en muestras. Las curvas se construyeron a partir de 10,000 permutaciones sin reemplazo en el programa PRIMER v6.1 + PERMANOVA (Clarke y Gorley 2006). La rarefacción basada en muestras utiliza estimadores no-paramétricos sin sesgo para estimar la riqueza de especies. Este análisis mantiene la estructura espacial de los datos y refleja la agregación o segregación espacial del ensamblaje (Gotelli y Colwell 2001). Estos resultados fueron contrastados con la riqueza esperada calculada mediante los estimadores Chao 1, Chao 2 y Jackknife 2 (Heltshe y Forrester 1983, Chao 1987). Estos índices estiman el número de nuevas especies a partir de la relación abundancia/incidencia de las especies presentes en el muestreo. Los estimadores Chao 2 y Jackknife 2 están basados en la incidencia de la rareza de especies (i.e. especies únicas y duplicadas), mientras que el estimador Chao 1 está basado en la abundancia de la rareza de las especies (i.e. singletons y doubletons).

Se determinó la rareza de especies por clase y latitud considerando a las especies únicas (registradas en una muestra), duplicadas (registradas en dos muestras), singletons (especies representadas por un individuo) y doubletons (especies representadas por dos individuos) (Chao 1984, 1987). La rareza de especies se estimó con el programa Estimates v8 (Colwell 2009).

El grado de relación taxonómica entre especies y la representación alta o pobre de los taxa, se estimó mediante la distintividad taxonómica promedio (Δ^+) (Clarke y Warwick 1999). Este indicador evalúa la distancia taxonómica promedio en un sistema de clasificación Linneana, entre pares de especies elegidas al azar en una muestra. La Δ^+ ha sido considerada como un estimador más robusto de la biodiversidad que los estimadores ecológicos tradicionales (Magurran 2004). Esto se debe a que Δ^+ es independiente de la riqueza específica y el esfuerzo de muestreo (Warwick y Clarke 1998). La Δ^+ se estimó por latitud-clase y latitud-clase-sustrato. Se construyeron intervalos de confianza al 95% con 10,000 permutaciones. Los análisis se realizaron en el programa PRIMER v6.1 + PERMANOVA (Clarke y Gorley 2006).

I.3 RESULTADOS

I.3.1 Esfuerzo de muestreo

Las curvas de acumulación total de especies observadas de gasterópodos y bivalvos por tipo de sustrato presentaron una tendencia hacia la asíntota. La representatividad promedio de la riqueza observada con respecto a la esperada, fue del 80% para gasterópodos y 93% para bivalvos (Figura I.1a).

El promedio de la riqueza observada por clase taxonómica y sustrato evidenció que en el sustrato coralino se registró el 64% de gasterópodos y el 80% de bivalvos (Figura I.1b). En sustrato rocoso, la representatividad de los gasterópodos fue del 64% y en los bivalvos fue del

70% (Figura I.1c). En cambio, en el sustrato arenoso se obtuvo el registro más alto de gasterópodos (67%), pero el más bajo de bivalvos (68%) (Figura I.1d). Adicionalmente, los análisis por sustrato y clase sugieren que aún falta por registrar un 20% de especies de gasterópodos y un 7% de bivalvos en los ecosistemas de coral del PTM.

En términos de rareza, 34 especies de gasterópodos (23.3%) y 9 especies de bivalvos (14.4%) estuvieron representadas por un sólo organismo, mientras que 28 familias de gasterópodos (50%) y 10 familias de bivalvos (50%) contaron con una sólo especie. Por su parte, los gasterópodos del sustrato arenoso obtuvieron los valores más altos de rareza con 26 especies singletons, 20 doubletons, 42 únicas y 17 duplicadas.

I.3.2 Riqueza y abundancia

Se registró un total de 3,964 individuos de moluscos vivos, 209 especies, 143 géneros y 77 familias. En el Apéndice A, Cuadro A1, se presenta la lista sistemática de las especies de gasterópodos y bivalvos registrados en este estudio. La mayor abundancia se registró en coral con 1,994 individuos, que corresponden al ~50% de los individuos recolectados. En roca se registraron 1,062 individuos (27%) y en arena 908 (23%) (Cuadro I.1a). La riqueza de especies (S) fue similar en los tres sustratos: 130 en roca, 122 en arena y 111 en coral (Cuadro I.1b). Para la clase Gastropoda se recolectaron 2,576 individuos, 146 especies, 98 géneros y 55 familias. La abundancia de esta clase representó el 65% del total de los individuos (Cuadro I.1a).

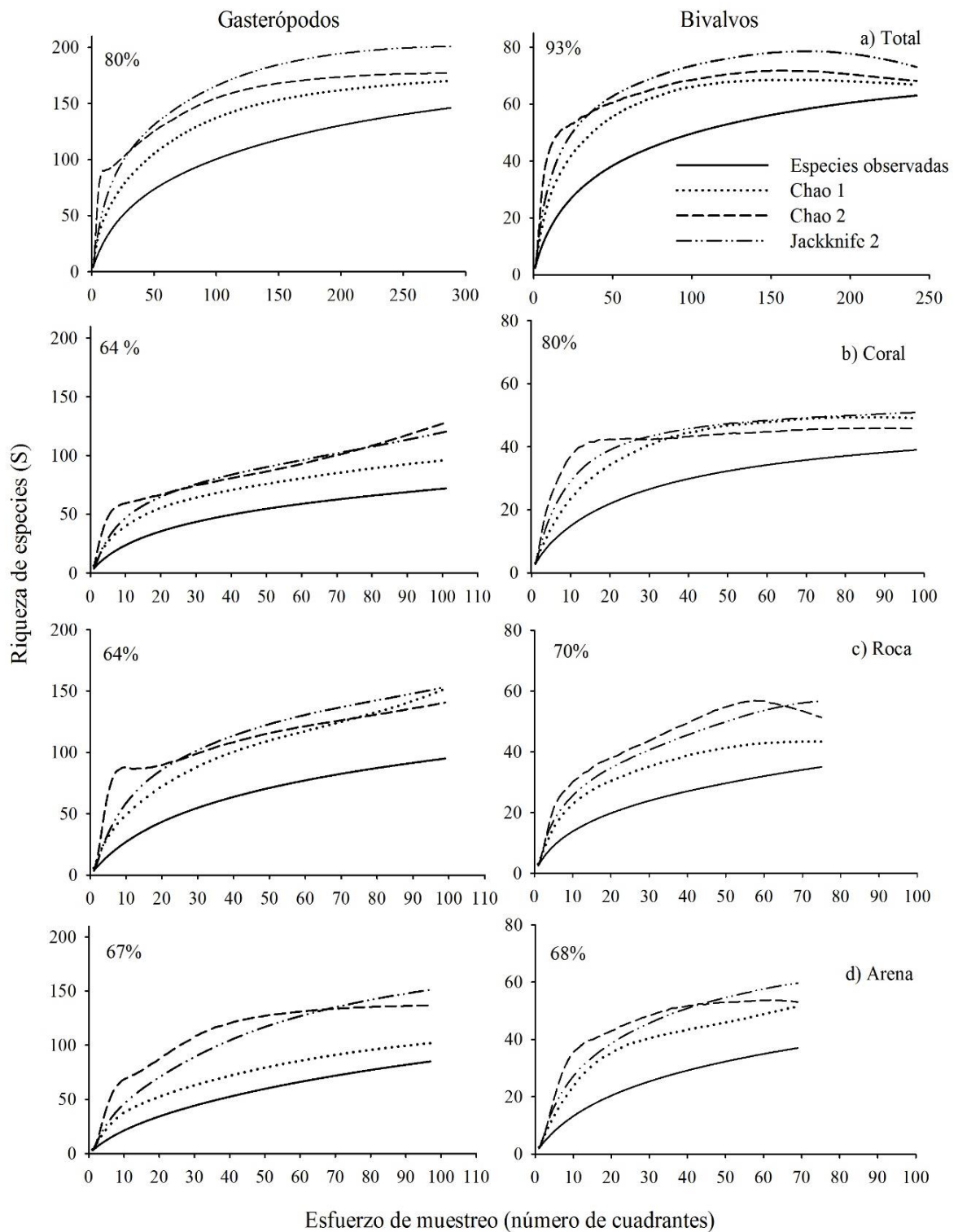


Figura I.1. Curva de acumulación de especies observadas y esperadas de gasterópodos y bivalvos de los ecosistemas de coral del PTM. Total (a) y tipos de sustratos, b: coral, c: roca, d: arena. Los porcentajes indican la representatividad observada respecto al promedio de los valores esperados.

Cuadro I.1. Abundancia (N) y riqueza de especies (S) de bivalvos y gasterópodos presentes en los sustratos de las comunidades coralinas y en las latitudes estudiadas del PTM.

a. Abundancia (N)												
Taxa/ Sustrato/ Latitud	Bivalvos			Total	Gasterópodos			Total	Total			Total global
	Coral	Roca	Arena		Coral	Roca	Arena		Coral	Roca	Arena	
21°N	134	103	50	287	179	102	77	358	313	205	127	645
20°N	55	75	93	223	120	144	369	633	175	219	462	856
19°N	213	33	17	263	122	84	64	270	335	117	81	533
18°N	53	13	2	68	53	26	18	97	106	39	20	165
17°N	78	155	52	285	374	186	97	657	452	341	149	942
15°N	214	22	26	262	399	119	43	561	613	141	69	823
Total Sustrato	747	401	240	1388	1247	661	668	2576	1994	1062	908	3964
b. Riqueza de especies (S)												
21°N	16	14	8	23	18	14	18	33	34	28	26	56
20°N	11	14	17	30	20	36	46	73	31	50	63	103
19°N	21	14	11	32	20	30	24	47	41	44	35	79
18°N	9	5	1	12	22	13	10	34	31	18	11	46
17°N	7	14	10	23	32	45	17	74	39	59	27	97
15°N	16	10	14	31	45	42	20	73	61	52	34	104
Total Sustrato	39	35	37	63	72	95	85	146	111	130	122	209

Las familias de gasterópodos con la mayor riqueza de especies (S) fueron Columbelloidea (14), Muricidae y Calyptraeidae (12), Buccinidae y Fissurellidae (7), que contribuyeron con el 53% de la abundancia y el 36% de la riqueza de gasterópodos en el PTM (Figura I.2a).

En el sustrato coralino se encontraron 35 familias, donde Muricidae fue la que tuvo mayor abundancia (N = 698, 56% de abundancia relativa) y riqueza (9 especies). Algunas familias de alta abundancia estuvieron también entre las de mayor riqueza de especies. Muricidae, Buccinidae y Calyptraeidae contribuyeron con el 70% de la abundancia relativa y el 33% de la riqueza de especies. Las especies de mayor abundancia fueron *Coralliophila monodonta* (Blainville, 1832), *Muricopsis zeteki* Hertlein y Strong, 1951 y *Triphora hannai* F. Baker, 1926 (Cuadro I.1a, Figuras I.2b, I.3a).

En el sustrato rocoso, al igual que en el coralino, las familias más abundantes, tuvieron también la mayor riqueza de especies. Las familias Calyptraeidae, Columbelloidea y Muricidae contribuyeron con el 40% de la abundancia relativa y el 42% de la riqueza de gasterópodos del sustrato (Figuras I.2c y I.3b). De las 95 especies identificadas en roca (Cuadro I.1b), 12 especies correspondieron a la familia Muricidae, 11 a Columbelloidea y 10 a Calyptraeidae. Las especies *Bostrycapulus aculeatus* (Gmelin, 1791), *Seila assimilata* (C. B. Adams, 1852) y *T. hannai* fueron las más abundantes (Figura I.3b).

La mayor abundancia de los gasterópodos de arena se observó en familias con especies de tallas pequeñas como Cystiscidae, Caecidae, Cerithiopsidae y Triphoridae. Estas familias, además de Cerithiidae, Olivellidae, Calyptraeidae, Areneidae y Turbinellidae, representaron el 70% de la abundancia en el sustrato (Figura I.2d). Las especies *Plesiocystiscus palantirulus* (Roth y Coan, 1968), *Caecum compactum* Carpenter, 1857, *S. assimilata*, *Persicula phrygia* (Sowerby II, 1846), *T. hannai*, *Granulina*

margaritula (Carpenter, 1857) y *Olivella gracilis* (Broderip y G. B. Sowerby I, 1829)

representaron el 57% de la abundancia (Figura I.3c).

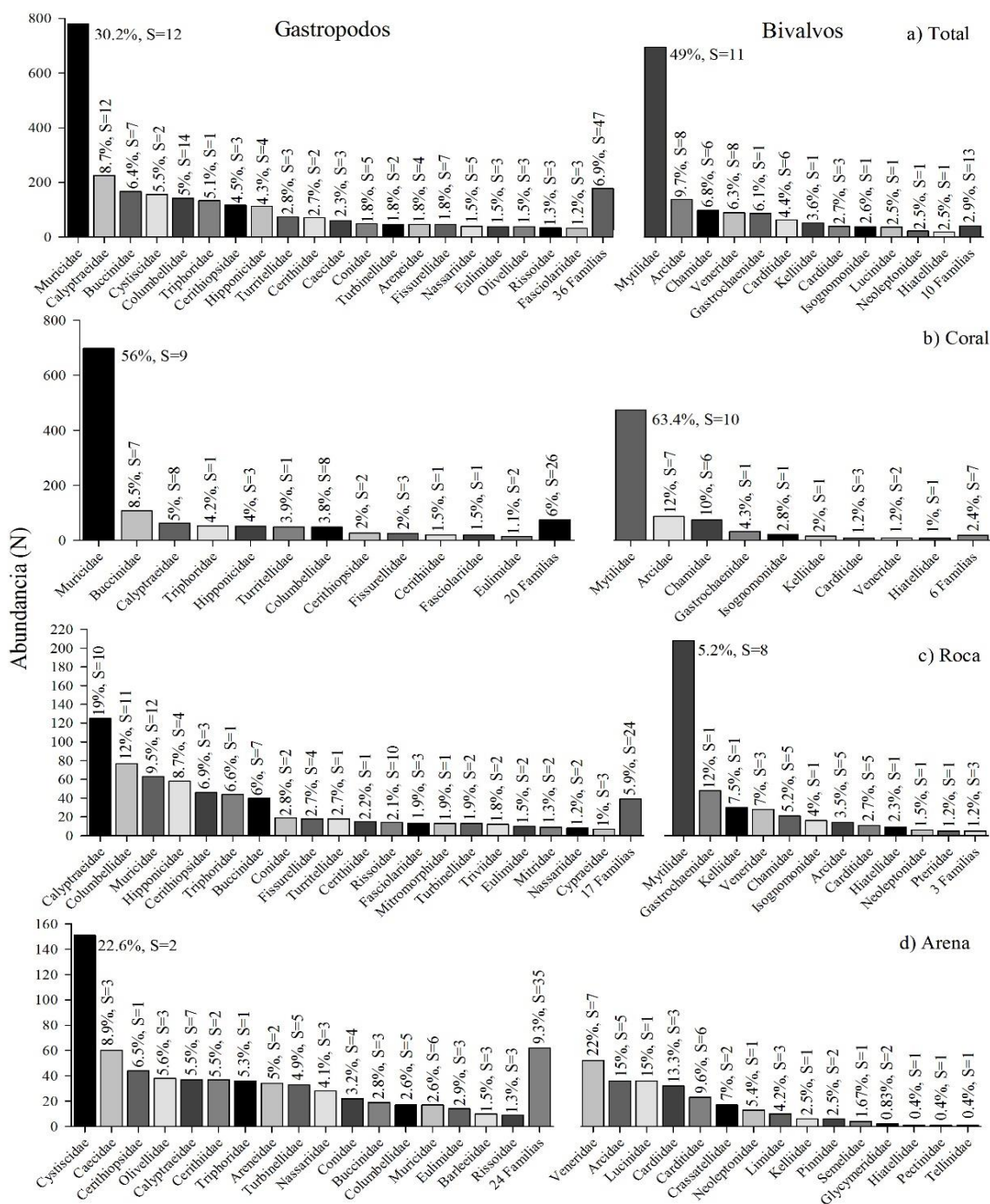


Figura I.2. Distribución de la abundancia (N) y riqueza de especies (S) entre las familias de gasterópodos y bivalvos presentes en los ecosistemas de coral del PTM. Total por clase (a) y clases y sustratos, b: coral, c: roca, d: arena.

Contrario a lo observado en los sustratos duros, la mayor riqueza de especies no correspondió a las familias características de este sustrato, ni a las de mayor abundancia de individuos. En este caso, de las 85 especies identificadas en arena, las familias Caecidae y Olivellidae tuvieron tres especies; Cysticidae, Cerithiidae y Areneidae con dos; Cerithiopsidae, Turbinellidae y Triphoridae con una especie cada una. En cambio, entre las familias habitantes de sustratos duros y suaves, 7 especies fueron de Calyptraeidae, seis de Muricidae y cinco de Columbelloidae (Cuadro I.1b, Figura I.2d).

En la clase Bivalvia se incluyeron 63 especies, 45 géneros y 22 familias que contribuyeron con el 30% de la abundancia total de moluscos (Cuadro I.1a). Las familias Mytilidae, Arcidae, Veneridae, Chamidae y Gastrochaenidae presentaron la mayor abundancia (78%). Las familias Mytilidae (11), Arcidae y Veneridae (8), Chamidae y Carditidae (6) tuvieron el número más alto de especies más alta con un 54% de la riqueza total (Figura I.2a).

Los bivalvos de coral estuvieron dominados por las familias Mytilidae, Arcidae y Chamidae que representaron el 85% de la abundancia y el 59% de la riqueza específica (Mytilidae 10, Arcidae 7 y Chamidae 6) en área de estudio (Figura I.2b). De las 39 especies encontradas en este sustrato (Cuadro I.1b), las más abundantes fueron *Leiosolenus aristatus* (Dillwyn, 1817), *L. plumula* (Hanley, 1843) y *Acar gradata* (Broderip y G. B. Sowerby I, 1829) que aportaron el 60% de la abundancia (Figura I.3a).

En el sustrato roca, los bivalvos de las familias Mytilidae, Gastrochaenidae, Kelliidae, Veneridae y Chamidae aportaron el 84% de la abundancia, mientras que la mayor riqueza fue por las familias Mytilidae (8), Arcidae, Carditidae y Chamidae (5), con el 66% (Figura I.2c). Las especies *L. aristata*, *Gastrochaena ovata* G. B. Sowerby I, 1834,

L. plumula, *Kellia suborbicularis* (Montagu, 1803) y *Chioneryx squamosa* (Carpenter, 1857) contribuyeron con el 67% de la abundancia del sustrato (Figura I.3b).

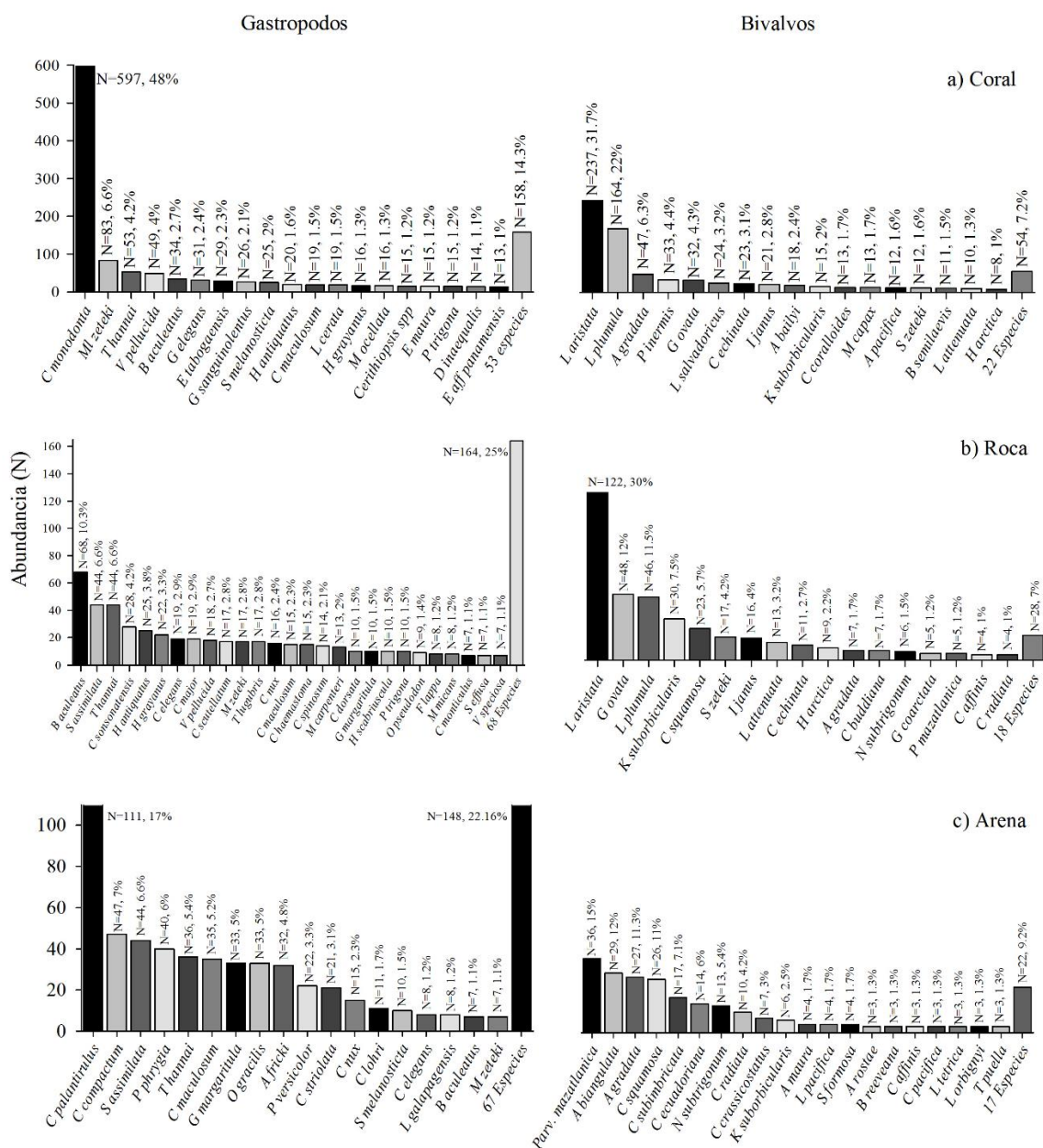


Figura I.3. Distribución de la abundancia de individuos (N) y contribución (%) de las especies de gasterópodos y bivalvos presentes en los ecosistemas de coral del PTM. a: coral, b: roca, c: arena.

La abundancia de los bivalvos de arena tuvo valores bajos. No obstante, la riqueza fue similar a los otros sustratos (Cuadro I.1a). Las familias Veneridae, Lucinidae, Arcidae, Cardiidae y Carditidae fueron las más abundantes con el 75% de la abundancia del sustrato (Figura I.2d). Las familias con la mayor riqueza de especies fueron Veneridae (7), Carditidae (6) y Arcidae (5), que aportaron un 49% a la riqueza del sustrato. Las especies *Parvilucina mazatlanica* (Carpenter, 1857), *Americardia biangulata* (Broderip y G. B. Sowerby I, 1829), *A. gradata*, *C. squamosa* y *Chione subimbricata* (G. B. Sowerby I, 1835) representaron el 56% de la abundancia total del sustrato (Figura I.3c).

En cuanto a la distribución de la abundancia de individuos y la riqueza de especies, los gasterópodos registrados en coral y roca tuvieron valores más altos en latitudes bajas (17°N Guerrero, 15°N Oaxaca). Los gasterópodos de arena fueron más importantes en abundancia y riqueza de especies en latitudes altas (20°N islas Marietas) (Cuadro I.1). En tanto, los bivalvos de coral presentaron valores de abundancia similar en latitudes altas (19°N Jalisco-Colima) y bajas (15°N), mientras que la riqueza de especies fue mayor en latitudes altas (21° N isla Isabel) y bajas (15°N). En los bivalvos de roca, la mayor abundancia y riqueza de especies correspondió a las latitudes 21° y 17° N. Una situación similar se presentó en los bivalvos de arena, donde la mayor abundancia y riqueza especies se obtuvo a los 20°N (Cuadro I.1).

I.3.3 Distintividad taxonómica promedio (Δ^+)

La Δ^+ por latitud para los tres sustratos mostró que los ensamblajes de gasterópodos de latitudes altas (21°N y 19°N) se encuentran dentro de los intervalos de confianza al 95%. Islas Marietas (20°N), mostrarán una riqueza de especies alta y un valor de Δ^+ más cercano a la distintividad taxonómica promedio estimada para el modelo global del PTM (Figura

I.4a). En cambio, los gasterópodos de latitudes intermedias y bajas (18° N, 17° N y 15° N) presentaron diferencias significativas respecto a los valores esperados.

En bivalvos, todas las latitudes presentaron valores de Δ^+ muy cercanos a la media esperada por el modelo regional y no fueron estadísticamente diferentes a lo indicado por el modelo. Esto sugiere que los ensamblajes de gasterópodos y bivalvos de las latitudes estudiadas son representativos de la diversidad taxonómica y riqueza de especies del PTM. Sin embargo, destacan las latitudes 20°N, 19°N y 15°N, que presentan la mayor riqueza total y diversidad taxonómica de bivalvos (Figura I.4a).

El análisis de la Δ^+ de gasterópodos y bivalvos de cada sustrato y latitud, mostró un patrón similar al análisis global. Las latitudes con mayor contribución a la diversidad taxonómica de gasterópodos de coral fueron 21°N, 20°N, 19°N y 15°N (Figura I.4b).

En cambio, para los gasterópodos de roca, las latitudes 20°N, 19°N y 17°N fueron las que mostraron una diversidad taxonómica cercana a lo señalado por el modelo (Figura I.4c). En el sustrato arenoso, los gasterópodos de las latitudes 20°N, 19°N, 18°N y 17°N quedaron dentro del intervalo de confianza del 95%, mientras que las latitudes 20°N y 19°N fueron importantes en riqueza y diversidad taxonómica (Figura I.4d).

Respecto a los bivalvos de coral, las latitudes con mayor diversidad taxonómica y riqueza de especies fueron 21°N, 19°N y 15°N (Figura I.4b), mientras que en roca fueron las latitudes 21°N, 20°N, 19°N y 17°N (Figura I.4c). En contraste, para los bivalvos de arena la latitud 20°N mostró la mayor riqueza de especies, pero su diversidad taxonómica fue menor a lo mostrado por el modelo. En cambio, las latitudes 21°N, 19°N y 15°N, presentaron una mayor diversidad taxonómica con respecto a las otras latitudes analizadas (Figura I.4d).

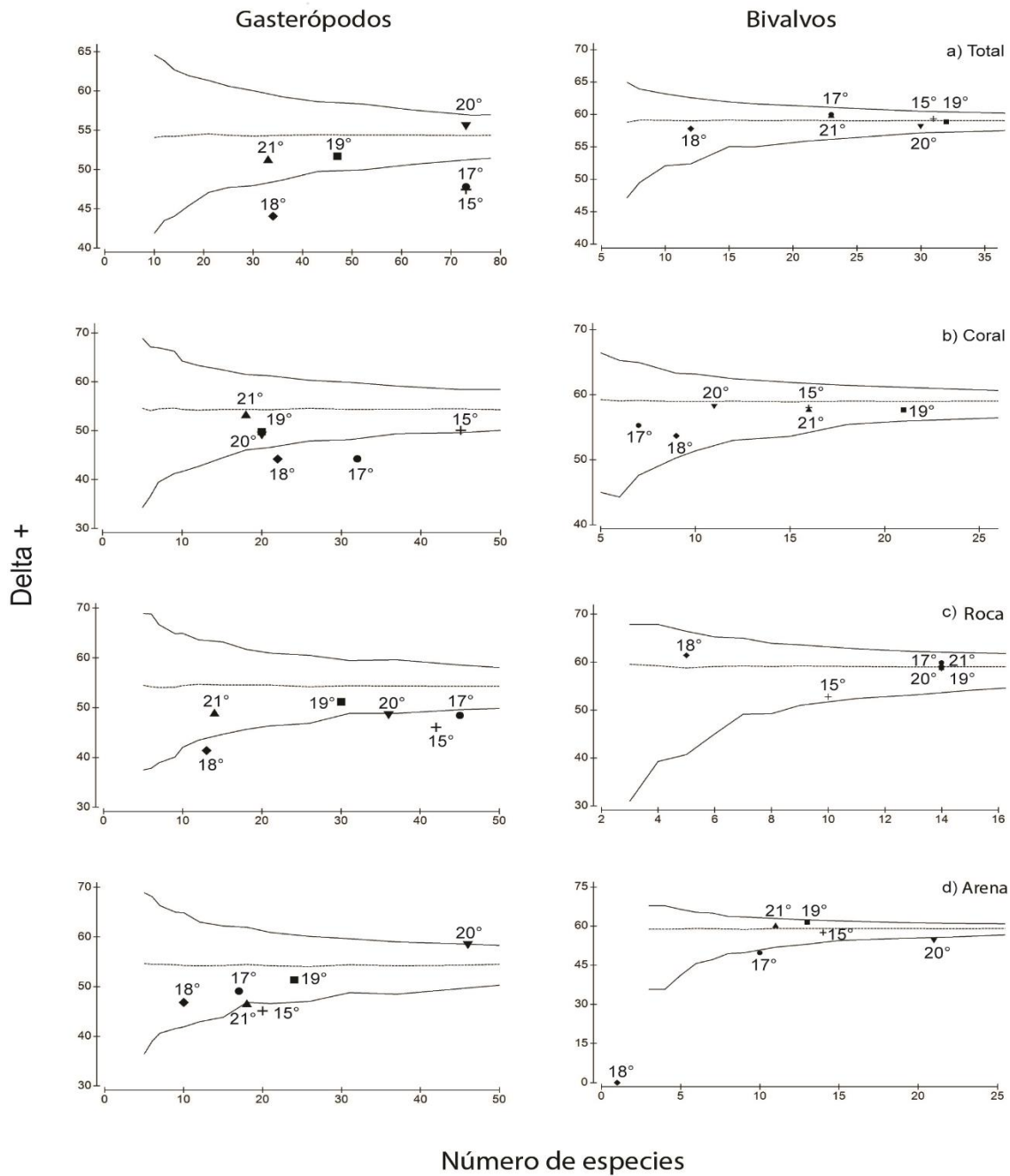


Figura I.4. Distintividad taxonómica promedio (Δ^+) de gasterópodos y bivalvos por latitud y sustrato presentes en los ecosistemas de coral del PTM. Total clase (a) y sustratos, b: coral, c: roca, d: arena. 21°N: isla Isabel, 20°N: islas Marietas, 19°N: Jalisco-Colima, 18°N: Michoacán, 17°N: Guerrero, 15°N: Oaxaca.

I. 4 DISCUSIÓN

Se identificaron 209 especies de moluscos asociados a los ecosistemas de coral en el PTM: 146 gasterópodos y 63 bivalvos. La evaluación del esfuerzo de muestreo evidenció que se registró en promedio el 80% de especies de gasterópodos y el 90% de especies de bivalvos que potencialmente podrían encontrarse en el área de estudio. Estos porcentajes indican una representatividad aceptable de la fauna malacológica del PTM y sugieren que faltaría por registrar 37 especies de gasterópodos y sólo cinco de bivalvos. Cuando se analizan los datos por tipo de sustrato, la representación promedio de bivalvos y gasterópodos disminuye al 70%. En general, el análisis indica que en promedio faltaron 54 especies de gasterópodos de roca, 45 de arena y 43 de coral. Mientras que en bivalvos faltan por incluir en el inventario a 22 especies del sustrato arenoso, 16 especies de roca y 10 especies de coral. En ambos casos, es posible que las especies que faltan por registrar sean poco frecuentes, raras, de hábitos nocturnos y crípticos (Bouchet *et al.* 2002, Esqueda-González *et al.* 2014). Esta característica de rareza es común en moluscos y principalmente se observa en aquellos asociados a las comunidades de coral por ser un ambiente espacialmente heterogéneo, y por ello, con una gran riqueza específica. En los arrecifes de coral de Nueva Caledonia y las islas Fiji, la rareza de moluscos fue tan alta como entre el 32% y el 40% de las especies (Schlacher *et al.* 1988, Bouchet *et al.* 2002). Esto concuerda con los resultados obtenidos durante el presente trabajo, donde se obtuvo el 38% de especies raras. La escasa abundancia e incidencia de un gran número de especies asociadas a arrecifes resulta en inventarios de moluscos incompletos, aún con un esfuerzo de muestreo considerable (Bouchet *et al.* 2002). Así, futuros inventarios de moluscos asociados a ecosistemas de coral deberán implementar recolectas en sustratos particulares (p. ej. entre algas, hidrozoarios, esponjas, ascidias, equinodermos, peces, etc.) lo que

aportará información respecto a especificidad de hábitats, reconocimiento de especies simbiontes, parásitas y estenoicas (Hermosillo *et al.* 2006, Ríos-Jara *et al.* 2008). De igual forma, es necesario emplear distintas técnicas de muestreo (p. ej. transectos en banda, búsqueda directa, succión, fragmentación y raspado de rocas) que incrementen el registro de especies raras y poco conspicuas. Dada la ocurrencia estacional o esporádica de algunas especies, se recomienda extender el muestreo a lo largo de un año o más, así como disminuir la talla de revisión de los individuos (Bouchet *et al.* 2002, Esqueda-González *et al.* 2014). Empleando múltiples técnicas de muestreo, se obtiene una riqueza de especies alta. Por ejemplo, en la bahía de Mazatlán, Sinaloa México, se registraron 89 especies de bivalvos en 134 m² (Esqueda-González *et al.* 2014) y en los arrecifes de Nueva Caledonia, donde también se incrementó el número de recolectores, se registraron 2,738 especies en 295 Km² (Bouchet *et al.* 2002).

En el Pacífico mexicano, se han estimado niveles aceptables de diversidad beta – o recambio de especies – de invertebrados marinos (López-Pérez *et al.* 2016), que es explicada por la compleja geomorfología litoral (plataforma continental estrecha, playas amplias, zonas arenosas y rocosas, acantilados, bahías protegidas, comunidades coralinas) (Glynn y Ault 2000) y las características oceanográficas (corrientes oceánicas superficiales, zonas de surgencias, variación interanual) (Wang y Enfield 2001, Kessler 2006, Fiedler y Talley 2006, Lavín *et al.* 2006, Gómez-Valdivia *et al.* 2015, Reyes-Hernández *et al.* 2016). En los inventarios biológicos realizados en diferentes zonas del Pacífico mexicano, se ha estimado la riqueza de moluscos en 2,576 especies, donde Bivalvia (670 especies) y Gastropoda (1,721 especies) son las de mayor riqueza (Castillo-Rodríguez 2014). Las especies de moluscos registradas durante el presente trabajo representan ~ 9% de la riqueza total de bivalvos (63 especies) y gasterópodos (146 especies) conocidas en el PTM

(Castillo-Rodríguez 2014). Lo anterior representa un porcentaje bajo si se considera el área ocupada por los arrecifes, que, según estimaciones, podría tener 120 ha aproximadamente sólo entre Guerrero y Oaxaca (López-Pérez datos no publicados). No obstante, es un porcentaje alto si se toma en cuenta el área muestreada en este estudio ($\sim 79.25 \text{ m}^2$; 317 cuadrantes de 0.25 m^2).

La riqueza de moluscos asociada a arrecifes obtenida en el presente trabajo es sensiblemente mayor a la riqueza de moluscos asociados a coral registrada en otras latitudes. En el golfo de Áqaba, mar Rojo, se encontraron 51 especies de gasterópodos y bivalvos en 220 m^2 (Zuschin y Stachowitsch 2007) y en bahía de Sáfaga, se encontraron 38 especies de gasterópodos y bivalvos en 340 m^2 (Zuschin *et al.* 2001). También es similar a la encontrada en Santa Marta Colombia, donde se registraron 195 especies vivas de gasterópodos (131 especies) y bivalvos (64) (Díaz *et al.* 1990). Estas diferencias en riqueza pueden deberse a que el PTM es considerado como una zona de diversidad alta (Roy *et al.* 1998, Roy *et al.* 2000), o bien, aunque se emplearon técnicas de recolecta similares, puede haber algunas diferencias metodológicas, como un muestreo intensivo y la inclusión de una menor talla de los individuos y diferentes formas de vida (Díaz *et al.* 1990, Bouchet *et al.* 2002). No obstante, la riqueza del PTM es considerablemente menor comparado con los arrecifes de coral de Australia, que albergan el mayor número de especies de invertebrados marinos del mundo (Stella *et al.* 2011). Ahí se registraron 70 especies de gasterópodos y 21 de bivalvos, en seis sitios y cuatro transectos de solamente 5 m^2 (Harrison y Smith 2012). Así mismo, la riqueza de especies obtenida en este estudio es sensiblemente menor comparada con la obtenida cuando se emplea diferentes técnicas de muestreo (Esqueda-González *et al.* 2017, Bouchet *et al.* 2002).

Los resultados indican que los moluscos de arena aportaron el 23% de la abundancia y el 58% de la riqueza total, mientras que la riqueza de especies exclusivas en este sustrato constituye el 23%. Esto representa una riqueza alta para un ambiente considerado como homogéneo, pero es congruente con la riqueza alta registrada en playas arenosas protegidas del oleaje (Díaz *et al.* 1990, Denadai *et al.* 2005). La estructura tridimensional del fondo blando, formada por los organismos que habitan el sedimento, no es tan evidente como en los sustratos duros (Mancera-Pineda *et al.* 2013). Debido a ello, en general, los sustratos arenosos en las inmediaciones, o entre los parches de coral, son considerados ambientes homogéneos, pobres en riqueza de especies y de poca importancia dentro de los ecosistemas de coral. Sin embargo, los resultados del presente estudio indican que no sólo se ha subestimado la capacidad heterogénea de los sustratos arenosos de los ambientes arrecifales para albergar moluscos, sino también que se ha puesto poca atención a las especies de talla pequeña. Es posible que la relativa diversidad alta de moluscos en el sustrato arenoso encontrada en este estudio no sólo está relacionada con características ambientales como la capacidad de drenaje, el contenido y la disponibilidad de oxígeno, la materia orgánica, la granulometría, los minerales presentes en el sedimento y el intercambio de materia y energía (Schlacher *et al.* 1988, Moran *et al.* 2014). Sino que además se incluyó un intervalo de talla (≤ 5 mm) más pequeña de los que previamente había sido considerado (Díaz *et al.* 1990). La riqueza de especies, principalmente de bivalvos en sustratos arenosos, se incrementa con el empleo de técnicas de recolecta apropiadas a este sustrato como la rastra epibentónica o el dragado. Por ejemplo, en La Guajira, Colombia, se recolectaron 111 especies de gasterópodos y 99 de bivalvos entre los 10 y los 50 m de profundidad (Fontalvo-Palacio *et al.* 2010). De igual forma, en el golfo de Batabanó, Cuba, se registraron 91 especies de gasterópodos y 89 de bivalvos (Capetillo-Piñar *et al.* 2015).

Así mismo, en los arrecifes de Fiji, los bivalvos representaron el 22% (Schlacher *et al.* 1988). Estas cifras son altas en relación con este estudio donde el porcentaje de abundancia de bivalvos y gasterópodos del sustrato arenoso es del 22%.

Los patrones de abundancia y distribución de los organismos bentónicos reflejan la influencia de la topografía o heterogeneidad espacial del sustrato (Schlacher *et al.* 1988, Zuschin *et al.* 2001, Bouchet *et al.* 2002). Por esto, no es raro que la mayor riqueza de moluscos se haya registrado en sustrato duro (roca-coral). Los gasterópodos tuvieron la mayor riqueza de especies en sustrato rocoso (95), mientras que la de bivalvos fue en sustrato coralino (39). Asimismo, 18 especies fueron exclusivas de coral, 30 de roca y 48 de arena. La riqueza de especies en sustrato duro representa el 76%. En particular, los sistemas coralinos son zonas de ambientes mixtos y heterogéneos donde la complejidad del hábitat se enriquece con macizos rocosos, estructuras biogénicas, fragmentos rocosos y varios tipos de sustratos blandos, que propician una riqueza y abundancia de especies mayor que en costas estrictamente rocosas o arenosas (Bouchon-Navaro *et al.* 2005, Denadai *et al.* 2005, Fontalvo-Palacio *et al.* 2010). Por esta complejidad y heterogeneidad topográfica, los ecosistemas coralinos se han reconocido como relevantes para el asentamiento de una fauna rica de organismos bentónicos (Denadai *et al.* 2005, Zuschin y Stachowitsch 2007, Stella *et al.* 2011). Como sustrato, las colonias de coral son muy complejas y las áreas adyacentes ofrecen protección y alimento a un gran número de especies de moluscos (Díaz *et al.* 1990). Se ha demostrado que la estructura y morfología de los corales influye en la diversidad de moluscos asociados, de tal manera que los corales con una morfología ramificada albergan mayor número de especies que los corales de forma masiva o foliar (Díaz *et al.* 1990, Ramesh *et al.* 1996). El volumen entre las ramificaciones de los corales es una medida del tamaño de hábitat y de la protección contra la acción del oleaje y los depredadores, por lo

que existe una importante riqueza de moluscos asociados a los corales ramificados (Díaz *et al.* 1990, Ramesh *et al.* 1996).

Valores altos de la riqueza de especies coinciden en los extremos del área de estudio. En efecto, en latitudes altas (20°N, islas Marietas) se encontraron 103 especies, mientras que en latitudes bajas (15°N Oaxaca y 17°N Guerrero) se encontraron 112 y 98 especies. Además, estas latitudes, tienen una composición de especies similar pues comparten ~50% del total de especies, esto es, la mitad de las especies presentes en cada una de ellas. Esta limitada diferenciación geográfica de la fauna malacológica entre latitudes muestra que la fauna es relativamente homogénea en composición, y con ello, contribuye a la unidad faunística de la región (Spalding *et al.* 2007). También es posible que este patrón resulte de la ubicación geográfica de estas latitudes en zonas de transición entre las provincias biogeográficas Corteziana/Mexicana (21°- 20° N) y Mexicana/Panámica (15°), debido a que los límites y traslapes biogeográficos se asocian con niveles altos de riqueza (Spalding *et al.* 2007). Finalmente, también es posible establecer una relación entre la riqueza y la producción biológica de estas zonas, debido a que en estas latitudes extremas del área de estudio coinciden zonas de surgencias costeras: cabo Corrientes a los 20°N y golfo de Tehuantepec a los 15°N (Kessler 2006, Lavín *et al.* 2006, Reyes-Hernández *et al.* 2016).

En este trabajo, se observó que los bivalvos, indistintamente del sustrato en que habitan y de la latitud en la que se desarrolla el parche arrecifal, tienen una distintividad taxonómica similar a la esperada, lo que indica su contribución alta a la diversidad taxonómica promedio de la región del PTM (Clarke y Warwick 2001). En cambio, los gasterópodos desplegaron un comportamiento diferenciado en función del sustrato y de la latitud en la que se desarrolla el parche arrecifal. En todos los casos que existieron diferencias, los ensamblajes tuvieron valores de distintividad taxonómica menores a la

esperada, lo que indica que existe una combinación de sustratos (coral, roca, arena) y latitudes (18°N, 17°N, 15°N) con una pobre diversidad taxonómica. Esto significa que las especies de gasterópodos en esos sustratos y latitudes presentan una estrecha relación taxonómica; esto es, que hay poca diversidad de grupos supraespecíficos (Clarke y Warwick 2001). Adicionalmente, ambas clases poseen los niveles de riqueza más bajos en el sustrato arenoso, pero también los mayores niveles de distintividad taxonómica. Esto indica que la diversidad de los gasterópodos y bivalvos del sustrato arenoso es la que mayormente contribuye a la distintividad taxonómica promedio de los ecosistemas de coral del PTM.

Cada uno de los sustratos estudiados, está caracterizado por ensamblajes de especies característicos. Estas asociaciones no sólo son diferentes por el número de taxa y la distribución de la frecuencia de su abundancia, sino también con respecto a las principales formas de vida y los hábitos alimenticios de las especies que las forman. El ensamblaje asociado a coral es similar en su composición taxonómica, hábitats ocupados y estrategias alimenticias al del sustrato rocoso. Por ejemplo, en bivalvos, las familias Mytilidae, Gastrochaenidae y Arcidae, en particular las especies bioerosionadoras *L. aristatus* y *G. ovata*, así como las especies epifaunales *A. gradata*, *Isognomon janus* Carpenter, 1857 y *Septifer zeteki* Hertlein y Strong, 1946, son comunes a ambos sustratos (Cantera y Contreras 1988, Valentich-Scott y Tongkerd 2008, Esqueda-González *et al.* 2014). En contraste, con los gasterópodos de las familias Muricidae, Calyptraeidae y Buccinidae, la especie carnívora/parasita *C. monodonta*, el simbionte *M. zeteki* y el filtrador *B. aculeatus*, caracterizan a estos sustratos (Guzmán 1988, Díaz *et al.* 1990, Zuschin *et al.* 2001). En el sustrato arenoso las familias de bivalvos más importantes son Lucinidae, Cardiidae, y Veneridae, donde destacan las especies *P. mazatlanica* y *A. biangulata* por su abundancia

(Zuschin y Stachowitsch 2007, Esqueda-González *et al.* 2014). En tanto, entre los gasterópodos, la familia Cystiscidae y sus especies carnívoras *C. palantirulus* y *P. prygia*, por su abundancia, han sido reconocidas como las más importantes (Landa-Jaime 2003, Fontalvo-Palacios *et al.* 2010).

Los ensambles del sustrato arenoso merecen mención adicional. Por ejemplo, las familias más abundantes en sustratos duros también están presentes en arena, aunque las abundancias relativas de las especies pueden considerarse entre intermedias a bajas. Además, al menos dos de las ocho especies de bivalvos más abundantes en sustratos duros *A. gradata* y *C. squamosa* y los gasterópodos *S. assimilata* y *T. hannai*, también fueron frecuentes en las arenas adyacentes. Finalmente, en sustratos arenosos fue importante la presencia de formas infaunales o semi-infaunales como *Crassinella ecuadoriana* Olsson, 1961, *Carditamera radiata* (G. B. Sowerby I, 1833), *G. margaritula*, *O. gracilis* y *Phrontis versicolor* (C. B. Adams, 1852). Lo anterior ocasiona que el ensamble arenoso sea distinto de los sustratos duros, pero mantenga similitud con ellos.

El reconocimiento de asociaciones de especies características de cada uno de estos sustratos y de las formas exclusivas de sustratos duros y blandos, sirve como referencia para evaluar la persistencia y resiliencia de los ensambles debida a los cambios ambientales y la pérdida de hábitats. Lo anterior se torna particularmente relevante en los ecosistemas de coral del PTM, los cuales se encuentran bajo una creciente presión ambiental por actividades del turismo, la pesca comercial y la extracción de especies carismáticas, que es una práctica relativamente común en toda la región. Por esta razón, la información sobre los patrones de riqueza y diversidad taxonómica de especies asociadas a las comunidades coralinas es necesaria para conocer el estado actual de estos ecosistemas y evaluar el daño

que los disturbios antrópicos han ocasionado en los últimos años (Richmond 1993, Wilkinson 1993, Dayton 1994).

CAPITULO II

DIVERSIDAD ECOLÓGICA Y FUNCIONAL DE GASTERÓPODOS ASOCIADOS CON CORALES HERMATÍPICOS DEL PACÍFICO TROPICAL MEXICANO

Publicación: Ecological and functional diversity of gastropods associated with hermatypic corals of the Mexican tropical Pacific. Mar Biodiv. DOI 10.1007/s12526-017-0780-6 (Anexo B)

RESUMEN:

Este trabajo evaluó con base en modelos de análisis multiescala, la variación de la riqueza de especies, abundancia, diversidad de Shannon, ensamblaje y grupos funcionales de gasterópodos asociados a corales hermatípicos del Pacífico tropical mexicano. Para ello, se usaron dos diseños experimentales. El modelo geográfico-ecológico, examinó las escalas espaciales de región, posición geográfica (Latitud Norte: N) y sitios, mientras que el modelo oceanográfico consideró las características oceanográficas y sitios. La relación entre gasterópodos y variables ambientales y espaciales se analizó con particiones aditivas con base en análisis de correspondencia canónica.

En ambos modelos coincidió que la mayor variación de los gasterópodos se presenta en las escalas de cuadrantes (pequeña) y sitios (local), y la menor variación a escala de posición geográfica y características oceanográfica (escalas medianas). Los grupos funcionales variaron a mediana escala en el modelo geográfico y a escala local en el oceanográfico. Se estimaron valores altos de abundancia, riqueza y diversidad, en plataforma Pavonas y túnel Amarradero a 20°N, región Norte, influenciada por la corriente de California; caleta de Chon y morro Potosí a 17°N, con influencia de la alberca de agua caliente mexicana y Salchi e isla Montosa a 15°N, región Sur, ubicados en el golfo de Tehuantepec. La epifauna carnívora fue el grupo funcional principal en todas las escalas espaciales. Las especies más importantes en las escalas espaciales de ambos modelos fueron el coralívoro *Coralliophila monodonta*, el simbiote *Muricopsis zeteki*, *Triphora hannai* de sustrato arenoso y *Vermicularia pellucida eburnea* y *Engina tabogaensis* de sustrato duro. La variación a escala local (sitio) se explica principalmente por la cobertura de taxones sésiles (e.g. porcentaje de cobertura de coral *Pocillopora*, briozoarios, hidrozoarios, octocorales y esponjas) y la proporción de sustratos (e.g. arena, roca, coral muerto y escombros). En sitios de surgencias, las variables ambientales marinas (e. g. productividad primaria y concentración de fosfatos), contribuyeron a la variación a pequeña escala. A mediana escala, las características oceanográficas definen las diferencias en el ensamblaje y los grupos funcionales.

Palabras clave: gasterópodos marinos, ecosistemas de coral, variación espacial.

ABSTRACT

This study used multi-scale models to evaluate spatial variation in the structure of the assemblage and functional groups of gastropods associated with hermatypic corals of the Mexican Tropical Pacific. A geographic model examined the spatial scales of region, geographic position and sites, while an oceanographic model considered the oceanographic characteristics and sites. The relationship between gastropods and environmental and spatial variables was analyzed with additive partitions, based on canonical correspondence analysis. Both models coincide in that the greatest variation of gastropods was presented at quadrant (i.e. small-scale) and site (i.e. local-scale) levels, and the lowest variation to the scale of geographic position and oceanographic characteristic (i.e. medium-scale). Abundance and Shannon diversity presented greater variation at small and local-scales, while species richness presented greater variation at medium-scale. The functional groups varied to the greatest extent at medium-scale in the geographic model and at local-scale in the oceanographic model. The highest abundance, richness and diversity were found at: i) plataforma Pavonas and túnel Amarradero, ~20°N (Northern region), influenced by the California current and the Mexican coastal current; ii) caleta de Chon and morro Potosí, ~17°N (Southern region), affected by the Mexican warm pool; and iii) Salchi and isla Montosa, where relative high biological productivity occurs mainly due to coastal upwelling, ~15°N (Southern region). The carnivorous epifauna was the most important functional group at all studied scales. The most important species in both models were the corallivore *Coralliophila monodonta*, the symbiont *Muricopsis zeteki*, *Triphora hannai* of sandy substrate and *Vermicularia pellucida eburnea* and *Engina tabogaensis* of hard substrate. Variation among sites was explained mainly by the coverage of sessile taxa (e.g. percentage of coverage of the coral *Pocillopora*, bryozoans, hydrozoans, octocorals and sponges) and proportion of substrates (e.g. sand, rock, dead coral and rubble). However, at upwelling sites, other variables such as primary productivity and phosphate concentration also contributed to local-scale variation. At medium-scale, oceanographic characteristics explain the variation of the assemblage and functional groups of gastropods.

Key words: marine gastropods, coral ecosystems, spatial variation, Northeastern.

II.1 INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de coral se caracterizan por ofrecer refugio, zonas de alimentación, crecimiento y reproducción a una gran cantidad de especies. Los moluscos están entre los invertebrados dominantes en estos sistemas, donde encuentran protección ante perturbaciones físicas y estrés ambiental, escapan de la depredación, reducen su competencia y propician el aumento de los recursos locales como alimento y espacio (Kelaher *et al.* 2001, Stella *et al.* 2011). En las comunidades bentónicas, las variables fisicoquímicas, características del sedimento y tipos de sustrato influyen sobre la distribución espacial de las especies (Neves *et al.* 2012).

El ensamblaje malacológico, depende de variables bióticas y abióticas que operan a diferentes escalas espaciales. Por ello, la ecología espacial trata de explicar cómo la suma de procesos a escala pequeña y local genera efectos a gran escala y viceversa (García 2006). Por ejemplo, a gran escala (e.g. cientos de kilómetros), la variación global del clima, las corrientes oceánicas y su influencia en la productividad y ciclo de nutrientes, causan cambios en la estructura de la comunidad de gasterópodos que, a su vez, influyen en su distribución y abundancia (Chapman y Underwood 2008, Miloslavich *et al.* 2013). A escalas medianas y locales (e.g. cientos de metros a decenas de kilómetros), la disponibilidad de larvas, su reclutamiento y mortalidad son determinantes en la composición y abundancia de especies. En estas escalas, la abundancia local de las especies cambia jerárquicamente en función de su tamaño, movilidad, historia de vida e interacciones biológicas (Underwood 2000). Finalmente, a pequeña escala (e.g. del orden de centímetros a metros), el comportamiento y la estructura del hábitat pueden controlar la variación espacial, aunque también existen evidencias que señalan la importancia de relaciones inter e intraespecíficas (Chapman y Underwood 2008). Por ejemplo, algunas

especies pequeñas con tasa alta de reproducción y algunas especies de micromoluscos de sustratos duros, presentan variabilidad alta a pequeña escala (e.g. Morrisey *et al.* 1992, Chapman y Underwood 2008, Olabarría y Chapman 2001, Cruz-Motta 2007). Por su parte, las especies con tasas de crecimiento baja, colonias grandes y poblaciones estables, presentan poca agregación espacial a pequeña escala (Smoothey y Chapman 2007, O'Leary y Potts 2011).

Los patrones espaciales que dependen de la escala de distribución son importantes en todos los ambientes, debido a su relación con la variación de las condiciones bióticas y abióticas del medio. Esta situación es importante en la zona costera, donde los ecosistemas experimentan cambios ambientales frecuentes ocasionados principalmente por actividades industriales, agrícolas, pesqueras, mineras y turísticas, que generan un fuerte estrés antropogénico. Por lo que es necesario analizar el patrón de distribución del bentos a fin de identificar los procesos que determinan la estructura de los ensamblajes biológicos (Neves *et al.* 2012). Se espera que, en los gasterópodos asociados a coral, a lo largo de un gradiente latitudinal se mantenga esta tendencia. Es decir, que a mediana escala las características oceanográficas y la posición geográfica expliquen las diferencias en los ensamblajes, mientras que a pequeña escala sea el entorno físico y biológico el que tenga mayor relación con el ensamblaje y grupos funcionales. Debido a esto, este estudio realizó por primera vez un análisis multiescala de la variación espacial de la diversidad ecológica y funcional de gasterópodos asociados a corales hermatípicos en la región del Pacífico tropical mexicano (PTM). Para ello se construyeron dos modelos multiescala con factores ecológicos y ambientales que explican la variación de los gasterópodos. El modelo geográfico, analizó la variación espacial desde una perspectiva tradicional con base en la división geográfica-ecológica a lo largo de un gradiente latitudinal Norte-Sur. Mientras que el modelo

oceanográfico, consideró un análisis espacial en función de la influencia de las características oceanográficas en la distribución de los organismos. Ambos modelos se complementan, por lo que aportan información práctica a los responsables de las propuestas de manejo y conservación de los ecosistemas de coral del PTM, tanto a nivel local para la creación y/o ampliación de Áreas Naturales Protegidas (ANP), como a nivel regional para la propuesta de redes de ANP.

II. 2 MATERIALES Y MÉTODOS

II.2.1 Trabajo campo y laboratorio

En cada sitio se midió la estructura del hábitat arrecifal bentónico con cinco cuadrantes (1 m²) colocados de manera equidistante a lo largo de transectos de 20 m, donde se registró la cobertura de corales vivos (*Pocillopora* spp., *Pavona* spp., *Porites* spp., *Psammocora* spp., *Tubastraea* spp.), octocorales, briozoarios, hidrozoarios, algas, esponjas, arena, roca, coral muerto y escombros. En cada sitio, se realizaron de tres a seis transectos en función al tamaño de los ecosistemas de coral.

II.2.2 Análisis de datos

De la identificación de especies de gasterópodos de coral por cuadrante, se registró el número total de individuos vivos por especie. A partir de estos datos, se construyeron matrices de composición y abundancia. Cada especie, siempre que fue posible se asignó a un grupo funcional, considerado de la asociación entre forma de vida (epifauna, semi-infauna, infauna) y tipo de alimentación (carnívoro, herbívoro, necrófago o parásito). Cuando no se contó con esta información para las especies, se asignó el grupo funcional a nivel de familia. En ambos casos se completó con Morton (1968), Keen (1971), Vermeij

(1978) y Levinton (2009), así como de las observaciones en campo realizadas por los autores.

La variación de la riqueza de especies (S), abundancia (N), diversidad de Shannon (H'), ensamblaje de gasterópodos y grupos funcionales se evaluó mediante dos diseños experimentales. El modelo geográfico (MG) consideró la división geográfica y de ecorregiones biogeográficas de Spalding *et al.* (2007) propuestas con fines de conservación. Los factores considerados fueron i) Región (RE) con tres niveles; ii) Posición geográfica (PG) con siete niveles; iii) Sitios (SI) con 31 niveles. Todos los factores tuvieron efectos aleatorios. El diseño experimental fue un modelo de tres vías anidado y desbalanceado, descrito con la expresión $Y = \mu + RE_i + PG_j(RE_i) + SI_k(PG_j(RE_i)) + \varepsilon_{ijk}$. El factor RE representó la división del PTM en tres regiones, considerando un criterio geográfico (Fouquet 2002) y de ecorregiones para la conservación (Spalding *et al.* 2007). Norte (Nayarit; ecorregión Corteziana), Centro-Occidente (Jalisco, Colima y Michoacán; ecorregión Pacífico tropical mexicano) y Sur (Guerrero y Oaxaca; ecorregión Chiapas-Nicaragua) (Figura II.1). El factor PG correspondió a la posición geográfica ubicada en un gradiente latitudinal norte-sur, mientras que el factor SI consideró los 31 sitios de muestreo (Figura II.1).

El modelo oceanográfico (MO) consideró las características oceanográficas presentes en el PTM, que fueron descritas en la sección de área de estudio. La CC tiene influencia de los 22°52'N a 18°45'N en las costas de Nayarit, Jalisco y Colima. Para el MO, se consideró su influencia en Nayarit. La AACM tiene efecto en las costas de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y parte de Oaxaca. En el MO, su influencia se consideró en Michoacán y Guerrero. Estas características oceanográficas traslapan sus efectos entre Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero, por ello se consideró como un factor adicional la

influencia de ambos (CC-AACM) en Jalisco y Colima (Figura II.1). Los vientos Tehuanos en el GT son la condición oceanográfica de mayor influencia en la costa de Oaxaca. Los factores del MO fueron característica oceanográfica (CO) con efectos fijos y cuatro niveles, así como los sitios (SI) con efectos aleatorios y 31 niveles. Este modelo fue de dos vías anidado desbalanceado con efectos mixtos, descrito como: $Y = \mu + CO_i + SI_j(CO_i) + \varepsilon_{ij}$.

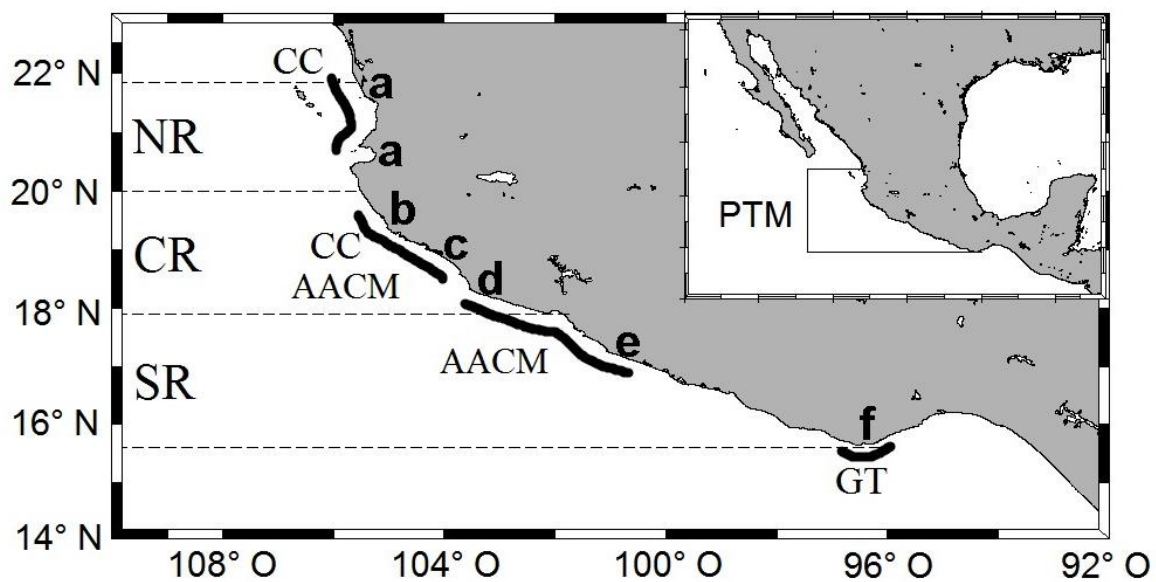


Figura II.1. Influencia de los modelos de análisis espacial geográfico y oceanográfico en el PTM. Códigos: a Nayarit, b Jalisco, c Colima, d Michoacán, e Guerrero, f Oaxaca, NR: región Norte, CR: región centro, SR: región sur. CC: corriente de California, CC-AACM: corriente de California-alberca de agua cálida mexicana, AACM: alberca de agua cálida mexicana, GT: golfo de Tehuantepec.

La riqueza de especies (S), abundancia (N) y diversidad de Shannon (H') fueron estimadas por cuadrante. De cada una de ellas, se calcularon promedios y errores estándar por sitio, posición geográfica, característica oceanográfica y región. Por su parte, la diversidad funcional de los gasterópodos se evaluó a partir del grupo funcional asignado a cada especie. Con los modelos descritos se evaluó la variación de los atributos estructurales

(N, S y H'), el ensamblaje y grupos funcionales de gasterópodos. Se usaron análisis de varianza univariados (ANOVA) y multivariados (PERMANOVA) basados en permutaciones. Los ANOVA permutacionales se utilizaron como un método no restringido debido a que los datos no cumplieron con los supuestos estadísticos paramétricos. Los diseños ANOVA se hicieron con matrices de distancias euclidianas (Anderson *et al.* 2008). Los PERMANOVA se construyeron con matrices de similitud Bray-Curtis. La significancia de los modelos se evaluó con la suma de cuadrados tipo III (parcial) y 10,000 permutaciones bajo un modelo reducido (Anderson *et al.* 2008). Debido al efecto fijo del factor característica oceanográfica (CO) del MO (Modelo Oceanográfico), se aplicaron pruebas *a posteriori* cuando hubo diferencias significativas entre los niveles del factor. Para estimar la contribución de las especies que favorecieron las disimilitudes entre los factores anidados, se usó un análisis de similitud en porcentaje (SIMPER) basado en similitudes Bray-Curtis (Clarke y Warwick 2001). Previo a los análisis SIMPER y PERMANOVA, los datos se transformaron con raíz cuarta, para reducir la contribución de las especies abundantes y aumentar la de las especies de abundancia baja. Esta estrategia genera mejores estimaciones de las similitudes de Bray-Curtis (Clarke y Warwick 2001). Los análisis se realizaron en el programa Primer 6.1+PERMANOVA (Anderson *et al.* 2008).

La relación entre el ensamblaje de gasterópodos y variables ambientales-espaciales se evaluó con un análisis de correspondencia canónica (CCA) a nivel de sitio de muestreo, pero se consideró la variación espacial a lo largo del área de estudio (~1500 km). Para esto se asumió una relación unimodal entre variables biológicas (Y), ambientales (X) y espaciales (W). Las variables biológicas correspondieron a la composición y abundancia de especies y grupos funcionales. Las variables ambientales fueron TSM, productividad primaria, fosfatos, nitratos, oxígeno disuelto y la cobertura de los componentes bentónicos.

Las variables ambientales fueron proporcionadas por Sergio F. Flores-Ramírez del Centro de Análisis y Conservación de la Biodiversidad de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. Las variables espaciales se obtuvieron con un análisis de tendencia superficial con base en coordenadas geográficas UTM de latitud (x) y longitud (y), representadas como un polinomio de tercer orden ($x, y, x^2, y^2, x^2y, y^2x, x^3, y^3$) (Legendre y Legendre 2012).

En el CCA se usó una selección de pasos hacia adelante para identificar cuáles variables X y W explicaron mejor la variación de Y. El ajuste de los modelos se estimó como la proporción entre el estadístico Trace (i.e. variación explicada por los ejes canónicos) y la inercia del modelo (i.e. variación total de la matriz biológica) (Legendre y Legendre 2012). Los diseños CCA se hicieron con base en los resultados de los ANOVA y PERMANOVA, que evidenciaron las mayores diferencias significativas de los ensamblajes de gasterópodos a escala de sitio. Posteriormente, se realizaron particiones aditivas canónicas para identificar que componentes espacio-ambientales explicaron la variación de gasterópodos (Legendre y Legendre 2012). La colinealidad entre variables predictivas se redujo con correlaciones de Pearson (r), eliminando las variables con una $r \geq 0.90$, también se usó un factor de inflación de varianza (VIF) ≤ 10 . La significancia estadística se probó con 9,999 permutaciones bajo un modelo reducido en el programa CANOCO v4.5.

II.3 RESULTADOS

II.3.1 Riqueza y abundancia de especies

Se registraron 1,247 individuos con una riqueza de 72 especies (Cuadro II.1). Las especies de mayor abundancia fueron *Coralliophila monodonta* (Blainville, 1832) (N = 597),

Muricopsis zeteki Hertlein y Strong, 1951 (N = 83), *Triphora hannai* F. Baker, 1926 (N = 53) y *Vermicularia pellucida eburnea* (Reeve, 1842) (N = 49) (Figura II.3a). Estas especies representan el 64% de la abundancia de gasterópodos. Las especies con mayor presencia en los arrecifes del PTM, fueron *C. monodonta*, *M. zeteki*, *V. pellucida eburnea* y *Engina tabogaensis* Bartsch, 1931. En el Apéndice B, Cuadro B4 se presenta la lista de especies y el grupo funcional asignado.

Entre los grupos funcionales, la epifauna carnívora, filtradora y herbívora tuvieron la mayor abundancia y riqueza de especies en los factores de los modelos de estudio. La infauna necrófaga y la semi-infauna herbívora mostraron un número bajo de individuos y de especies. La mayor diversidad de grupos funcionales se presentó en la región Norte, Latitud 21° y característica oceanográfica CC (Cuadro II.1).

II.3.2 Modelo geográfico (MG)

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia de gasterópodos entre regiones y sitios. Los componentes de variación tuvieron valores altos en replicas y sitios, mientras que la menor variación se presentó en las posiciones geográficas (Cuadro II.2a). En la región Sur, las mayores abundancias se obtuvieron en los sitios morro Potosí, Salchi, Estacahuite e isla Montosa, mientras que en la región Norte fue en túnel Amarradero (Figura II.2a). La riqueza promedio de especies varió significativamente con la posición geográfica. Los componentes de la varianza más altos se obtuvieron en replicas y regiones; y la menor variación a escala de sitio (Cuadro II.2a). Los valores más altos se estimaron a los 20°N (islas Marietas) de la región Norte y a los 17°N (caleta de Chon) y 15°N (Salchi) de la región Sur (Figura II.2b).

a. Modelo Geográfico

GF	RE	RN			RC			RS			Total PTM		
	S	N	%	S	N	%	S	N	%	S	N	%	
Epi	Car	12	172	57.5	18	76	43.4	27	628	81.2	31	876	70.2
	Det	3	14	4.7	3	31	17.7	3	6	0.8	3	51	4.1
	Filt	4	18	6.0	6	37	21.1	8	58	7.5	10	113	9.1
	Herb	6	20	6.7	4	18	10.3	13	53	6.9	19	91	7.3
	Par	4	67	22.4	3	11	6.3	3	16	2.1	6	94	7.5
Semi	Herb	1	7	2.3	1	2	1.1	1	10	1.3	1	19	1.5
Inf	Necr	1	1	0.3				1	2	0.3	2	3	0.2
Total		31	229		35	175		56	773		72	1247	

Cuadro II.1 Riqueza de especies (S), abundancia (N) y abundancia relativa (%) de los grupos funcionales (GF) entre los factores de los modelos geográfico (a) y oceanográfico (b). RE: región, RN: región norte, RC: región centro, RS: región sur, GF: grupo funcional, Epi: epifauna, Semi: Semi-infauna, Inf: infauna, Car: carnívoro, Detr: Detritivore, Filt: filtrador, Herb: herbívoro, Par: parásito, Necr: necrófago, PG: posición geográfica, CO: característica oceanográfica, CC: Corriente de California, AACM: alberca de agua cálida mexicana, GT: golfo de Tehuantepec

GF	PG	21° 105°			20° 105°			19° 105°			19° 104°			18° 103°			17° 101°			15° 96°				
	S	N	%	S	N	%	S	N	%	S	N	%	S	N	%	S	N	%	S	N	%			
Epi	Car	4	90	50.3	10	82	68.3	5	10	35.7	8	48	51.1	11	18	34.0	17	344	92.0	21	284	71.2		
	Det	2	12	6.7	1	2	1.7	2	5	17.9	2	21	22.3	1	5	9.4				3	6	1.5		
	Filt	3	7	3.9	2	11	9.2	4	7	25.0	3	20	21.3	4	10	18.9	7	13	3.5	6	45	11.3		
	Herb	4	14	7.8	4	6	5.0	2	5	21.4	1	6	5.3	2	7	13.2	6	13	3.5	11	40	10.0		
	Par	3	51	28.5	2	16	13.3										3	11	20.8	1	2	0.5	3	14
Semi	Herb	1	4	2.2	1	3	2.5							1	2	3.8				1	10	2.5		
Inf	Necr	1	1	0.6													1	2	0.5					
Total		18	179		20	120		12	28		15	94		22	53		32	374		45	399			

b. Modelo Oceanográfico

GF	CO	CC			CC-AACM			AACM			GT		
	S	N	%	S	N	%	S	N	%	S	N	%	
Epi	Car	12	172	57.5	18	76	43.4	17	344	91.98	21	284	71.18
	Det	3	14	4.7	3	31	17.7				3	6	1.50
	Filt	4	18	6.0	6	37	21.1	7	13	3.48	6	45	11.28
	Herb	6	20	6.7	4	18	6.3	6	13	3.48	11	40	10.03
	Par	4	67	22.4	3	11		1	2	0.53	3	14	3.51
Semi	Herb	1	7	2.3				1	2	0.53	1	10	2.51
Inf	Necr	1	1	0.3				1	2	0.53			
Total		31	299		35	175		32	374		45	399	

La diversidad de Shannon reveló diferencias significativas a nivel de sitios. Los componentes de variación fueron mayores entre réplicas y sitios, mientras que la posición geográfica tuvo la menor variación (Cuadro II.2a). Los valores más altos de diversidad se registraron en plataforma Pavonas a los 20°, Zacatoso y caleta de Chon a los 17°N e isla Montosa a los 15°N (Figura II.2c). La comparación del ensamblaje de especies demostró una variación espacial significativa al nivel de región, posición geográfica y sitios. Los componentes de la varianza tuvieron el mismo comportamiento que en la abundancia y en la diversidad, los valores altos fueron en réplicas y sitios, mientras que la posición geográfica presentó la menor variación (Cuadro II.2a). A escala de región, las especies que favorecieron las disimilitudes entre los ensamblajes fueron, el coralívoro *C. monodonta*, los simbiontes *Gemophos sanguinolentus* (Duclos, 1833) y *M. zeteki*, así como especies características de sustrato duro *Hipponix antiquatus* (Linnaeus, 1767), *V. pellucida eburnea*, *Bostrycapulus aculeatus* (Gmelin, 1791) y *E. tabogaensis* y *Steironepion piperata* (E. A. Smith, 1882), especie de sustrato arenoso.

Las especies que caracterizan las disimilitudes entre las escalas del modelo se presentan en el Apéndice B, Cuadro B5. Los grupos funcionales variaron significativamente a escala de posición geográfica. Al igual que en la riqueza de especies, valores altos de los componentes de la varianza se presentaron en las réplicas y la posición geográfica; a escala de región ocurrió la menor variación (Cuadro II.2a). En las regiones Norte y Sur, se registró la mayor riqueza de grupos funcionales, con siete grupos en cada una. La epifauna carnívora fue el grupo de mayor riqueza y abundancia en las escalas espaciales (Cuadro II.1). La epifauna herbívora y filtradora, fue abundante en las posiciones geográficas de la región Sur, mientras que la epifauna parásita fue importante en la región

Norte. En la región Centro, se identificaron pocos grupos funcionales, predominando la epifauna carnívora, filtradora y detritívora.

II.3.3 Modelo oceanográfico (MO)

El análisis del modelo mostró que la abundancia de gasterópodos presentó una variación significativa a nivel de sitios. Los componentes de varianza más altos se obtuvieron en las réplicas y los sitios (Cuadro II.2b). La abundancia promedio varió entre los sitios con diferente característica oceanográfica: morro Potosí (AACM), Salchi (GT) y túnel Amarradero (CC) (Figura II.3a). La riqueza de especies presentó mayor variación espacial a nivel de característica oceanográfica. Los componentes de varianza también fueron altos a esta escala y en las réplicas (Cuadro II.2b). Los valores de riqueza promedio más altos correspondieron a isla Montosa y Salchi, localizados en el GT (Figura II.3b). En las pruebas *a posteriori* las diferencias en la riqueza se mantuvieron entre la CC con la CC-AACM y GT y en la CC-AACM entre la AACM y GT (Apéndice B, Cuadro B6). Los valores de diversidad más altos correspondieron a plataforma Pavonas de la CC, Zacatoso y caleta de Chon de la AACM e isla Montosa del GT (Figura II.3c). Las pruebas *a posteriori* (Apéndice B, Cuadro B6) de la diversidad de Shannon mostraron que las diferencias se mantuvieron en la CC-AACM con la AACM y del GT. El análisis de la estructura del ensamblaje mostró variación significativa en los dos niveles espaciales, es decir a mediana escala (característica oceanográfica) y pequeña escala (sitios). Esta escala y los residuales tuvieron los coeficientes de variación más altos (Cuadro II.2b).

Cuadro II.2. Resultados de los diseños PERMANOVA de los modelos geográfico (a) y oceanográfico (b). Códigos: RE: Región, PG: Posición geográfica, SI: sitio, CO: Característica Oceanográfica, N: Abundancia, S: Riqueza de especies, H': Diversidad de Shannon, Pse-t: Pseudo t, P (perm): valor de la probabilidad basado en permutaciones, % CV: porcentaje de los componentes de variación. Las diferencias significativas ($P \leq 0.05$) están en negritas.

Fuente de Variación	N			S			H'			Ensamblaje de especies			Grupo funcional		
	Pse-F	P (perm)	% CV	Pse-F	P (perm)	% CV	Pse-F	P (perm)	% CV	Pse-F	P (perm)	% CV	Pse-F	P (perm)	% CV
a. Geográfico															
RE	13.299	0.0186	24.74	2.7682	0.1716	22.81	2.0456	0.2349	15.63	2.1	0.0313	16.41	1.505	0.2443	11.66
PG(RE)	0.2528	0.9014	0.00	2.9444	0.0478	20.86	1.5729	0.2129	13.80	1.9298	0.0013	16.24	1.8685	0.0448	16.73
SI(GP(RE))	3.2722	0.0044	34.45	1.0351	0.4302	5.35	2.0448	0.0092	25.69	1.4295	0.0001	18.08	1.2533	0.1148	15.74
Residuales			40.81			50.98			44.88			49.27			55.87
b. Oceanográfico															
OC	1.6631	0.1792	14.26	7.1446	0.0019	31.93	3.4158	0.0399	22.77	2.4154	0.0005	18.16	1.7233	0.0853	13.57
SI(OC)	3.2094	0.0047	38.89	1.0917	0.3675	9.84	1.9545	0.0132	27.26	1.6794	0.0001	25.79	1.4674	0.0215	23.88
Residuales			46.85			58.23			49.97			56.05			62.55

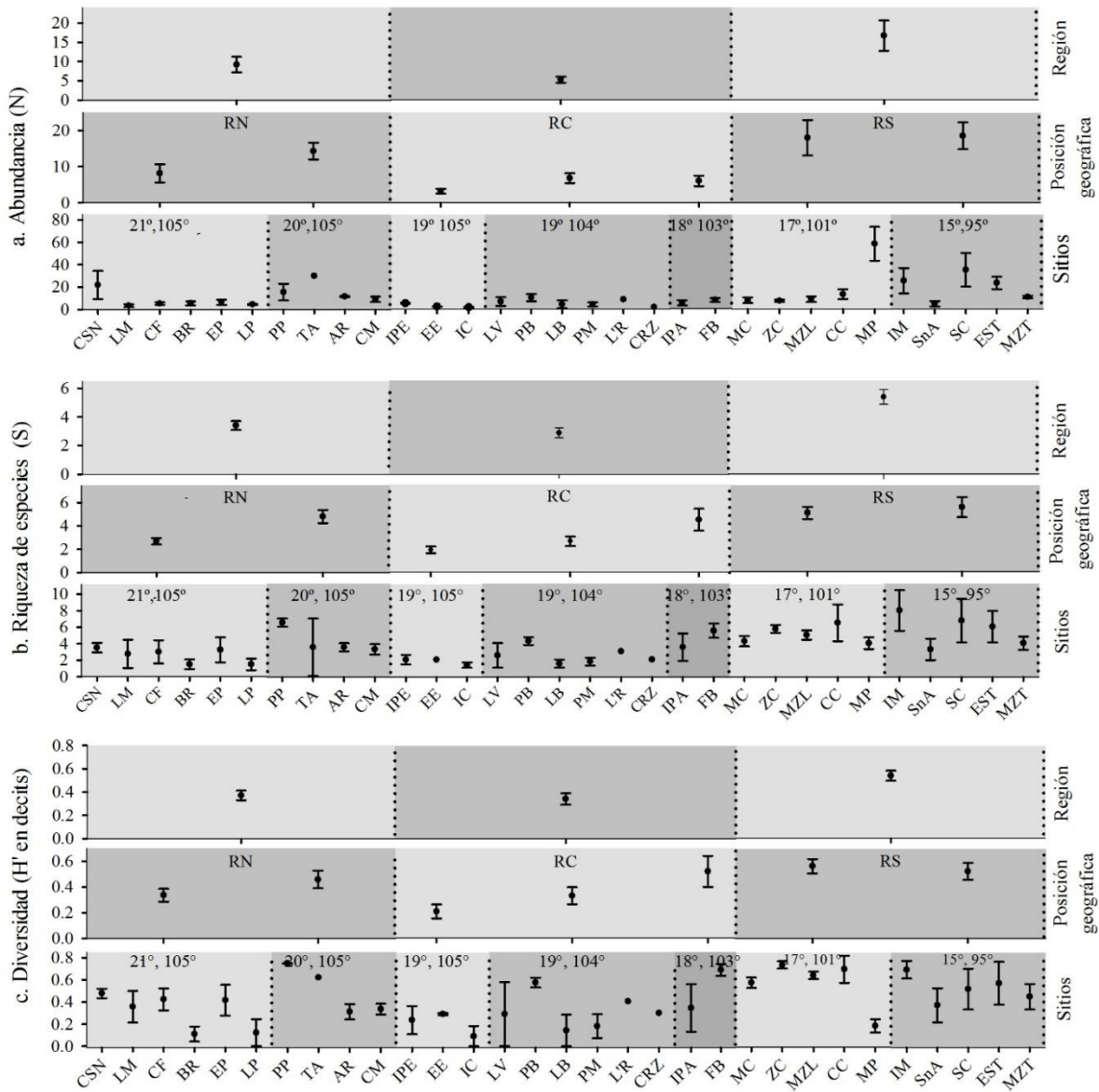


Figura II.2. Variación promedio de los atributos de la comunidad de los gasterópodos asociados a comunidades coralinas, entre las escalas del modelo geográfico. Abundancia (N), riqueza de especies (S) y diversidad de Shannon (H' en decits), región norte: RN, región centro: RC, región sur: RS, caleta Sin Nombre: CSN, Las Monas: LM, Costa Fragata: CF, bahía Rabijuncos: BR, ensenada Pescadores: EP, Las Pozas: LP, plataforma Pavonas: PP, túnel Amarradero: TA, Área de Restauración: AR, cueva del Muerto: CM, isla Pelicanos: IPE, El Elefante: EE, isla Cocinas: IC, La Virgencita: LV, Punto B: PB, La Boquita: LB, Paraíso Montemar: PM, L'Recif: L'R, Carrizales: CRZ, isla Pájaros: IPA, faro de Bucerasías: FB, morro Colorado: MC, Zacatoso: ZC. Zihuatanejo (ZH): Manzanilla: MZL, caleta de Chon: CC, morro Potosí: MP, isla Montosa: IM, San Agustín: SnA; Salchi: SC, Estacahuite: EST, Mazunte: MZT.

Las pruebas *a posteriori* mostraron excepción en la CC-AACM con el GT. Las especies que favorecieron las disimilitudes entre las características oceanográficas fueron: *M. zeteki*, *C. monodonta*, *B. aculeatus*, *S. piperata* y *V. pellucida eburnea*. Las especies que marcaron la diferencia entre los sitios, en orden de contribución fueron *C. monodonta*, *G. sanguinolentus*, *Pilosabia trigona* (Gmelin, 1791), *Cantharus elegans* (Griffith y Pidgeon, 1834), *V. pellucida eburnea* y *M. zeteki*. Los grupos funcionales variaron al nivel de sitios. Al igual que en el ensamblaje, los coeficientes de variación también fueron altos a escala de sitios y en los residuales (Cuadro II.2b). Dentro de éstos, la epifauna carnívora fue el grupo de mayor riqueza y abundancia en las cuatro características oceanográficas, la epifauna parásita en la CC y la epifauna filtradora en la CC-AACM, AACM y el GT. En la CC y la AACM, se identificaron los siete grupos funcionales presentes (Cuadro II.1).

II.3.4 Partición Aditiva Canónica

La variación espacial del ensamblaje y grupos funcionales de gasterópodos fue mayormente explicada solamente por las variables ambientales [*a*] (Cuadro II.3). En cambio, la variación explicada simultáneamente por las variables ambientales y espaciales [*b*] y la variación explicada solamente por la variación espacial [*c*] tuvieron poca contribución. No obstante, la variación residual de los modelos [*d*] alcanzó valores del 50 al 60%. En el ensamblaje de especies, la variación explicada solo por variables ambientales [*a*] fue del 43% (Cuadro II.3a). La productividad primaria, cobertura de *Pocillopora* spp., briozoarios, hidrozoarios, esponja, arena, roca, coral muerto, escombros y latitud (*x*) fueron las variables ambientales y espaciales que mejor explicaron la variación de la composición y abundancia de los gasterópodos de coral.

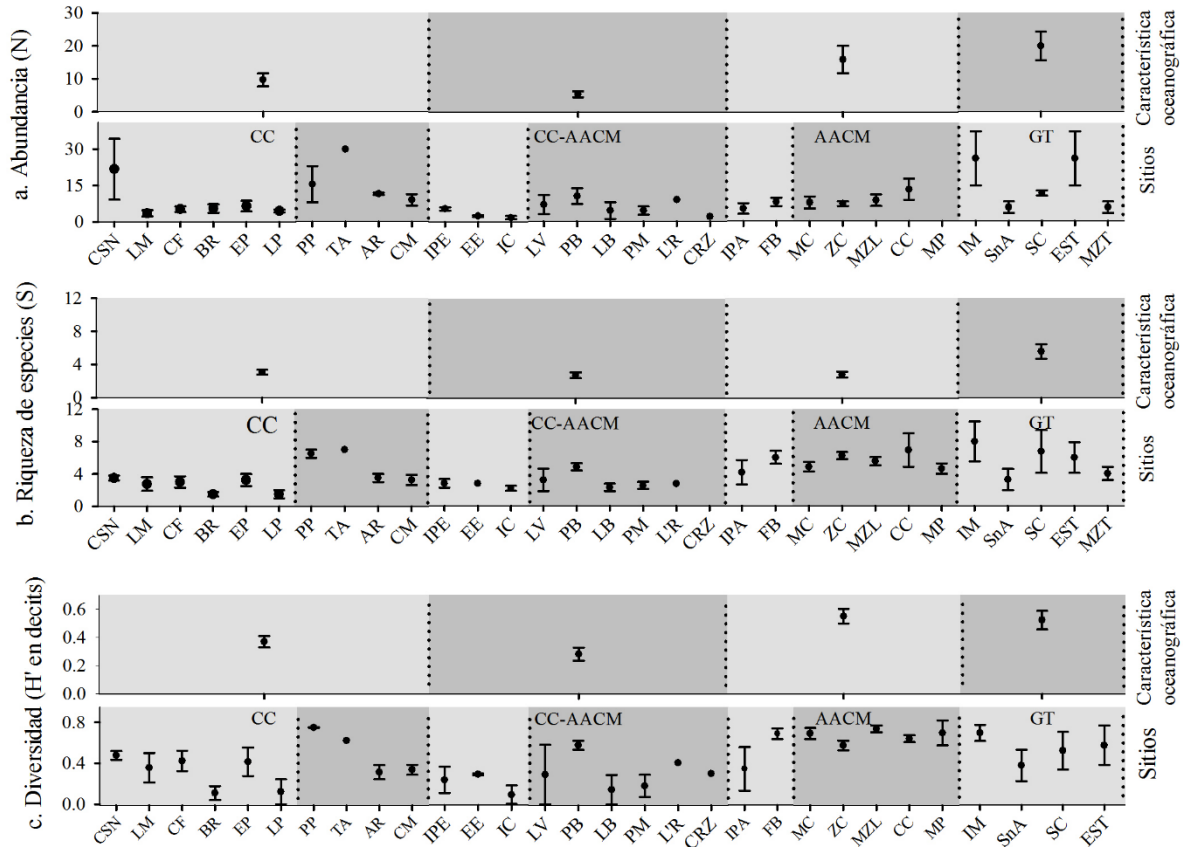


Figura II.3. Variación promedio de los atributos de la comunidad de los gasterópodos asociados a comunidades coralinas, entre las escalas del modelo oceanográfico. Abundancia (N), riqueza de especies (S) y diversidad de Shannon (H' en decits), corriente de California: CC, corriente de California-Alberca de Agua Cálida Mexicana: CC-AACM, Alberca de Agua Cálida Mexicana: CC-AACM, golfo de Tehuantepec: GT, caleta Sin Nombre: CSN, Las Monas: LM, Costa Fragata: CF, bahía Rabijuncos: BR, ensenada Pescadores: EP, Las Pozas: LP, plataforma Pavonas: PP, túnel Amarradero: TA, Área de Restauración: AR, cueva del Muerto: CM, isla Pelicanos: IPE, El Elefante: EE, isla Cocinas: IC, La Virgencita: LV, Punto B: PB, La Boquita: LB, Paraíso Montemar: PM, L'Recif: L'R, Carrizales: CRZ, isla Pájaros: IPA, faro de Bucerías: FB, morro Colorado: MC, Zacatoso: ZC. Zihuatanejo (ZH): Manzanilla: MZL, caleta de Chon: CC, morro Potosí: MP, isla Montosa: IM, San Agustín: SnA; Salchi: SC, Estacahuite: EST, Mazunte: MZT.

En los grupos funcionales, la variación explicada solo por variables ambientales [a] explicó la tercera parte de la variación total de los gasterópodos (Cuadro II.3b). Esta variación es principalmente explicada por los fosfatos y las coberturas de octocorales, briozoarios, esponjas, arena y longitud (y).

Cuadro II.3. Partición aditiva canónica del ensamblaje de especies (a) y grupos funcionales (b). [a] = variación explicada sólo por variables ambientales, [b] = variación explicada simultáneamente por variables biológicas y espaciales, [c] = variación explicada sólo por variables espaciales, [d] = variación residual. [a+b+c] = Variación total explicada. Códigos: P: concentración de Fosfatos, PP: producción primaria, Cobertura de bentos y sustratos: Poc: Pocillopora, Bri: Briozoarios, Hid: Hidrozoarios, A: arena, Ro: roca, Esp: esponjas, CM: coral muerto, Esc: escombros, Oct: octocorales.

	[a]	[b]	[c]	[d]	Total [a+b+c]	Var. Amb. [a+b]	Var. Esp. [b+c]
a. Ensamblaje de especies	42.7	6.3	0.3	50.7	0.4927	0.4901	0.0658
					P = 0.0008	P = 0.0017	P = 0.0030
					Variables ambientales: PP, Poc, Bri, Hid, Esp, A, Ro, CM, Esc. Variables espaciales: latitud (x)		
b. Grupo funcional	26.6	10.5	2.1	60.7	0.3921	0.3711	0.1263
					P = 0.0026	P = 0.0069	P = 0.0303
					Variables ambientales: P, Oct, Bri, Esp, A Variables espaciales: longitud (y)		

II.4. DISCUSIÓN

II.4.1 Modelos de variación espacial

Los modelos geográfico y oceanográfico coinciden en que la mayor variación del ensamblaje de gasterópodos del PTM ocurre predominantemente a dos escalas espaciales a) a escala local (e.g. entre sitios separados por decenas de kilómetros) y b) a escala mediana (e.g. entre posiciones geográficas y entre características oceanográficas, separadas por cientos de kilómetros). En ambos modelos, la abundancia y la diversidad variaron a escala local y la riqueza lo hizo a escala mediana. En tanto que los grupos funcionales variaron a escala mediana en el MG y a escala local en el MO. De acuerdo con esto, la mayor variación se presentó a escala de sitios y de réplicas. Mientras que a escala mediana se obtuvo la menor variación. Los mecanismos que generan la variación de los organismos a gran escala son los más aceptados (Chapman y Underwood 2008) y mejor explicados. No obstante, es complicado identificar las causas de variación de los gasterópodos a pequeña escala (Olabarria y Chapman 2001). Se han reportado diferencias a mediana escala entre sitios y localidades (10 m a 35 km) en macrofauna de sedimentos blandos (Morrissey *et al.* 1992), así como en invertebrados del intermareal rocoso (Cruz-Motta 2007).

Es posible que en el PTM, la variación espacial a pequeña escala de los gasterópodos de los ecosistemas de coral esté determinada por el desarrollo y características de la estructura del ensamblaje de corales, que influyen en la heterogeneidad del hábitat. Localmente, ésta es definida por los espacios disponibles entre las ramas del coral y las oquedades, que incrementan el volumen y el espacio para el asentamiento larvario, el refugio y la alimentación de juveniles y adultos de múltiples especies, no solo para coralívoros y simbioses, sino también para especies de sustrato duro e incluso del sustrato

arenoso. En las regiones Norte y Sur, se ubican arrecifes de coral, reconocidos como verdaderos por su extensión superficial, cobertura viva y espesor (Reyes-Bonilla 2003, López-Pérez *et al.* 2012). En la región Centro, los sitios presentan comunidades coralinas, formadas por parches pequeños y/o arrecifes rocosos con una estructura y distribución distinta a los de las regiones Norte y Sur (Reyes-Bonilla 2003). Posiblemente debido a esto, la composición de especies de los sitios de la región Centro, correspondió a especies de sustrato duro donde *V. pelucida eburnea*, caracterizó al sustrato coralino, con una contribución de 21.70%. Esta especie filtradora, vive cementada a un sustrato duro, o bien entre grava y rocas pequeñas. En cambio, la especie coralívora *C. monodonta*, tuvo una contribución baja (16%). Además, los valores promedios de abundancia, riqueza y diversidad de gasterópodos de coral, entre los sitios y las posiciones geográficas, fueron bajos.

El modelo oceanográfico a escala mediana mostró que la especie dominante del ensamblaje de coral fue el coralívoro *C. monodonta*, y las especies simbiontes *G. sanguinolentus*, *C. elegans* y *M. zeteki*, que por su especificidad alimenticia y de hábitat, están ligadas al arrecife de coral en una estrecha relación depredador-presa. Estas especies son de amplia distribución en los arrecifes del POT (Guzmán 1988). Por ello su abundancia en el PTM no es rara. La especie *C. monodonta* fue de las más abundantes en el PTM y caracterizó a los arrecifes de las regiones Norte y Sur, con contribuciones del 50 al 80%.

De manera general, la variación del ensamblaje y la riqueza de gasterópodos a escala mediana en el MO, podría estar controlada por factores externos como las condiciones ambientales, la disponibilidad de alimento y la hidrodinámica, que facilitan la dispersión pasiva local de las larvas. Esto es importante tanto en la duración de los estadios larvales de gasterópodos en la columna de agua, como en la disponibilidad del sustrato para

el adulto, que son factores determinantes de la estructura del ensamblaje de especies (Kempf 1981, Campos y Díaz 2007). La variación a mediana escala puede explicarse también con base en las propiedades físicas del agua de mar que condicionan otros procesos biológicos de los organismos. Por ejemplo, la TSM influye en la fisiología y afecta la distribución y abundancia a diferentes escalas espaciales (Miloslavich *et al.* 2013). Por otra parte, las características oceanográficas del PTM, se ven afectadas por otras condiciones oceanográficas que influyen al POT, como la fase cálida del ENSO (Wang y Enfield 2001). En particular, se ha reportado que durante eventos de El Niño se presenta blanqueamiento de coral (e.g. López-Pérez *et al.* 2016), que puede afectar la composición y abundancia de moluscos en el PTM (Miloslavich *et al.* 2013). Asociados al ENSO, en algunos sitios de la zona de estudio, se observaron diferentes grados de daño en los arrecifes y comunidades coralinas (Reyes-Bonilla *et al.* 2002). Por lo anterior, la estructura del ensamblaje de gasterópodos se ve afectada por la reducción de la cobertura de coral vivo y la composición de especies de coral, ocasionando, la variación del ensamblaje de los gasterópodos a escala de sitios y característica oceanográfica.

Este estudio mostró que existen variaciones importantes en el ensamblaje y la abundancia de gasterópodos a escala regional. Sin embargo, la riqueza, diversidad y los grupos funcionales no variaron significativamente. Debido a que los arrecifes y comunidades coralinas del PTM tienen una distribución semicontinua en un gradiente latitudinal, los gasterópodos podrían presentar un patrón de distribución y composición de especies similar a gran escala, sugiriendo, un grado de conectividad alto entre los sitios estudiados, debido posiblemente a una historia evolutiva compartida. Empero, las diferencias en la composición de especies entre las regiones, la estructura comunitaria puede ser similar. Los elementos que favorecen la variación a mayores escalas son

profundidad, temperatura, movimiento del agua y características del sedimento, así como los niveles de impacto ambiental (Cruz-Motta 2007, Kraufvelin *et al.* 2011, Neves *et al.* 2012).

Los grupos funcionales variaron significativamente a escala de posición geográfica en el MG y de sitio en el MO. En ambos casos, los componentes de variación fueron altos entre las réplicas, seguido de los sitios en el MO y de posición geográfica en el MG. También en ambos modelos, la epifauna carnívora fue el grupo dominante. En el sustrato coralino, este grupo es común por la presencia de gasterópodos coralívoros, simbioses y especies que se alimentan de microgasterópodos carnívoros, herbívoros y otros organismos. Este estudio evidenció que los grupos funcionales de epifauna detritívora y herbívora presentaron valores bajos de riqueza y abundancia promedio, principalmente en la región Centro. En contraste, en la zona de influencia de la CC-AACM, los valores de la epifauna detritívora fueron altos. No obstante que la técnica de muestreo utilizada y el sustrato estudiado no contiene a todos los grupos funcionales de gasterópodos, la diversidad de formas de vida en coral fue alta, lo que se explica por los valores altos de abundancia, riqueza y diversidad (Neves *et al.* 2012). Esto coincide a escala de sitio, posición geográfica, característica oceanográfica y región, donde se estimó la mayor riqueza, abundancia y diversidad. Es posible que esto se relacione con las surgencias, que tienen un efecto significativo en el aporte de nutrientes hacia la zona eufótica, en las concentraciones de clorofila y las tasas de productividad primaria que favorece una biodiversidad alta. En el PTM, existen dos zonas de surgencias costeras: cabo Corrientes, que coincide con el área de influencia de la CC y el golfo de Tehuantepec (Trasviña *et al.* 1999, Kessler 2006, Lavín *et al.* 2006, Zamudio *et al.* 2007, Barton *et al.* 2009); en estas áreas se identificó la mayor diversidad de grupos funcionales.

II.4.2 Partición aditiva canónica

Este análisis, mostró que el ensamblaje y grupos funcionales de gasterópodos fueron explicados mayormente por la variación ambiental [*a*] a escala de sitios. Esto evidencia que la heterogeneidad en la composición del hábitat (grupos bentónicos) es importante en la variación espacial de los gasterópodos. La fracción de la variación explicada simultáneamente por las variables biológicas y las variables espaciales [*b*] y la variación explicada solamente por las variables espaciales [*c*] tuvieron valores bajos, posiblemente por las relaciones ecológicas con otros procesos bióticos y abióticos que ocurren en la comunidad arrecifal o en los ecosistemas adyacentes no considerados. Los valores altos de la variación residual [*d*], sugieren la falta de variables adecuadas e importantes en la variación a pequeña escala.

En el ensamblaje, las variables ambientales de mayor contribución fueron la cobertura de bentos (*Pocillopora* spp., briozoarios, hidrozoarios y esponjas), la proporción de sustratos (arena, roca, coral muerto y escombros) y la productividad primaria. Esto evidencia que los factores que determinan la variación espacial, se relacionan con el entorno físico y biológico de las comunidades y con variables ambientales significativas en la distribución y biología del grupo estudiado. En sustrato duro, como el coral, la variación espacial podría depender de las diferentes coberturas de bentos, la proporción y características físicas y químicas del sustrato, productividad primaria, oxígeno disuelto, fosfatos y nitratos, que favorecen una cubierta microbiana que proporciona alimento a ensamblajes de meiofauna (Olabbarría *et al.* 1998, Cruz-Mota 2007, Neves *et al.* 2012). La composición del ensamblaje microbiano asociado al mucus de coral, se asocia a la especie de coral en función del tiempo principalmente, debido a esto, es posible que esta asociación esté determinada por factores ambientales, como las características oceanográficas,

estructura de la comunidad bentónica y la TSM (Ceh *et al.* 2011).

En conclusión, la propuesta de modelos de escalas espaciales sobre procesos ecológicos relevantes para estos ecosistemas de diversidad alta, mostraron patrones de variación espacial a escala local impulsadas por la estructura del hábitat, representado por la cobertura de *Pocillopora* spp., briozoarios, hidrozoarios, octocorales y esponjas, así como la proporción de sustratos presentes en el arrecife coralino como arena, roca, coral muerto y escombros y las variables oceanográficas productividad primaria y fosfatos. En futuros estudios se recomienda considerar condiciones ambientales a nivel de microhábitat tanto del componente biótico como abiótico. Posiblemente, esto nos permitiría un mejor entendimiento del ensamblaje de gasterópodos asociados a comunidades coralinas, debido a que la variabilidad a escalas espaciales pequeñas es importante y la variación a mediana y gran escala, puede confundirse con esta variabilidad. Este aspecto, sería de utilidad en las decisiones de manejo de las comunidades coralinas, para una mejor interpretación de los programas de vigilancia, que incluya la detección de impacto antropogénico y la incorporación de escalas espaciales en cuestiones de biodiversidad y conservación marina.

CAPITULO III

BIOGEOGRAFÍA ECOLOGICA DE BIVALVOS DEL PACÍFICO AMERICANO

RESUMEN

Para describir la similitud latitudinal de la composición de especies de bivalvos del Pacífico americano, se reunió información sobre su distribución en la plataforma continental (< 50 m de profundidad) y se organizó una matriz de presencia-ausencia de bivalvos por latitud. Se aplicó un análisis de conglomerados para reunir en grupos a las latitudes con una composición similar de especies. A partir de esto, se construyó una matriz de grupos latitudinales por especie que fue analizada con un PCoA. Se seleccionaron los ejes/coordenadas principales, con un porcentaje acumulado de varianza explicada mayor a 60%. Los valores de estas coordenadas se emplearon para representar el gradiente latitudinal N-S de los grupos de especies, y éstas se compararon con los límites actuales de las provincias biogeográficas. Se registraron 1,021 especies, 348 géneros y 72 familias de bivalvos que se distribuyen de los 60°N a los 55°S. El hemisferio norte obtuvo la mayor riqueza de especies con 915. En cambio, la riqueza del hemisferio sur fue de 559 especies. La diferencia en la riqueza entre ambos hemisferios podría ser explicada por la distribución continental irregular, la alta heterogeneidad, una mayor cantidad de hábitats y ambientes presentes en el hemisferio norte. El análisis de clasificación agrupó a las latitudes en 37 grupos, donde 16 fueron del hemisferio norte y 21 grupos correspondieron al hemisferio sur, que incluye nueve latitudes aisladas. Esto indica que, en el hemisferio norte, la similitud de las especies cambia de forma continua y gradual latitudinalmente, posiblemente en función de las características ambientales. En cambio, en el hemisferio sur, la similitud latitudinal de las especies presenta cambios de distribución bruscos, incluso entre latitudes adyacentes. Esto podría ser por la información parcial de la fauna de bivalvos, debido posiblemente a que grupos importantes aún no son bien conocidos, así como una alta proporción de endemismos. En el PCoA del hemisferio norte, tres coordenadas principales explicaron el 68% de la variación total de las especies de bivalvos y los valores de las coordenadas principales son afines con las propuestas biogeográficas a nivel de región zoogeográfica, provincia y ecorregión. Mientras que, en el hemisferio sur, cuatro coordenadas explicaron el 61% de la variación. Además, los valores de las coordenadas principales coinciden con las propuestas biogeográficas en áreas pequeñas o ecorregión. Este resultado coloca al hemisferio sur como una región de gran interés para la continuación de censos biológicos sistemáticos e intensivos de la fauna de bivalvos y para el conocimiento biogeográfico del hemisferio.

Palabras clave: bivalvos del hemisferio norte, bivalvos del hemisferio sur, riqueza latitudinal de bivalvos

ABSTRACT

To describe the latitudinal similarity of the bivalve species composition of the American Pacific, information was gathered about its distribution in the continental shelf (<50 m depth) and a presence-absence matrix of bivalves was organized by latitude (60°N at 55°S). A cluster analysis was applied to gather in groups latitudes with a similar composition of species. From this, an array of latitudinal groups was constructed per species that was analyzed with principal components analysis (PCoA). The main axes/coordinates were selected, with an accumulated percentage of explained variance greater than 60%. The values of these coordinates were used to represent the latitudinal gradient N-S of the groups of species, and these were compared with the current limits of the biogeographic provinces. Were recorded 1,021 species, 348 genera and 72 families of bivalves that are distributed latitudinally between 60°N and 55°S. The northern hemisphere obtained the highest species richness with 915. In contrast, the richness of the southern hemisphere was 559 species. It is possible that this difference in the species richness between both hemispheres is explained by the irregular continental distribution, the high heterogeneity, as well as a greater number of habitats and environments present in the northern hemisphere. Classification analysis grouped the latitudes into 37 groups, where 16 were from the northern hemisphere and 21 groups correspond to the southern hemisphere, which includes nine isolated latitudes. This indicates that, in the northern hemisphere, the similarity of the species changes continuously and gradually latitudinally, possibly depending on the environmental characteristics. In contrast, in the southern hemisphere, the latitudinal similarity of the species presents abrupt distribution changes, even between adjacent latitudes. This could be due to the partial information of bivalve fauna, possibly since important groups are not well known, as well as a high proportion of endemic species. In the PCoA of the northern hemisphere, three main coordinates explained 68% of the total variation of the bivalve species and the values of the main coordinates are related to the biogeographical proposals at the level of zoogeographic region, province and ecoregion. While, in the southern hemisphere, four coordinates explained 61% of the variation. In addition, the values of the main coordinates coincide with the biogeographical proposals in small areas or ecoregion. This result places the southern hemisphere as a region of great interest for the continuation of systematic and intensive biological surveys of the bivalve fauna and for biogeographical knowledge of the hemisphere.

Key words: bivalves of the northern hemisphere, bivalves of the southern hemisphere, latitudinal richness of bivalves

III.1 INTRODUCCIÓN

La fauna de moluscos bivalvos del Pacífico oriental ha recibido atención desde el siglo XIX. Los estudios de Olson (1961), Parker (1964), Keen (1971), Bernard (1983), Bernard *et al.* (1991), Coan *et al.* (2000), Coan y Valentich-Scott (2012) y Paredes *et al.* (2016), representan inventarios/estudios que contienen información sobre la distribución, el hábitat y la profundidad a la que se encuentran las especies. Actualmente, estos estudios faunísticos son la base de una gran cantidad de análisis biogeográficos (Gaston 2000).

La clase Bivalvia se encuentra en el océano, desde el supramareal o zona de salpicadura del intermareal, hasta grandes profundidades > 5,000 m (Coan y Valentich-Scott 2012). Los bivalvos realizan importantes funciones en el medio bentónico como depuradores de agua, transforman la estructura del sedimento y reciclan el detritus. Además, la clase Bivalvia es especialmente útil en estudios biogeográficos a todas las escalas espaciales, debido a que está bien representada en la mayoría de las comunidades bentónicas, es un grupo diverso, bien estudiado y de amplia distribución (Flessa y Jablonski 1995, Rex *et al.* 2005). Entre los estudios que tratan de explicar los patrones biogeográficos y de distribución latitudinal de bivalvos marinos del Pacífico americano, están el de Bernard *et al.* (1991) y el trabajo de Fortes y Absalao (2004). A mediana escala, los estudios de bivalvos marinos, habitantes de diferentes profundidades y latitudes en el hemisferio norte son los de Jablonski y Valentine (1990), Paredes *et al.* (1998), Roy *et al.* (2000). En el Pacífico sur, se tienen los estudios realizados por Lancellotti y Vásquez (1999), Valdovinos *et al.* (2003), Edgar *et al.* (2004), Pierrat *et al.* (2013), Rosenfeld *et al.* (2015).

En general, los estudios a mediana y gran escala han puesto de manifiesto que los ensamblajes de especies son sensibles a la variación de la temperatura superficial del mar

(TSM). Además, han indicado que los límites latitudinales y las características oceanográficas, determinan la fauna distintiva y el endemismo de las provincias biogeográficas (Ekman 1983, Benkendorfer y Soares-Gomez 2009). El Pacífico americano, se divide biogeográficamente en función de la TSM en regiones. La clasificación de Spalding *et al.* (2007), considera dos reinos templados y uno tropical (Figura III.1). El reino Pacífico noroeste templado, se divide en las provincias Pacífico noroeste frío templado y Pacífico noroeste cálido templado. En el hemisferio sur, con estas mismas condiciones, se encuentra el reino Sudamérica templado, con las provincias Pacífico sureste cálido templado y Magellanica de características fría templada. Entre estos, el reino Pacífico oriental tropical incluye a la provincia Pacífico este. Cada una de estas provincias, se subdivide en áreas más pequeñas, llamadas ecorregiones propuestas para fines de conservación (Spalding *et al.* 2007) (Figura III.1). En el criterio de Briggs y Brown (2012) las aguas frías templadas del norte consideran a la región Pacífico norte oriental, que a su vez se divide en las provincias Aleutiana y Oregon, y en el sur, la región Sudamericana con la provincia sur de Chile. La región Pacífico oriental, se divide en las provincias Cortez, California y Perú-Chile con temperaturas cálidas templadas y la provincia Panamá de temperaturas cálidas (Figura III.2).

Oceanográficamente, el Pacífico americano (Figura III.3) recibe en el norte la influencia de las aguas frías de la corriente del Pacífico Norte, la corriente de Alaska y la corriente de California (CC). En torno al ecuador se presentan la contracorriente Norecuatorial (NECC) y las corrientes Norte Ecuatorial (NEC) y Sur Ecuatorial (SEC), así como las aguas cálidas de la corriente costera de Costa Rica (CCCR). En el Pacífico sur americano, influyen la corriente de Humbolt o corriente de Perú (CP), la corriente del Pacífico sur y la corriente de El Niño (Bischof *et al.* 2004, Fiedler y Talley 2006, Freeland

2006, Kesler 2006).

Además de la temperatura y las corrientes oceánicas, la salinidad, intensidad y duración de la luz constituyen una de las principales barreras en el aislamiento y la dispersión norte y sur de la fauna de bivalvos entre las provincias biogeográficas (Emerson 1978, Scheltema 1986, Glynn y Ault 2000, López-Pérez *et al.* 2015). Se ha reconocido la influencia de estos factores en la aparición y permanencia de los estadios larvales de las especies, debido a que el tipo de desarrollo larval influye en la distribución geográfica de los bivalvos bentónicos y condiciona el tiempo de dispersión de las larvas por medio de las corrientes. Así también para explicar cómo las larvas de numerosos taxones de invertebrados pueden ser transportados desde el Indo-Pacífico al Pacífico oriental y al Pacífico mexicano (Emerson 1978, Scheltema 1986, Glynn y Ault 2000, López-Pérez *et al.* 2015).

En el presente trabajo, se analiza la similitud latitudinal en la composición de especies de bivalvos presentes en el Pacífico americano entre los 60°N y los 55°S, con la finalidad de comparar la composición latitudinal de especies con las propuestas biogeográficas de Spalding *et al.* (2007) y Briggs y Bowen (2012) para esta vasta región. Para ello, se reunió información sobre la presencia y distribución latitudinal de las especies de bivalvos del Pacífico americano desde la zona intermareal hasta los 50 m de profundidad. Se implementó un análisis de clasificación para reunir en grupos a las latitudes con una composición de especies igual o similar, así mismo se usó un ordenamiento indirecto mediante un análisis de coordenadas principales para identificar los ejes que mejor reflejen la distribución latitudinal de los bivalvos.

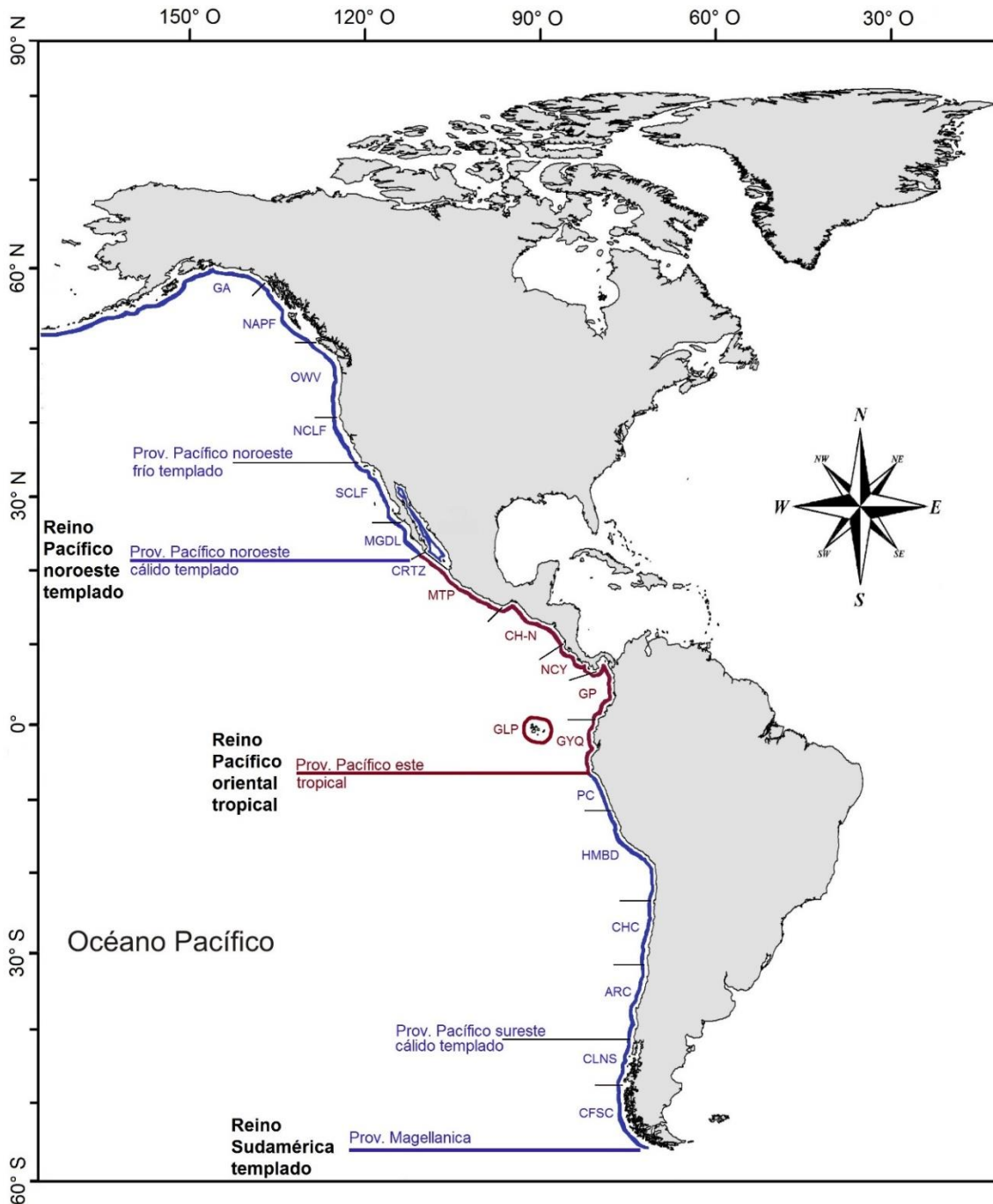


Figura III.1. División del Pacífico americano en reinos, provincias y ecorregiones biogeográficas con el criterio de Spalding *et al.* (2007). Códigos de las ecorregiones: GA: golfo de Alaska, NAF: fiordos del Pacífico Norteamericano, OVV: Oregon-Washington-Vancouver, NCLF: norte de California, SCLF: sur de California, MGD: transición Magdalena, CRTZ: Cortez, MTP: Pacífico tropical mexicano, CH-N: Chiapas-Nicaragua, NCY: Nicoya, GP: golfo de Panamá, GLP: Galápagos, GYQ: Guayaquil, PC: Perú Central, HMBD: Humboldt, CHC: Chile Central, ARC: Araucania, CLNS: Chilense, CFSC: canales y fiordos del sur de Chile.

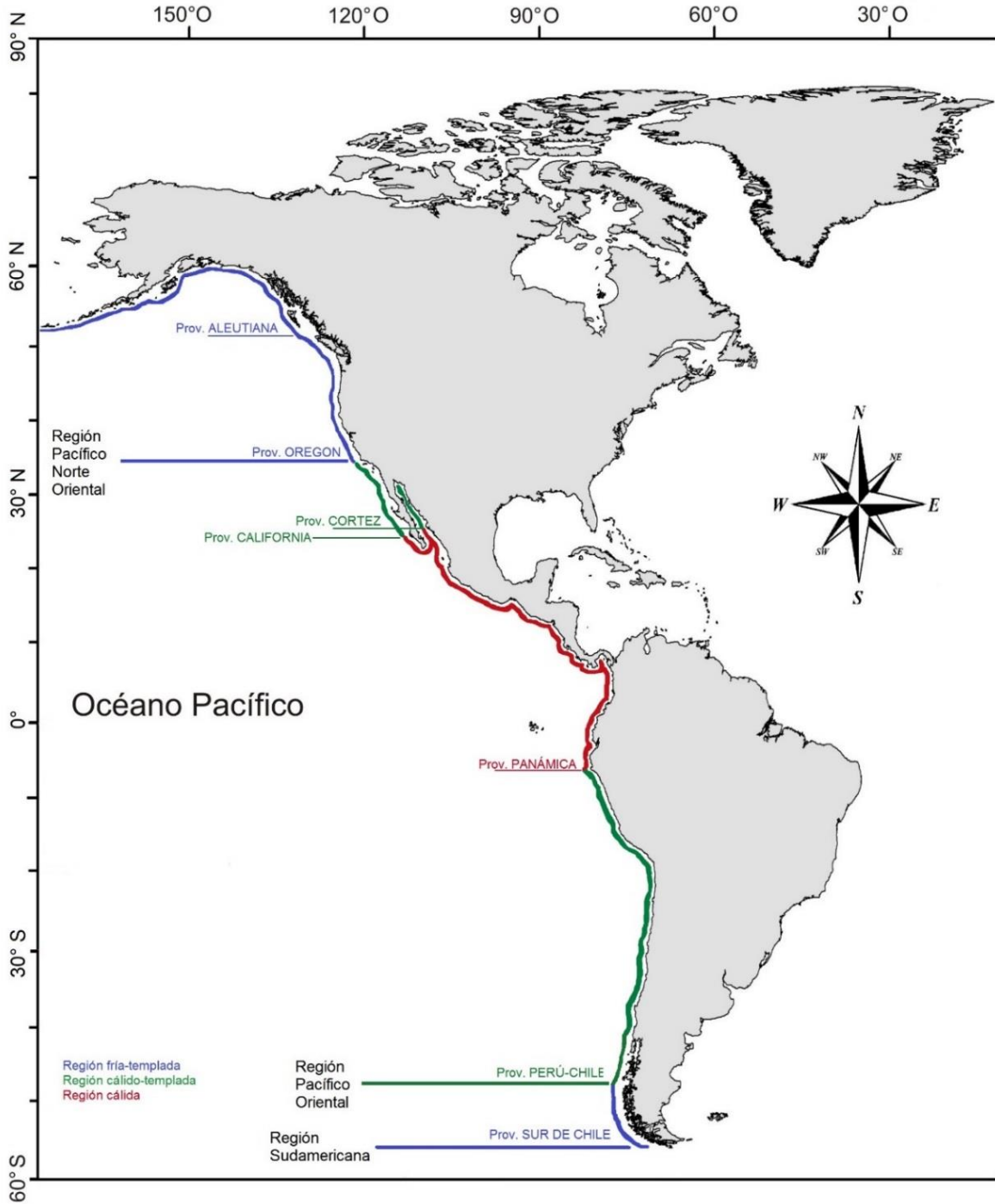


Figura III.2. División del Pacífico americano en regiones y provincias biogeográficas con el criterio de Briggs y Bowen (2012).

III.2 MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1 Área de estudio

III.2.1.1 Pacífico americano

El océano Pacífico, con sus casi 166 millones de km², es la mayor cuenca de agua oceánica en la Tierra. Sus costas se han mantenido prácticamente intactas a partir de finales del Mesozoico, cuando se formaron del supercontinente Pangea (Astorga 1994). El océano Pacífico, ocupa aproximadamente un tercio de la superficie terrestre y se extiende unos 15,000 km desde el mar de Bering en el Ártico norte, hasta el mar de Ross, en la Antártida. Esto permite la presencia de importantes zonas climáticas marinas. Así mismo, su tamaño y su antigüedad, proporcionaron un mayor tiempo para el establecimiento y la diversificación de la biota marina.

En este trabajo, el Pacífico americano se considera desde los 60°N (golfo de Alaska) a los 55°S (estrecho de Magallanes) (Figura III.3). De norte a sur, la parte continental se divide en América del Norte, Central y del Sur, y separa al Pacífico del Atlántico. La mayor distancia oceánica de ~20,000 km ubicada a los 5°N, limita la mezcla faunística con la región del Indo-Pacífico. De igual forma, debido a las aguas frías del océano Ártico, el intercambio de fauna con la costa norte de Asia, ha sido ocasional. El patrón de circulación oceánica y la distancia ha restringido la migración entre las dos regiones antárticas. Aunado a esto, la formación del istmo de Panamá completó el aislamiento de la región faunística del Pacífico oriental desde hace aproximadamente 3.5 millones de años (Bernard *et al.* 1991, Coates *et al.* 1992, Coates y Obando 1996, Glynn y Ault 2000). Este evento afectó la temperatura, salinidad, circulación oceánica y hábitat de las distintas especies.

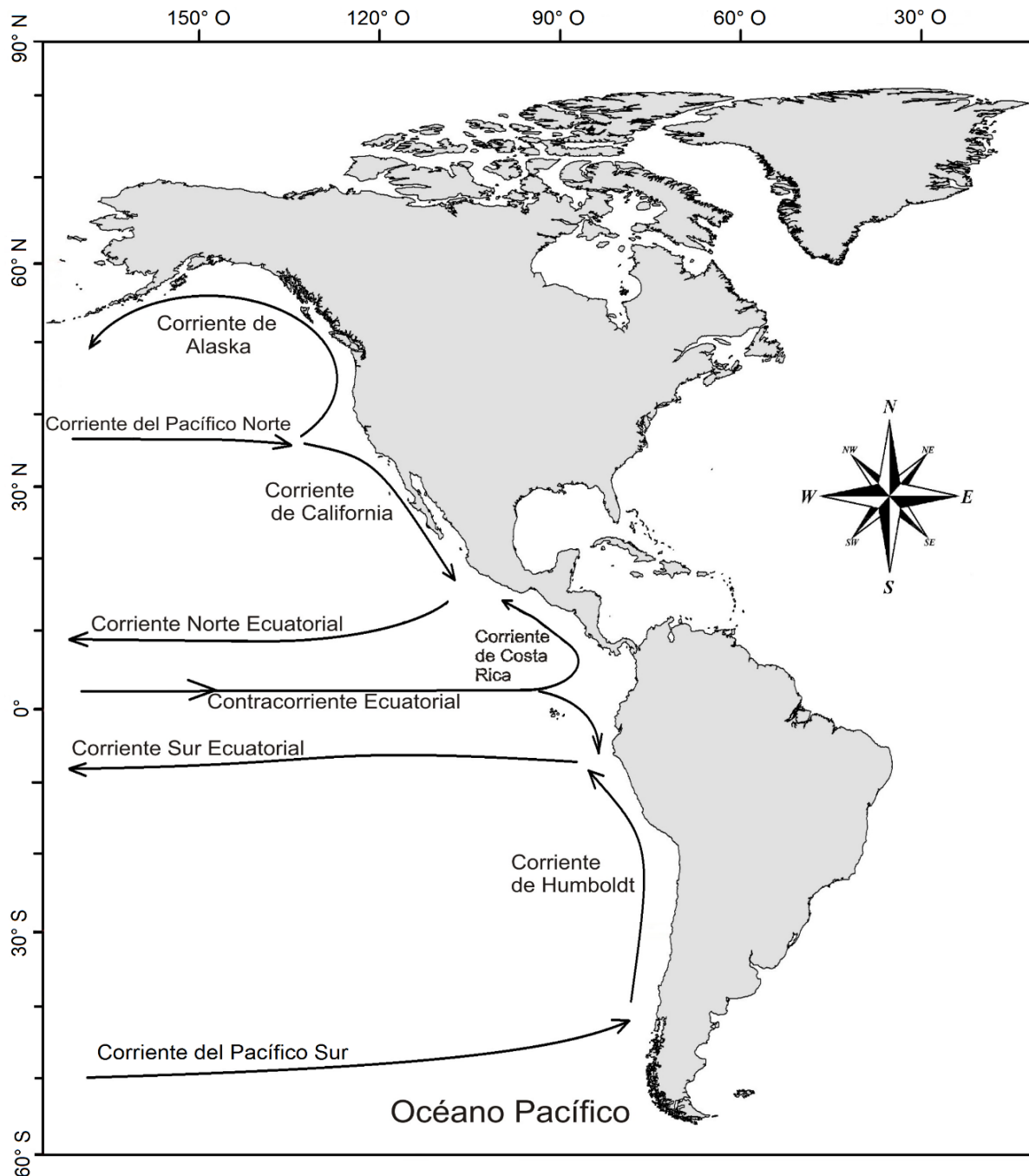


Figura III.3 Area de estudio, con las principales corrientes oceánicas del Pacífico americano

La plataforma continental del Pacífico oriental, alcanza los 200 m de profundidad y es angosta a lo largo del continente, debido principalmente a la presencia de las fuertes

corrientes. La dorsal del Pacífico, es una de las principales características del fondo oceánico y se define como un borde divergente de la corteza terrestre, que marca el límite de las placas tectónicas de Antártica, Nazca, Pacífico, Cocos, Rivera y Norteamericana. Además de las dorsales secundarias de Chile y de Galápagos (Longhurst 1998). Estas placas han cambiado su posición a lo largo del tiempo geológico, ocasionando modificaciones en el clima, la circulación oceánica y atmosférica (Brown & Gibson, 1983).

Oceanográficamente, el Pacífico americano recibe en el norte la influencia de las aguas frías de la corriente del Pacífico Norte (Figura III.3). Esta corriente, al acercarse al continente se divide en la corriente de Alaska, que se dirige al norte y la corriente de California (CC), que va hacia el sur (Freeland 2006). La corriente de Alaska tiene una temperatura de 4°C y salinidad de 32.6 UPS. Por la geografía de la costa, la corriente de Alaska inicia un vórtice en sentido antihorario y se une de nuevo a la corriente del Pacífico Norte antes que una parte de su flujo se desvíe al sur formando la CC. Esta corriente de aguas superficiales frías (17°C) y salinidad baja, alimenta de nuevo a la corriente Norecuatorial (NEC) y cierra el vórtice del Pacífico Norte. La CC se considera el límite norte del Pacífico tropical oriental (Fiedler y Talley 2006, Freeland 2006). En torno al ecuador, entre los 3°N y 10°N se presentan la contracorriente Norecuatorial (NECC), y las corrientes Norecuatorial (NEC) y Surecuatorial (SEC). Ambos flujos tienen una posición septentrional y son fuertes de julio a septiembre (Bischof *et al.* 2004). Las aguas cálidas de la corriente costera de Costa Rica (CCCR), fluyen la mayor parte del año del sureste al noroeste. En el Pacífico sur americano, influyen la corriente de Humbolt o corriente de Perú (CP), la corriente del Pacífico sur y la corriente de El Niño. La corriente fría de Perú (17°C) es el límite sur del Pacífico tropical oriental (Fiedler y Talley 2006) y se forma frente a las costas de Chile, Perú y Ecuador, donde el viento sopla paralelo a la costa y arrastra el agua

caliente de la superficie. La temperatura de estas aguas es entre 5 y 10°C más fría, considerando la cercanía del ecuador. Es una de las corrientes oceánicas más importantes del mundo debido a que esta inversión de la TSM afecta el clima del litoral, altera el régimen subtropical de lluvias y crea una franja costera de zonas arenosas y desérticas frías, denominada Desierto de Atacama. Sin embargo, las aguas antárticas transportan una gran cantidad de plancton, con ello la región se convierte en una de las zonas pesqueras y económicas más importantes del planeta. Cuando la corriente de Perú no emerge, los vientos del norte llevan agua caliente hacia el sur, y es reemplazada por la corriente de El Niño. Esta corriente, que es una extensión de la corriente Ecuatorial, estimula un ascenso de 10°C en la TSM y ocasiona la disminución del plancton; y por consiguiente, un descenso en la producción pesquera y biótica de la zona.

III.2.2 Análisis de datos

Se construyó una matriz de presencia/ausencia con datos sobre la ocurrencia de las especies de bivalvos del Pacífico americano, por cada grado de latitud entre los 60°N y 55°S. Este criterio es ampliamente utilizado en estudios biogeográficos (Roy *et al.* 2000, Fortes y Absalão 2004). La información de la distribución latitudinal de las especies se extrajo de los trabajos de Olson (1961), Keen (1971), Marincovich (1973), Bernard (1983), Bernard *et al.* (1991), Coan *et al.* (2000), Coan y Valentich-Scott (2012) y Paredes *et al.* (2016). Se consideraron las especies que habitan en la plataforma continental hasta una profundidad de 50 m, debido a que en los primeros metros se encuentra la mayor diversidad biológica, y además, esta biota está relacionada taxonómicamente debido a que comparten una historia evolutiva (Rex *et al.* 1997, Fortes y Absalão 2004). Con este criterio, la base de datos incluyó a los bivalvos que habitan en todos los ambientes, desde la zona intermareal y

submareal rocosa y arenosa, playas rocosas y arenosas, esteros, lagunas costeras, manglares, pastos marinos, arrecifes coralinos, arenosos, rocosos y mixtos. Las latitudes del golfo de California, se consideraron de manera independiente a las de la costa oeste de la península de Baja California.

A partir de la base de datos de presencia/ausencia, se construyó una matriz de similitud de Jaccard. Este coeficiente de semejanza relaciona el número de especies compartidas con el número total de especies exclusivas en dos sitios o muestras. Sus valores van desde cero cuando no hay especies compartidas, hasta uno cuando los dos sitios comparten las mismas especies (Chao *et al.* 2005). Esta matriz se empleó para identificar los patrones de similitud entre las latitudes, por medio de una técnica de clasificación jerárquica aglomerativa para formar conglomerados en un dendrograma. Los dendrogramas permiten relacionar grupos de muestras dentro de unidades similares, basándose en las características propias de cada muestra a partir de la matriz de similitud (Hair *et al.* 1999, Johnson 2000, Clarke y Warwick 2001). Para lograr una mejor identificación de los patrones de similitud entre latitudes, la matriz se evaluó mediante la técnica de enlace completo o vecino más lejano, que mide la cercanía entre dos grupos, calculando, la distancia entre sus objetos más lejanos o la similitud entre sus objetos menos semejantes. La significancia en la formación de los grupos de latitudes en el dendrograma se evaluó con la rutina SIMPROF, que realiza una prueba basada en permutaciones a cada amalgamación (o fusión) del dendrograma, para identificar patrones de asociación significativos en muestras no estructuradas *a priori* (Clarke *et al.* 2008). Se realizaron 1,000 permutaciones y 999 simulaciones con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. El corte en el dendrograma se hizo al 70% de similitud. Estos grupos de latitudes similares en la composición de especies se emplearon para realizar un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA). Para ello, se

diseñó una matriz de presencia/ausencia de grupos de latitudes y se generó una matriz de distancias Chi cuadrada al considerar una relación unimodal en la distribución de las especies. La distancia Chi cuadrada se puede considerar como una distancia euclídeana ponderada basada en las proporciones de las columnas. El PCoA, también llamado escalamiento multidimensional métrico (MDS métrico), representa los objetos en un espacio euclidiano que mantiene la relación de la distancia utilizada. La presentación de las primeras coordenadas principales en el espacio es la mejor forma de visualizar las distancias originales (Gower 1966). La matriz fue analizada con un PCoA entre latitudes y se seleccionaron los primeros ejes/coordenadas principales, con un porcentaje acumulado de varianza explicada entre el 60-70%. La columna de valores de cada una de las coordenadas principales se empleó para representar el gradiente latitudinal N-S de los grupos de especies. Esto se comparó con las propuestas de organización biogeográfica de Spalding *et al.* (2007) (Figura III.1) y Briggs y Bowen (2012) (Figura III.2) a nivel especie (Flessa y Jablonski 1995). Se obtuvieron valores promedio de TSM para cada grado de latitud de los 60°N a los 55°S. Estos valores se compilaron usando un conjunto mensual de datos promediados en un período de diez años. Los análisis se realizaron en el programa estadístico PRIMER v6 + PERMANOVA (Clarke y Gorley 2006, Anderson *et al.* 2008).

III.3 RESULTADOS

III.3.1 Riqueza latitudinal de bivalvos del Pacífico americano

En el área de estudio se registraron 1,021 especies, 348 géneros y 72 familias de bivalvos, que habitan en todos los sustratos de la plataforma continental (< 50 m de profundidad). De manera general, todos los taxones (especie, género, familia, superfamilia, orden y subclase)

siguen el mismo comportamiento de distribución latitudinal de la riqueza (Figura III.4). El hemisferio norte entre los 60°N a 1°N, tuvo la mayor riqueza con 915 especies. En el ecuador, se registraron 435 especies y entre 1°S a 55° S, se observaron 559 especies. A los 19°N se registró la mayor riqueza con 562 especies, y a los 55°S la menor riqueza con sólo cinco especies.

Se registró una mayor riqueza de taxones en el hemisferio norte (Figura III.4). La riqueza de especies se incrementó paulatinamente desde los 60°N (S = 103, 10% del total) a los 19°N (S = 562, 55%); en esta última latitud coinciden la mayor cantidad de géneros (42) y familias (22). La riqueza se mantiene alta hasta los 19°N y los 9°N. En riqueza de especies, le siguen los 17°N y 18°N con 551 especies.

En el hemisferio sur, la riqueza de especies es menor en comparación con el norte. De 1°S a 3°S, se tuvo la mayor riqueza de especies, géneros y familias. A 1°S, se registraron 394 especies (39%), 32 géneros y 18 familias. A los 2°S, coincidió con 1°S la riqueza de géneros y familias, pero las especies fueron 368. A los 3°S, se registraron 320 especies, 30 géneros y 17 familias (Figura III.4).

Las especies de amplia distribución en el Pacífico americano fueron tres de la subclase Autobranchia: *Crenella decussata* (Montagu, 1808), *Leiosolenus plumula* (Hanley, 1843) y *Ostrea conchaphila* Carpenter, 1857; 10 de la subclase Heterodonta: *Lucinoma annulata* (Reeve, 1850), *Parvilucina mazatlanica* (Carpenter, 1857), *Cryptomya californica* (Conrad, 1837), *Barnea subtruncata* (G. B. Sowerby I, 1834), *Pholadidea tubifera* (G. B. Sowerby I, 1834), *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767), *Kellia suborbicularis* (Montagu, 1803), *Ameritella amianta* (Dall, 1900), *Diplodonta orbella* (Gould, 1851) e *Illiochione subrugosa* (W. Wood, 1828) y una de la subclase Septibranchia: *Cardiomya planetica* (Dall, 1908).

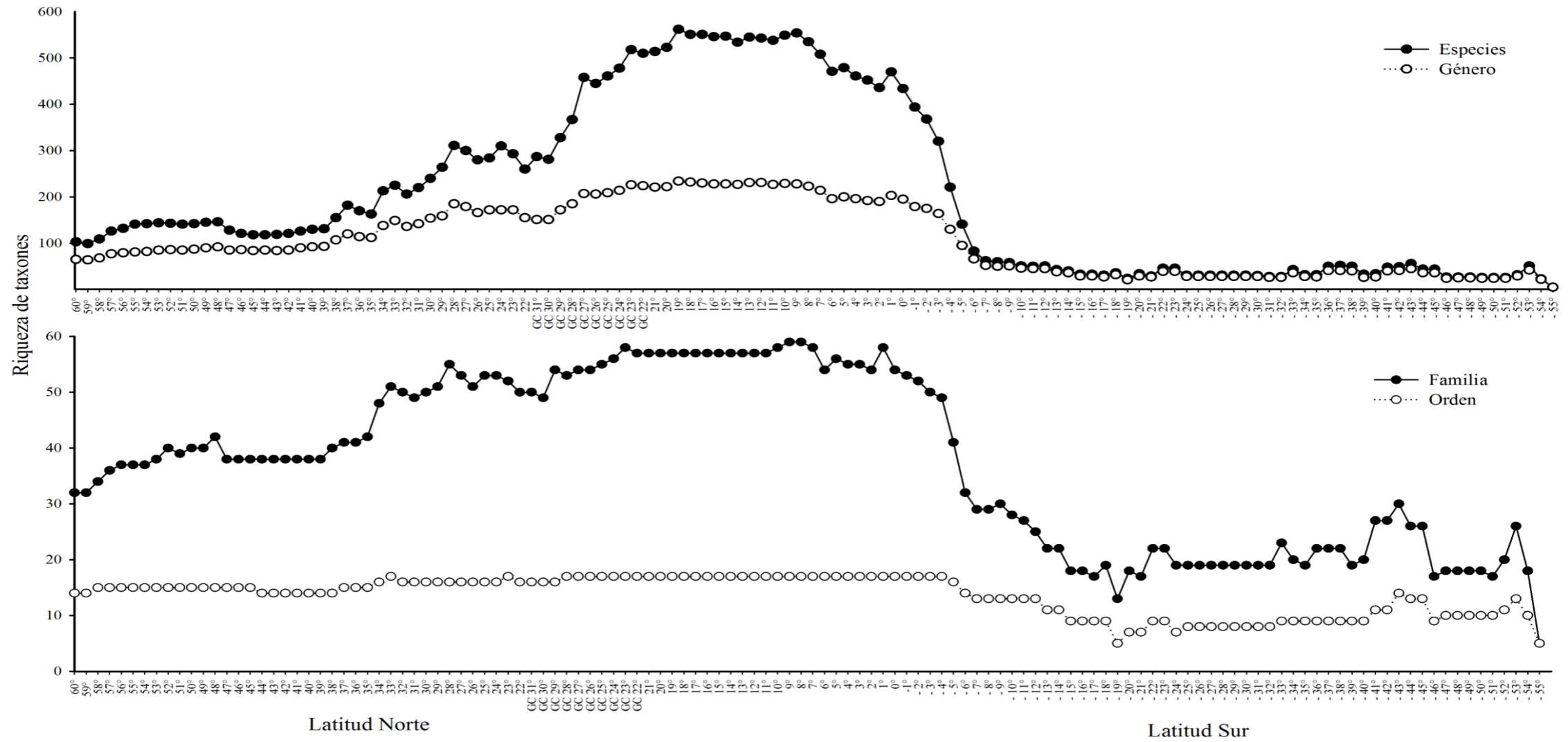


Figura III.4 Distribución latitudinal de la riqueza de bivalvos en el Pacífico americano. GC: Golfo de California.

III.3.2 Análisis de clasificación

El corte del dendrograma al 70% de similitud, permitió la identificación de 37 grupos de latitudes unidas por su similitud en la composición de especies del Pacífico americano. El hemisferio norte se dividió en 16 grupos latitudinales (grupos A a P) y el hemisferio sur en 21 grupos (grupos O a B'). Las latitudes 4°S a 6°S, 19°S, 33°S y de 52°S a 55°S, no se unieron a ninguno de los grupos (Figura III.5). Esto indica que la composición de especies en las latitudes no ligadas y las adyacentes es menor al 70%. A estas latitudes, no se les asignó una letra, para identificar el grupo. Como es de esperarse, la distribución de los taxones entre los grupos latitudinales mantuvo una tendencia similar a las latitudes individuales.

En el hemisferio norte, se identificaron los grupos de latitudes con la mayor riqueza de especies, géneros y familias (Figura III.4). El grupo O (19-7°N), tuvo la mayor riqueza de taxones. En este grupo se ubicaron 646 especies, 264 géneros y 67 familias. Le siguió el grupo N (27-20°N), ubicado en el Golfo de California, con 585 especies, 240 géneros y 59 familias. El grupo P (6°N-1°S), contó con 536 especies, 219 géneros y 58 familias. Mientras que en los grupos formados en las latitudes del hemisferio sur, el grupo Q (2-3°S), tuvo la mayor riqueza con 380 especies, 179 géneros y 53 familias de bivalvos. Le siguieron las latitudes 4°S (221 especies, 130 géneros, 49 familias) y 5°S (141 especies, 95 géneros, 41 familias) entre las de mayor riqueza de especies.

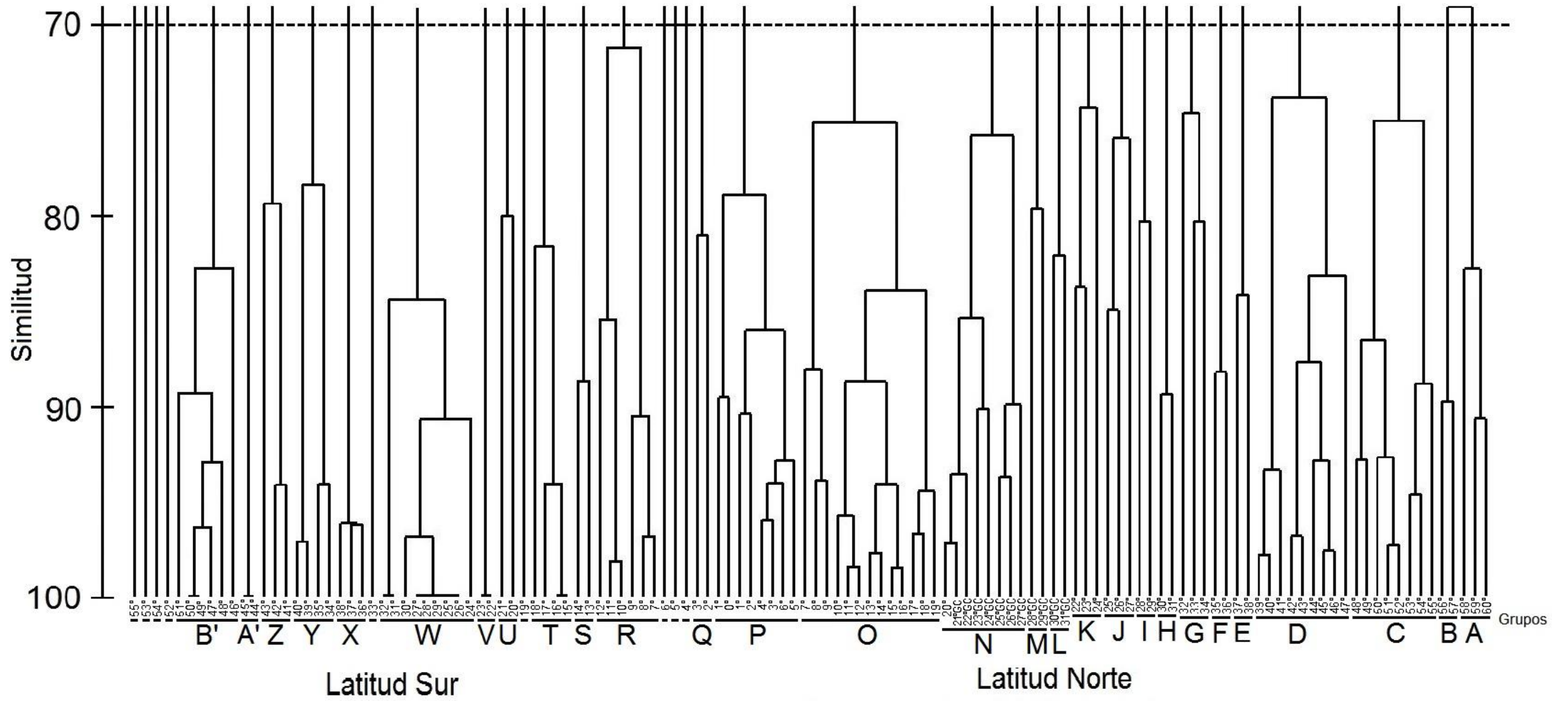


Figura III.5 Dendrograma que muestra la organización de los grupos latitudinales en función de la similitud de especies. Los grupos de A a P pertenecen al hemisferio norte y de Q a B' al hemisferio sur

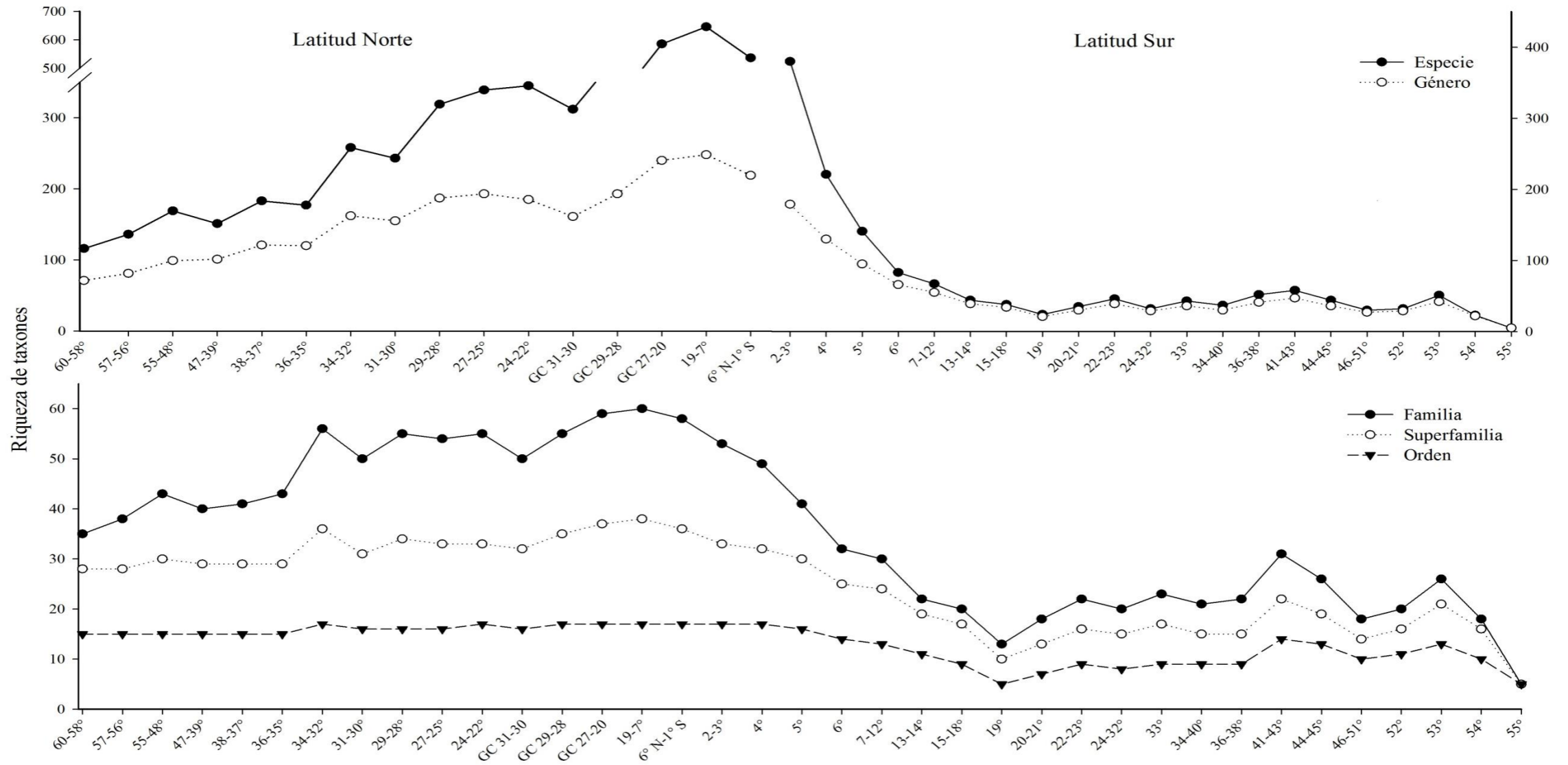


Figura III.6 Distribución de la riqueza de bivalvos en los grupos latitudinales de los hemisferios norte y sur.

III.3.3 Análisis de Coordenadas Principales (PCoA)

III.3.3.1 Especies del Pacífico americano norte

Se seleccionaron tres coordenadas principales que en conjunto explicaron el 68% de la variación total de las especies de bivalvos registradas en las latitudes del Pacífico americano. A la coordenada principal uno, correspondieron los valores positivos más altos (Cuadro III.1). Debido al efecto de borde, en la mayoría de los casos, los valores positivos y negativos más altos y más bajos que delimitaron las áreas coincidieron en los grupos latitudinales extremos del área. La subclase Heterodonta fue el grupo dominante con la riqueza más alta en los grupos latitudinales. Le siguieron Autobranchia y Protobranchia. La subclase Septibranchia no se registró en la coordenada principal uno. Las especies con presencia en los 16 grupos latitudinales del hemisferio norte fueron *C. decusata*, *C. californica*, *H. arctica*, *K. suborbicularis* y *L. annulatum*.

La coordenada principal uno explicó el 42% de la variación (Cuadro III.1). Los valores positivos y negativos de la coordenada distinguieron dos áreas de grupos latitudinales (Figura III.7). Esto es, sugiere la división del Pacífico norte en dos áreas por la similitud en la composición latitudinal de especies de bivalvos. Los valores positivos correspondieron a los grupos A (60-58°N) a F (36-35°N), que incluyeron a seis grupos de latitudes. En estos seis grupos se presentaron en total 266 especies. Aunque todas las subclases estuvieron presentes, Heterodonta fue dominante con 125 especies, 74 géneros y 28 familias. A partir de los grupos G (34-32°N) hasta P (6°N-1°S), los valores de la coordenada fueron negativos (Figura III.7). En estos diez grupos latitudinales de características cálido-templado y tropical, se encontraron en total 844 especies, de ellas, 41 especies se comparten entre los diez grupos.

La coordenada principal dos, aportó el 18.2% de explicación de la variación total (Cuadro III.1). Los valores de esta coordenada mostraron tres áreas discontinuas de valores negativos y positivos (Figura III.7). Es decir, con el 18.2% de explicación de la variación, el Pacífico norte se divide en tres áreas en función de la similitud en la composición latitudinal de especies de bivalvos. Los valores negativos incluyeron a los grupos A (60-58°N) a C (55-48°N). En este grupo se encontraron 179 especies, de ellas el 60% se presentó en los tres grupos y el 40% pertenecen a la subclase Heterodonta. Los grupos de latitudes con valores positivos fueron de D (47-39°N) a I (29-28°N). Se registraron 511 especies, 82 de ellas están presentes en los seis grupos. La subclase Heterodonta representó el 70%. El siguiente grupo de valores negativos, continua desde el grupo J (27-25°N) al P (6° N-1°S) (Cuadro III.1, Figura III.7). En total, en estos grupos se registraron 781 especies; 127 especies son comunes en los siete grupos latitudinales y el 60% pertenece a Heterodonta.

La coordenada principal tres contribuyó sólo con el 7.8% de explicación de la variación total (Cuadro III.1). Los valores de la coordenada principal distinguieron de forma alternada, dos áreas con valores positivos y dos de valores negativos (Figura III.7). Esto es, sugiere la división del Pacífico norte en cuatro áreas por la similitud en la composición latitudinal de bivalvos. Un área de valores positivos incluyó a los grupos A (60-58°N) y B (57-56°N). Estos dos grupos comparten 112 especies, entre ellas 78 especies de la subclase Heterodonta. Valores negativos se presentaron en los grupos C (55-48°N) a F (36-35°N) (Cuadro III.1, Figura III.7). En estos cuatro grupos latitudinales, se registraron 257 especies, pero sólo 99 especies (39%) se comparten entre los cuatro grupos, y de ellas 70 corresponden a Heterodonta. Una segunda área de valores positivos incluyó a los grupos G (34-32°N) a K (24-22°N) (Cuadro III.1, Figura III.7). Estos grupos latitudinales

comparten entre ellos un total de 526 especies, de las que sólo 118 son comunes en los cinco grupos. Valores negativos se obtuvieron también en las latitudes ubicadas en el Golfo de California en los grupos L (31-30°N) a P (6°N-1°S). En estos grupos se registraron 739 especies, 222 se presentan en los cinco grupos de latitudes y el 70% pertenecen a la subclase Heterodonta.

Cuadro III.1 Variación explicada por los ejes individuales y carga de factores de los grupos latitudinales del hemisferio norte.

Ejes Latitud Norte	Autovalores	% Contribución individual	% Contribución acumulada
1	16.01	41.81	41.81
2	6.967	18.2	60
3	2.981	7.79	67.79
4	1.974	5.16	72.95

Carga de los factores en caja grupo latitudinal y eje de la coordenada principal

Grupos	Latitud N	PCO1	PCO2	PCO3	PCO4
A	60-58°	1.9547	-0.8963	0.3343	0.3819
B	57-56°	1.8854	-0.7490	0.2520	0.3431
C	55-48°	1.5125	-0.1043	-0.3112	-0.8484
D	47-39°	0.9327	0.7054	-0.5608	-0.5449
E	38-37°	0.4005	1.2752	-0.4762	0.4041
F	36-35°	0.2249	1.1329	-0.07684	0.4139
G	34-32°	-0.1479	0.7899	0.3502	0.2193
H	31-30°	-0.4572	0.4442	0.7546	-0.1296
I	29-28°	-0.5913	0.1707	0.6405	-0.1843
J	27-25°	-0.7138	-0.0257	0.5019	-0.2140
K	24-22°	-0.7881	-0.2174	0.3377	-0.2219
L	GC 31-30°	-0.8637	-0.4741	-0.2038	-0.1526
M	GC 29-28°	-0.8345	-0.4451	-0.2139	-0.0697
N	GC 27-20°	-0.8128	-0.4972	-0.3470	0.1066
O	19-7°	-0.8340	-0.5277	-0.4441	0.2097
P	6° N-1° S	-0.8676	-0.5814	-0.5373	0.2867

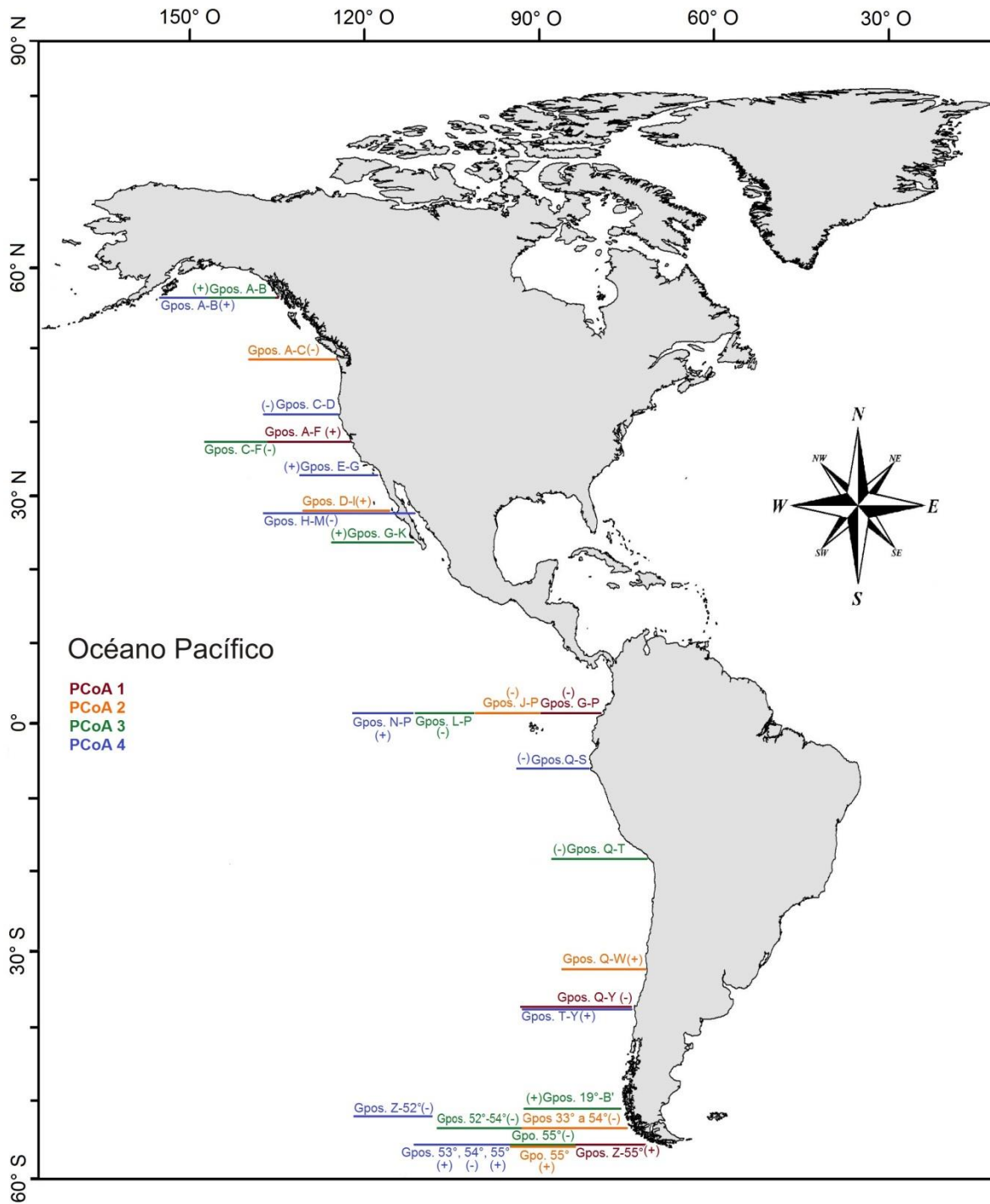


Figura III.7. Distribución en el Pacífico americano de los areas identificadas en los hemisferios norte y sur por los valores del análisis de coordenadas principales.

III.3.3.2 Especies del Pacífico americano sur

Las cuatro coordenadas principales de los grupos latitudinales del hemisferio sur, explicaron el 61% de la variación total (Cuadro III.2). El grupo latitudinal 55°S registró la menor riqueza de especies y presentó valores positivos altos en las tres primeras coordenadas principales. La subclase Heterodonta fue dominante en las cuatro coordenadas, aunque con riqueza baja. Sólo en la coordenada principal cuatro se presentaron las cuatro subclases de Bivalvos: Autobranchia, Heterodonta, Protobranquia y Septibranchia. La especie *Periploma stearnsii* Dall, 1896 fue la de más amplia distribución, con presencia en todos los grupos latitudinales. Le siguieron en frecuencia de ocurrencia *H. arctica*, *Semele californica* (Reeve, 1853) y *Semele rupium* (G. B. Sowerby I, 1833). Las áreas delimitadas por los valores de las coordenadas tienen poca coincidencia con los criterios biogeográficos propuestos de Spalding *et al.* (2007) y Briggs y Bowen (2012).

La coordenada principal uno, aportó el 27.5% de explicación de la varianza total (Cuadro III.2). Los valores separaron en dos áreas a los grupos latitudinales (Figura III.7). Es decir, sugiere la división del Pacífico sur en dos áreas por la similitud en la composición latitudinal de especies. Valores negativos correspondieron a catorce grupos de latitudes, desde el grupo Q (2°-3°S) a Y (36-38°S). En estos grupos latitudinales se encontraron 440 especies, de las que solo ocho son comunes en los catorce grupos. Los valores positivos, se presentaron en los siguientes siete grupos latitudinales a partir de Z (41-43°S) a los 55°S (Figura III.7). De las 85 especies comunes en estos grupos latitudinales, cinco especies de la subclase Heterodonta se presentaron en los siete grupos.

La coordenada principal dos tuvo un 16% de la explicación de la variación total (Cuadro III.2). A partir de esta coordenada, la latitud 55°S, formó un área de valores positivos, que contiene a cuatro especies de Heterodonta y una de Autobranchia.

Cuadro III.2 Variación explicada por los ejes individuales y carga de factores de los grupos latitudinales del hemisferio sur

Ejes Latitud Sur	Autovalor	% Contribución individual	% Contribución acumulada
1	32.56	27.47	27.47
2	18.32	15.46	42.93
3	11.74	9.9	52.83
4	9.60	8.09	60.92

Carga de los factores en caja grupo latitudinal y eje de la coordenada principal

Grupos Latitud S	PCO1	PCO2	PCO3	PCO4
Q 2-3°	-0.5523	0.3083	-0.6050	-0.3735
- 4°	-0.6119	0.4029	-0.6984	-0.4345
- 5°	-0.6801	0.5070	-0.7388	-0.4516
- 6°	-0.7749	0.6540	-0.7570	-0.4411
R 7-12°	-0.8447	0.7461	-0.6801	-0.3701
S 13-14°	-0.9121	0.8396	-0.5022	-0.2173
T 15-18°	-0.8802	0.6897	-0.4748	0.1002
- 19°	-0.9482	0.8160	0.2414	0.1777
U 20-21°	-0.8529	0.4684	0.5220	0.2351
V 22-23°	-0.8039	0.2149	0.8893	0.4641
W 24-32°	-0.6478	0.3457	0.9241	0.4643
- 33°	-0.3753	-0.09468	1.1346	0.4602
X 34-40°	-0.1143	-0.51383	0.8388	0.1323
Y 36-38°	-0.2408	-0.54194	0.9054	0.3222
Z 41-43°	0.2440	-0.89278	0.5454	-0.0518
A' 44-45°	0.4822	-0.97217	0.5567	-0.3685
B' 46-51°	0.9460	-1.11820	0.3322	-0.6402
- 52°	0.9399	-1.26740	-0.4150	-0.2063
- 53°	0.5401	-1.45973	-1.6970	2.2518
- 54°	1.51218	-1.42575	-0.4825	-1.4218
- 55°	4.57603	2.29400	0.1635	0.3688

Los valores positivos y negativos separaron a los grupos latitudinales en tres áreas alternadas (Figura III.7). Esto es, sugieren que el Pacífico sur podría dividirse en tres áreas por la similitud en la composición latitudinal de especies de bivalvos. Los valores positivos, se presentaron de manera continua en diez grupos latitudinales que van desde Q (2-3°S) a

W (24-32°S). En estos once grupos latitudinales se encontraron 417 especies, de las que sólo 14 se compartieron en la totalidad de los grupos. Los valores negativos concentraron a los grupos latitudinales de los 33°S, 52°S, 53°S y 54°S, incluyendo a los grupos X (34-40°S) a B' (46-51°S) (Figura III.7). En estos grupos se presentaron 109 especies, diez especies de la subclase Heterodonta se encontraron en los nueve grupos latitudinales. La latitud 55°S, constituye un sólo grupo latitudinal de valores positivos. Esta latitud aportó una riqueza baja con cinco especies, de las cuales cuatro son de la subclase Heterodonta.

La coordenada principal tres explicó el 10% de la varianza total (Cuadro III.2). Los valores positivos y negativos separaron a los grupos latitudinales en cuatro grupos (Figura III.7). Es decir, con solo el 10% de explicación de la variación, el Pacífico sur se divide en cuatro áreas en función de la similitud en la composición latitudinal de especies de bivalvos. Valores negativos se obtuvieron en los grupos Q (2-3°S), 4°S a 6°S y T (15-18°S). En estos siete grupos, se presentaron 391 especies, aunque sólo 29 son comunes en todos los grupos latitudinales. Valores positivos se obtuvieron en los siguientes grupos 19°S, U (20-21°S), 33°S a B' (46-51°S), (Cuadro III.2, Figura III.7). Entre estos grupos latitudinales, se presentaron 102 especies, aunque sólo dos especies de la subclase Heterodonta son comunes en los diez grupos. En los grupos latitudinales 52° a 54° S, también se obtuvieron valores negativos. Con un total de 57 especies en los tres grupos, 21 especies se comparten en ellos. La especie *P. stearnsii* se presentó en los diez grupos latitudinales de valores negativos.

La coordenada principal cuatro explicó el 8% de la variación total (Cuadro III.2). Los valores separaron a los grupos latitudinales en seis grupos alternados de valores positivos y negativos, tres de ellos formados por una sola latitud (Figura III.7). Esto es, sugiere la división del Pacífico sur en seis áreas por la similitud en la composición latitudinal de

especies de bivalvos. Los valores negativos correspondieron a Q (2-3°S), 4°S, 5°S, 6°S y el grupo S (13-14°S). En ellos se presentaron 387 especies, de estas, sólo 38 fueron comunes en los seis grupos de latitudes. Los valores positivos correspondieron a ocho grupos desde T (15°-18°S), 19°S, U (20-21°S), 33°S y Y (36-38°S). Entre los grupos se presentaron 93 especies, con diez especies compartidas entre los ocho grupos latitudinales. Valores negativos de la coordenada también se presentaron en los grupos Z (41-43°S) a B' (46°-51°S), 52°S y 54°S. Entre los primeros cuatro grupos latitudinales, se presentaron un total de 66 especies, con el 36% de especies compartidas y el 32% de Heterodonta. La latitud 54°S, obtuvo una baja riqueza de 23 especies. Las latitudes 53°S y 55°S, obtuvieron valores positivos (Cuadro III.2). La latitud 53°S, tuvo una riqueza alta de 51 especies, en relación con otras latitudes sureñas. Los 55°S, fue la latitud con la menor riqueza de especies, de sólo cinco, no sólo del hemisferio sur, sino de todo el Pacífico americano.

III.4 Discusión

Se registraron 1,021 especies de bivalvos en el Pacífico americano. El hemisferio norte tuvo la mayor riqueza de especies con 915 y en el sur fueron 559 especies. Una riqueza prácticamente igual de 1,022 especies de bivalvos fue registrada para el Pacífico americano por Rivadeneira (2005). Además, la riqueza de especies registrada en este estudio es muy cercana a las 950 especies conocidas del hemisferio norte y a las casi 900 registradas en la Provincia Panámica (Roy *et al.* 2009, Coan y Valentich-Scott 2012). Esta alta riqueza del Pacífico americano Norte, puede ser resultado del intenso esfuerzo de muestreo realizado en todo el Pacífico americano (Bernard 1983 y Bernard *et al.* 1991), así como de los inventarios que cubren áreas extensas en el Pacífico americano Norte y Centro (Olson

1961, Parker 1964, Keen 1971, Coan *et al.* 2000, Coan y Valentich-Scott 2012). Generalmente, las regiones de mayor tamaño tienen mayor riqueza de especies debido a que son más heterogéneas, y potencialmente, contienen una mayor cantidad de hábitats, ambientes, biomas y provincias biogeográficas (Benkendorfer y Soares-Gomes 2009). En cambio, la menor riqueza de especies registrada en el Pacífico americano sur (559 especies), no se puede argumentar con la falta de conocimientos sobre las especies de latitudes bajas (Rivadeneira 2005). Aunque no existe una obra que cubra la totalidad del área (Valentich-Scott *et al.* 2016). Generalmente, las monografías más importantes abarcan desde Baja California al norte de Perú (Keen 1971, Coan y Valentich-Scott 2012), y los estudios realizados más al sur, son pocos y están fragmentados (Marincovich 1973, Paredes *et al.* 2016). Con todo esto, es posible que la riqueza del Pacífico americano sur, sea muy similar a la riqueza registrada en este trabajo (559 especies). La costa chilena ha sido estudiada por más de 200 años y por ello, su diversidad está bien documentada (Valdovinos *et al.* 2003, Rivadeneira 2005). También se tienen registros de un incremento de la riqueza de moluscos en latitudes entre los 40 a 60°S, relacionada con el ensanchamiento de la plataforma continental. Esto explicó casi el 60% de la variación de la diversidad de especies de moluscos (Valdovinos *et al.* 2003). De acuerdo con esto, en este trabajo entre los 10°S y los 55°S, se registraron 155 especies, una riqueza muy cercana a las 166 especies de bivalvos, registradas para estas mismas latitudes (Valdovinos *et al.* 2003). Así también, se observa un ligero incremento de la riqueza entre los 41°S a 45°S que coincide con el ensanchamiento de la plataforma continental en la parte sur de Chile. La riqueza de bivalvos del hemisferio sur podría estar relacionada con procesos que actúan a escala de tiempo geológico, como la tectónica de placas, modificaciones en el relieve y configuración de la costa, así como cambios climáticos y oceanográficos que es la forma en que son

controlados los patrones de biodiversidad actuales a escala regional y global (Rivadeneira 2005). La relativa escasa riqueza de bivalvos de la plataforma continental del hemisferio sur, podría ser el resultado de una extinción masiva regional diferencial ocurrida a finales del Plioceno (3.6 a 1.8 millones de años = m.a.), que disminuyó la fauna en 75% (Rivadeneira 2005). En la costa de Perú, la intensificación de las surgencias generó la migración de la zona mínima de oxígeno hacia aguas someras, mientras que al sur de Chile, el avance de los glaciares hacia la plataforma continental, causó un enfriamiento de las condiciones ambientales a principios del Mioceno (23 m.a.). En ambos casos, la fauna somera extinta fue reemplazada por especies de aguas profundas, caracterizadas por sus tallas pequeñas. Durante el Cuaternario, las especies sobrevivientes a esta extinción tuvieron tal éxito ecológico que dominaron la fauna de bivalvos a escala local y regional (Valdovinos *et al.* 2003, Rivadeneira 2005). Se sugiere que las condiciones bióticas y abióticas en las latitudes altas del hemisferio sur, podrían haber generado un cambio de los factores que controlan la riqueza de especies (Roy *et al.* 1998, Roy *et al.* 2000, Valdovinos *et al.* 2003).

Entre los grupos latitudinales del hemisferio norte, destaca por su riqueza el grupo latitudinal O (19-7° N) con 646 especies, el grupo latitudinal N (27-20° N) con 585 especies y el grupo P (6° N-1° S) con 536 especies. Estos grupos latitudinales forman parte de las regiones cálido-templadas del Pacífico americano y corresponden al reino biogeográfico Pacífico oriental tropical (Spalding *et al.* 2007, Briggs y Bowen 2012), reconocido por su diversidad y riqueza de especies alta, particularmente de especies de moluscos (Roy *et al.* 1998, Roy *et al.* 2009). La región se caracteriza por su transición entre los reinos Pacífico norte templado y América del sur templada y las ecorregiones Magdalena y Guayaquil (Spalding *et al.* 2007), así como las provincias Panámica y Cortez

(Briggs y Bowen 2012). Oceanográficamente tiene la influencia de las corrientes de California (CC), corriente Costera del Suroeste de México (CCW), corriente Costera de Costa Rica (CCCR), corriente Norte ecuatorial (NEC), contracorriente Norte ecuatorial (NECC), corriente Sur ecuatorial (SEC) y corriente de Humbolt (HC). Localmente se presentan características oceanográficas importantes: la surgencia de Cabo Corrientes (SCC), la Alberca de Agua Cálida Mexicana (AACM), la surgencia del golfo de Tehuantepec, el tazón de Tehuantepec y el domo de Costa Rica. La región también tiene gran influencia del evento de El Niño-Oscilación Sur (ENSO) (Wang y Enfield 2001, Kessler 2006, Fiedler y Talley 2006, Lavín *et al.* 2006, Pantoja *et al.* 2012), esto favorece la biodiversidad alta, la conectividad y dispersión de las larvas de invertebrados, que por medio de las corrientes y los procesos oceanográficos que suceden en el Pacífico tropical, a pesar de la distancia, pueden ser transportadas desde el Indo-Pacífico al Pacífico Oriental y al Pacífico mexicano (Emerson 1978, Scheltema 1986, Glynn y Ault 2000, López-Pérez *et al.* 2015). Adicionalmente, estos grupos latitudinales se corresponden con los sitios en los que se han registrado la presencia de ecosistemas de coral, reconocidos como sitios de alta diversidad. Todas estas condiciones que se presentan en el hemisferio norte de temperatura templado-cálido, transición biogeográfica y características oceanográficas de surgencias y evento ENSO, hacen de esta región una de las de mayor riqueza de especies (Roy *et al.* 1998, Roy *et al.* 2009).

Las latitudes del hemisferio sur 4°S, 5°S, 6°S, 19°S, 33°S, 52°S a 55°S, quedaron aisladas, es decir no se unieron por su similitud en la composición de especies a otras latitudes adyacentes, y por lo tanto, no formaron grupos, debido a que su similitud en la composición de especies entre ellas y con las latitudes adyacentes es menor al 70%. Esto podría ser posible debido a sus características ambientales y oceanográficas, que permiten

una fauna malacológica propia. Aproximadamente a 3°S, se ubica la frontera Ecuador-Perú. En la costa peruana el ENSO implica cambios en la circulación de las masas de agua, temperatura, salinidad, oxígeno y nutrientes. De tal forma que se propuso una zona de transición entre 3°S y 7°S, considerando, el desplazamiento o las distribuciones atípicas por migraciones que experimentan algunas especies durante el ENSO (Paredes *et al.* 1998). En ausencia de ENSO, la fría corriente de Perú o de Humboldt, que viene desde Chile y se desvía ~5°S, caracterizan a la costa peruana. De los 19°S a los 33°S, corresponden al norte y centro de Chile. En la parte continental, es una zona de transición entre el desierto árido de Atacama y la fértil zona del centro de Chile. En la parte oceánica, las corrientes marinas transportan masas de agua con distintas características fisicoquímicas, esto crea puntos de confluencia que producen convergencias oceánicas. Entre ellas, se presentan zonas oceánicas con características particulares de temperatura, salinidad y contenido de oxígeno. De 52°S a 55°S, se localizan los fiordos y canales del sur de Chile, un sistema dominado por aguas subantárticas. La temperatura del agua de este sistema fluctúa entre los 8°C y 12°C (Fariña *et al.* 2006). Por lo anterior, su posición geográfica les permite a estas latitudes características ambientales y oceanográficas propias, para albergar una fauna de moluscos diferente a las latitudes adyacentes del Pacífico americano sur.

La riqueza de especies registrada a lo largo del Pacífico americano es congruente con el “gradiente latitudinal de riqueza de especies” que se observa con un incremento en la diversidad biológica desde los polos hacia el ecuador (Gaston 1996, Hawkins 2001). Este patrón es claro en el hemisferio norte, donde la riqueza de especies de bivalvos tiene un incremento desde el polo a los 60°N hacia a zona tropical entre los 5°N (Figura 2). En cambio, en el hemisferio sur, a partir de 1°S, la riqueza disminuye bruscamente y se observan fluctuaciones desde los 17°S a los 46°S. A los 43°S un incremento en la riqueza

de especies coincide con la amplitud de la plataforma continental. Este patrón de relación entre la latitud y la riqueza se ha observado en gasterópodos y bivalvos (Roy *et al.* 1998, Roy *et al.* 2000, Fortes y Absalão 2004, Roy *et al.* 2009,). Se han propuesto varias teorías e hipótesis para explicar esta tendencia, sin embargo, los procesos ecológicos, evolutivos y biológicos que se relacionan con este gradiente no son claros. Se argumenta que la tendencia está relacionada con las interacciones de las especies, así como con factores bióticos, abióticos e históricos (Roy *et al.* 1998, Roy *et al.* 2000, Roy *et al.* 2009, Fenberg *et al.* 2015).

La división biogeográfica del Pacífico americano se ha hecho principalmente en función de la tasa de endemismo del 10%. Bajo este criterio, tradicionalmente se han utilizado regiones zoogeográficas y provincias para la delimitación de regiones (Briggs y Bowen 2012). En cambio, la clasificación mas reciente de Spalding *et al.* (2007) en función de la categoría biogeográfica, incluye criterios bióticos y abióticos como: coherencia taxonómica y evolutiva, composición de especies, endemismos, características geomorfológicas, topográficas, hidrográficas, geoquímicas y oceanográficas, propone la inclusión de reinos, provincias y ecorregiones biogeográficas. Esta última categoría, considera áreas pequeñas para la conservación y es de utilidad práctica. Estas propuestas se compararon visualmente con los grupos latitudinales diferenciados en las coordenadas principales para ambos hemisferios en función de la composición de especies.

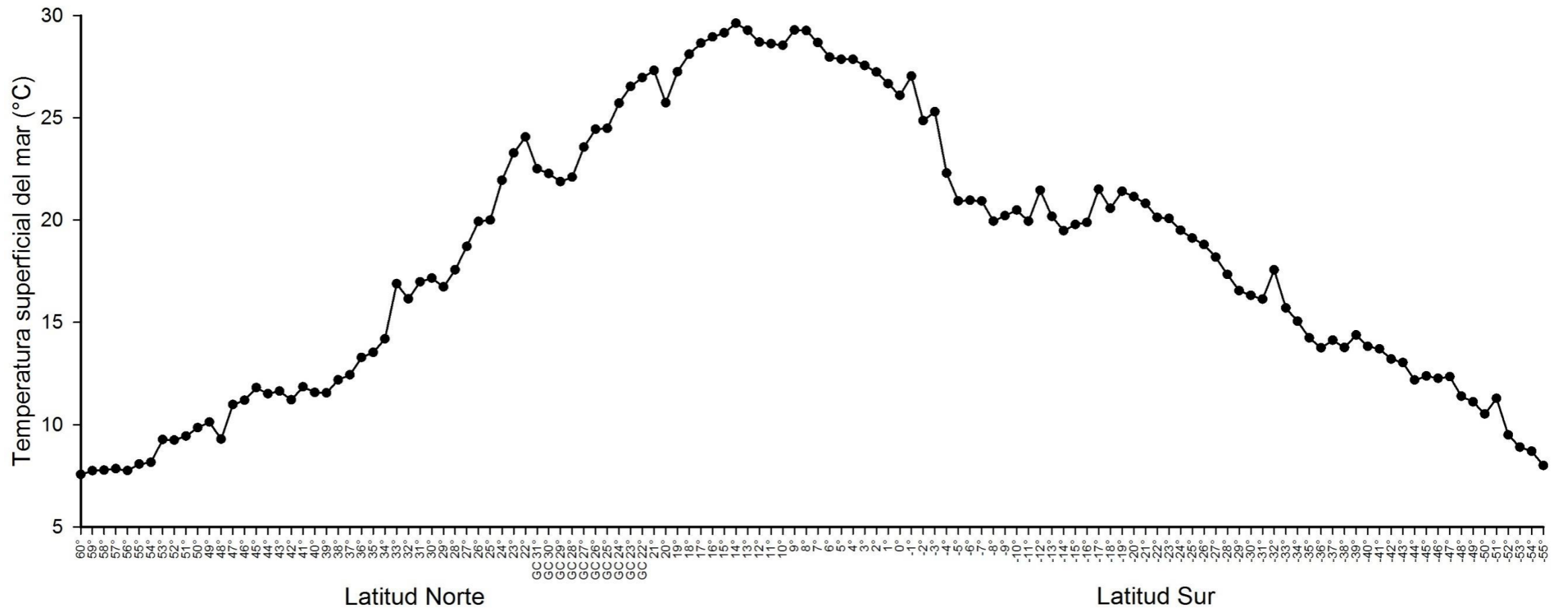


Figura III.8 Promedio de la temperatura superficial del mar (TSM) en las latitudes del Pacífico americano. GC: golfo de California

De acuerdo con Spalding *et al.* (2007), en el hemisferio norte, los grupos de A a F de la coordenada principal uno, coinciden con regiones frías templadas y se incluyen en las ecorregiones Golfo de Alaska, fiordos del Pacífico norteamericano, Oregon-Washington-Vancouver y parte del norte de California (hasta $\sim 34^{\circ}\text{N}$). Así mismo, los grupos de G a P, incluyen a las ecorregiones norte de California (hasta $\sim 34^{\circ}\text{N}$), sur de California, Transición Magdalena, Cortez, Pacífico tropical mexicano, Chiapas-Nicaragua, Nicoya y Golfo de Panamá (Figura III.7). En la coordenada principal dos, los grupos A a C, comprenden las ecorregiones de Golfo de Alaska, fiordos del Pacífico norteamericano y la parte norte de Oregon-Washington-Vancouver (hasta $\sim 40^{\circ}\text{N}$). Los grupos de D a I, pertenecen a las ecorregiones Oregon-Washington-Vancouver, norte de California y sur de California. Los últimos grupos latitudinales de esta coordenada J a P se corresponden con las ecorregiones Transición Magdalena, Cortez, Pacífico tropical mexicano, Chiapas-Nicaragua y golfo de Panamá (Figura III.7). En la coordenada principal tres, los grupos A y B, comprenden biogeográficamente las ecorregiones del Golfo de Alaska y parte de fiordos del Pacífico norteamericano (hasta $\sim 50^{\circ}\text{N}$). Los grupos de C a F se incluyen en la ecorregión de los fiordos del Pacífico norteamericano, Oregon-Washington-Vancouver y norte de California (hasta $\sim 42^{\circ}\text{N}$). Los grupos G a K, corresponden a la parte sur de la ecorregión norte de California (desde los 36°N), sur de California y Transición Magdalena. Los grupos de L a P, se ubican en las ecorregiones de Cortez (que corresponde al Golfo de California), Pacífico tropical mexicano, Chiapas-Nicaragua, Nicoya y Golfo de Panamá (Figura III.7).

En el hemisferio sur, los grupos Q a Y de la coordenada principal uno, coinciden en parte con la provincia biogeográfica Pacífico oriental tropical y Pacífico sureste cálido templado y sus ecorregiones Guayaquil y Perú central, Humboldt, Chile central y Araucaria. De los grupos Z a B', y de los 52°S a 55°S , se agrupa a la provincia Magallánica

y las ecorregiones Chiloense y canales y fiordos del sur de Chile (Figura III.7). En la coordenada principal dos, los grupos Q a W, coinciden con las ecorregiones Guayaquil, Perú central, Humboldt y la parte norte de Chile central (hasta $\sim 33^{\circ}\text{S}$). Los grupos X a B, y las latitudes 33°S , 52°S a 54°S , contiene a las ecorregiones biogeográficas de Chile central (desde $\sim 24^{\circ}\text{S}$), Araucania, Chiloense y parte norte de canales y fiordos del sur de Chile (hasta $\sim 47^{\circ}\text{S}$). En los grupos Q ($2-3^{\circ}\text{S}$), 4°S a 6°S y T ($15-18^{\circ}\text{S}$) de la coordenada principal tres, se agrupa a las ecorregiones Guayaquil, Perú central y parte de Humboldt (hasta $\sim 23^{\circ}\text{S}$). Los grupos 19°S , U ($20-21^{\circ}\text{S}$), 33°S a B' ($46-51^{\circ}\text{S}$), coinciden con una parte de la ecorregión Humboldt (inicia $\sim 13^{\circ}\text{S}$), Chile central, Araucania, Chiloense y canales y fiordos del sur de Chile (desde $\sim 47^{\circ}\text{S}$). Las latitudes de 52°S a 54°S , pertenecen biogeográficamente a la mayor parte de la ecorregión canales y fiordos del sur de Chile (Figura III.7). En la coordenada principal cuatro, los grupos Q ($2-3^{\circ}\text{S}$), 4°S , 5°S , 6°S y S ($13-14^{\circ}\text{S}$) incluyen a la ecorregión Guayaquil, Perú central y norte de Humboldt (hasta a $\sim 23^{\circ}\text{S}$). Los grupos desde T ($15^{\circ}-18^{\circ}\text{S}$), 19° , U ($20-21^{\circ}\text{S}$), 33° y Y ($36-38^{\circ}\text{S}$) pertenecen a las ecorregiones biogeográficas Humboldt (desde $\sim 13^{\circ}\text{S}$), Chile central y Araucania de la provincia Pacífico sureste cálido templado. Hacia el sur, los grupos Z ($41-43^{\circ}\text{S}$) a B' ($46^{\circ}-51^{\circ}\text{S}$), 52°S y 54°S quedan incluidos en la mayor parte de la provincia Magallánica de la ecorregión Chiloense y canales y fiordos del sur de Chile. Las latitudes 53°S y 55°S corresponden a la provincia biogeográfica Magallánica, donde se encuentra la ecorregión canales y fiordos del sur de Chile (Figura III.7).

De acuerdo con Briggs y Bowen (2012), en el hemisferio norte en la coordenada principal uno, los grupos de A a F se incluyen a las provincias Aleutiana y Oregon. Los grupos de G a P coinciden con las provincias California, Cortez y parte de la provincia Panámica (hasta $\sim 6^{\circ}\text{N}$) (Figura III.7). En la coordenada principal dos, los grupos A a C,

comprenden a la provincia Aleutiana. Los grupos de D a I, pertenecen a las provincias Oregon y la mayor parte de la provincia California (hasta $\sim 24^{\circ}\text{N}$). Los últimos grupos latitudinales de esta coordenada J a P se corresponden con las provincias California, Panámica y Cortez (Figura III.7). En la coordenada principal tres, los grupos A y B, comprenden parte de la provincia Aleutiana (hasta $\sim 50^{\circ}\text{N}$). Los grupos de C a F se incluyen en el sur de la provincia Aleutiana (de 60°N a 48°N) y de Oregon. Los grupos G a K, corresponden a las provincias California y la parte norte de la Panámica (sur de Baja California sur). De los grupos L a P, se ubican en las provincias Cortez y parte de la Panámica (hasta $\sim 6^{\circ}\text{S}$) (Figura III.7).

En el hemisferio sur, los grupos Q a Y de la coordenada principal uno, coinciden con la mayor parte de las provincias Panámica (desde $\sim 19^{\circ}\text{N}$) y Perú-Chile (hasta $\sim 47^{\circ}\text{S}$). De los grupos Z a B', y de los 52°S a 55°S , al sur de la provincia Perú-Chile (hasta $\sim 47^{\circ}\text{S}$) y Sur de Chile (Figura III.7). En la coordenada principal dos, los grupos Q a W, coinciden con parte de la provincia Panámica (desde $\sim 19^{\circ}\text{N}$) y Perú-Chile (hasta $\sim 47^{\circ}\text{S}$). Los grupos X a B, y las latitudes 33°S , 52°S a 54°S , incluye a Perú-Chile (desde $\sim 7^{\circ}\text{S}$) y sur de Chile (Figura III.7). En los grupos Q ($2-3^{\circ}\text{S}$), 4°S a 6°S y T ($15-18^{\circ}\text{S}$) de la coordenada principal tres, se agrupa a las provincias Panámica y Perú-Chile. Los grupos 19°S , U ($20-21^{\circ}\text{S}$), 33°S a B' ($46-51^{\circ}\text{S}$), coinciden con las provincias de Perú-Chile y sur de Chile (inicia $\sim 47^{\circ}\text{S}$). Las latitudes de 52°S a 54°S , pertenecen al sur de Chile (Figura III.7). En la coordenada principal cuatro, los grupos Q ($2-3^{\circ}\text{S}$), 4°S , 5°S , 6°S y S ($13-14^{\circ}\text{S}$), se acomodan en la mayor parte de la provincia Panámica (desde $\sim 19^{\circ}\text{N}$) y Perú-Chile (hasta a $\sim 47^{\circ}\text{S}$). Los grupos T ($15^{\circ}-18^{\circ}\text{S}$), 19°S , U ($20-21^{\circ}\text{S}$), 33°S y Y ($36-38^{\circ}\text{S}$) pertenecen a la mayor parte de la provincia Perú-Chile. Hacia el sur los grupos Z ($41-43^{\circ}\text{S}$) a B' ($46^{\circ}-51^{\circ}\text{S}$), 52°S y 54°S comprenden parte de la provincia Perú-Chile y Sur de Chile. Las latitudes 53°S y

55°S corresponden a la provincia biogeográfica sur de Chile.

De acuerdo a lo anterior, se apreció una mayor coincidencia en el hemisferio norte entre las regiones zoogeográficas y las coordenadas principales uno y tres; y a nivel de provincias, en la coordenada principal dos a cuatro (Briggs y Bowen 2012). En relación con las ecorregiones, hubo una mayor correspondencia con las coordenadas uno, dos y cuatro (Spalding *et al.* 2007). Mientras que, en el hemisferio sur, la mayor coincidencia fue en las coordenadas uno y dos. Incluso los criterios de clasificación biogeográfica de Spalding *et al.* (2007) y Briggs y Bowen (2012), no se corresponden entre ellos en su totalidad. En este trabajo, la organización de grupos latitudinales en áreas se realizó en función de la similitud en la composición de especies de grupos latitudinales, por ello es posible que la escasa correspondencia con el hemisferio sur pudiera estar relacionada con la aparente falta de registros y con ello, la baja similitud latitudinal en la composición de especies. De igual forma, es posible que la mayor coincidencia con el hemisferio norte se deba al conocimiento amplio que se tiene de la fauna de bivalvos. Aunque en latitudes altas, solo fue evidente la relación con las regiones zoogeográficas de Briggs y Bowen (2012) y no con los reinos de Spalding *et al.* (2007). También es necesario considerar que en las clasificaciones biogeográficas Spalding *et al.* (2007) y Briggs y Bowen (2012), son más generalistas, es decir, el criterio biogeográfico se aplica a una gran cantidad de grupos de invertebrados.

Se menciona que entre los reinos hay coherencia en los taxa supraespecíficos y que las agrupaciones de especies consisten frecuentemente en grupos estrechamente relacionados (Linse *et al.* 2006, Spalding *et al.* 2007). De igual forma, las afinidades entre faunas son una consecuencia de la combinación de factores climáticos y tróficos, conectividad en función de la distancia, patrones actuales y procesos históricos. De acuerdo

con esto, se observó en el hemisferio norte, entre las especies que se presentaron en la mayor parte de los grupos latitudinales, la subclase predominante fue Heterodonta, seguida por Autobranchia y en una baja proporción las subclases Protobranchia y Septibranchia, que prácticamente estuvo ausente en las latitudes altas de la coordenada principal uno. En cambio, en el hemisferio sur las subclases dominantes fueron Heterodonta y Autobranchia. Las especies de la subclase Protobranchia y Septibranchia, no estuvieron entre las de mayor presencia, solo *Adrana crenifera* (G. B. Sowerby I, 1833) y *C. planetica*, estuvieron presentes en los grupos latitudinales 2-3°S a 13-14°S. En la subclase Autobranchia, los órdenes Arcida, Mytilida y Pectinida; las superfamilias Limopsoidea, Mytiloidea y Pectinoidea y familias Philobryidae, Mytilidae y Pectinidae presentes en el hemisferio sur, también lo fueron en el hemisferio norte, aunque en mayor proporción. De igual forma, en la subclase Heterodonta, los órdenes Adapedonta, Carditida, Imparidentia, Myida, Pholadomyida y Venerida; las superfamilias Carditoidea, Chamoidea, Galeommatoidea, Mactroidea, Myoidea, Pandoroidea, Pholadoidea, Solenoidea, Tellinoidea y Thracioidea y las familias Carditidae, Chamidae, Corbulidae, Donacidae, Lasaeidae, Lyonsiidae, Mactridae, Periplomatidae, Pharidae, Pholadidae y Semelidae presentes en el hemisferio sur, se presentaron también en el hemisferio norte, en proporciones mayores. Una característica común entre estas categorías taxonómicas mayores es su estrecha relación filogenética, que mantiene en la mayor parte de los grupos latitudinales de ambos hemisferios, así como también en los taxones menores. Las especies más frecuentes en el hemisferio norte fueron *K. suborbicularis*, *H. arctica*, *C. californica* y *C. decusata* y en el hemisferio sur fueron *P. stearnsii*, *S. rupium*, *S. californica* y *H. arctica*. Si bien las especies de mayor presencia en cada grupo latitudinal son diferentes, es posible que esto sea debido a las características propias de las especies, como su capacidad de dispersión y

tolerancia térmica (Fenberg et al. 2015). Por ejemplo, la especie *K. suborbicularis* es vivípara, cuando se libera sin concha tiene una longitud de 0.064-0.08 mm y como larva planctónica tardía, su concha mide 0.30-0.37 mm de longitud, y presenta un velo grande y llamativo. Esto le permite una vida de varios meses en el plancton, y facilita su amplia dispersión (Lebour 1938, Shiaparelli et al. 2001). En el medio marino, pueden influir en su patrón de distribución y su estructura biogeográfica, algunas variables ambientales como la TSM, concentración de nutrientes (silicatos, fosfatos y nitratos) y el índice de cambio estacional de upwelling/downwelling (Roy et al. 2009, Fenberg et al. 2015).

Comprender los factores que ayudan a establecer los límites de distribución geográfica de las especies es importante en ecología, evolución y biología de la conservación. Por ello, se recomienda considerar variables bióticas y abióticas a fin de desvelar la distribución biogeográfica de las especies (Roy et al. 2009, Fenberg et al. 2015). Por ejemplo, las variables relacionadas con las surgencias (concentración de nutrientes, temperatura superficial del mar, índice de cambio de upwelling/downwelling), son importantes para explicar la estructura biogeográfica de invertebrados con dispersión medio-bajo, es decir de especies lecitotróficas, debido a que estas variables tienen variación geográfica local. Así mismo, otras variables como la salinidad y la precipitación estacional son de mayor utilidad para explicar la distribución geográfica de especies planctotróficas, es decir que tienen alta dispersión larvaria (Roy et al. 2009, Fenberg et al. 2015).

Si los patrones de riqueza actuales son controlados a escalas de tiempo geológico, es posible que se requiera poner atención en los procesos de cambios a nivel global como el ENSO, la acidificación del océano y la variación en el nivel de los océanos. Esto podría ayudar a comprender mejor la distribución de la riqueza de especies, incluyendo la pérdida de algunas y la invasión biológica de otras.

CONCLUSION GENERAL:

La información sobre los patrones de riqueza y diversidad taxonómica generada en este trabajo aporta elementos para considerar en la protección y conservación de los ecosistemas de arrecifes de coral y pone de manifiesto la necesidad de continuar con las acciones de manejo en las áreas de protección ubicadas a lo largo del Pacífico tropical mexicano, así como establecer nuevas áreas de conservación. Todo ello, a fin de propiciar el mantenimiento de los bienes y servicios que los arrecifes de coral ofrecen, para el bienestar social y el desarrollo económico de las sociedades relacionadas.

Por su naturaleza homogénea e inestable, se les da poca importancia al sustrato arenoso, que rodea la estructura coralina. No obstante, este ofrece intersticios para que la micro y macro malacofauna se asiente o entierre temporal o de forma permanente. Esto contribuye a que la abundancia y riqueza de especies de este sustrato, esté muy cercana a la de los sustratos duros, tanto rocosos como coralinos. Por esta razón, es importante considerar a los ambientes y hábitats marinos adyacentes y en la cercanía al arrecife de coral, e incluirlos en las acciones de conservación y manejo, como parte del ecosistema de coralino, debido a que estos, también se encuentran bajo presión antrópica.

Los gasterópodos presentan tal diversidad de formas de vida, que se encuentran en hábitats y ambientes muy variados. Por esta razón, los inventarios biológicos de estos moluscos, dirigidos a un solo tipo de sustrato, hábitat o ambiente, son en su mayoría incompletos. Para cambiar esta situación, es recomendable que, en el futuro, los inventarios de gasterópodos se contemple todos los sustratos, hábitats y ambientes presentes en el sitio de recolecta.

Esta investigación aporta uno de los primeros estudios de análisis multiescala de la variación de gasterópodos asociados a coral del PTM, que podría ayudar a despejar algunas interrogantes que surgen al momento de proponer acciones de conservación y manejo: ¿a que escala espacial se deben aplicar estas acciones, a fin de que sean más eficientes? De acuerdo con los modelos geográfico y oceanográfico, la mayor variación de gasterópodos se presentó a escala pequeña (cuadrante) y local (sitios). Cuando estos sitios se ubicaron en zonas de surgencias, las variables ambientales oceanográficas como la productividad primaria y la concentración de fosfatos contribuyeron a su variación. En caso contrario, la variación de gasterópodos se debe a la cobertura de taxones sésiles y la proporción de sustratos. En cambio, la menor variación en ambos modelos fue a mediana escala, esto es, en posición geográfica y característica oceanográfica. De acuerdo con esto, la sugerencia es dirigir las acciones de protección y conservación a escala espacial pequeña y continuar la aplicación de medidas adecuadas a la conservación a escala local o regional, de manera que sea un continuo. Esto es, no olvidar la interacción entre las diferentes escalas, en el sentido de lo que sucede a pequeña escala puede afectar o generar mecanismos que actúen a escala mayor.

De manera general, la mayor abundancia y riqueza de especies asociadas a ecosistemas de coral se estimaron en islas Marietas Nayarit, Guerrero y Oaxaca. Los sitios de Nayarit y Oaxaca se ubican en zonas de surgencias, constituyen límites biogeográficos y por su riqueza y diversidad biológica, son o forman parte de áreas naturales protegidas. Los sitios de Guerrero no están incluidos en áreas de protección. Sin embargo, estos resultados abren la oportunidad de realizar más estudios de biodiversidad y considerar a los sitios de Guerrero y en un programa de manejo. Esto podría ampliarse a otros sitios de ecosistemas de coral del PTM, como Michoacán que al igual que Guerrero, actualmente no cuenta con

programas de protección. Esto permitiría establecer una red de áreas naturales protegidas del Pacífico tropical mexicano.

Coincidiendo con la mayor abundancia de bivalvos de coral en el PTM, la mayor riqueza de bivalvos del Pacífico americano se presentó en la latitud 19°N. En general, el hemisferio norte tiene una mayor riqueza de especies (90% del total), así como una alta similitud latitudinal en la composición de especies. Esto es producto de la distribución continental irregular, la heterogeneidad y con ello, la cantidad de hábitats y ambientes disponibles. Esto ocasiona que las propuestas biogeográficas sean más afines con áreas amplias como a nivel de región zoogeográfica y provincia biogeográfica. En cambio, en el hemisferio sur, la riqueza de especies es del 55% del total y la composición de especies entre algunas latitudes contiguas, puede ser completamente distinta. Esto contribuye a que la coincidencia con los criterios biogeográficos sea principalmente a nivel de pequeñas áreas o de ecorregión propuestas con fines de conservación. Con todo esto, el hemisferio sur despierta un interés mayor, tanto en el aspecto de su biodiversidad como biogeográfico.

LITERATURA CITADA

- Aldea C, Olabarria C, Troncoso JS (2009) Spatial patterns of benthic diversity in molluscs from West Antarctica. *Antarctic Science* 21(4): 341–353. doi:10.1017/S0954102009002016.
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth, UK. 214p.
- Andrew S, Brierley AS, Kingsford MJ (2009) Impacts of Climate Change Review on Marine Organisms and Ecosystems. *Current Biology* 19, R602–R614, DOI 10.1016/j.cub.2009.05.046
- Astorga A (1994) El Mesozoico del sur de América Central: consecuencias para el origen y evolución de la Placa Caribe. *Profil*, 7:171-233.
- Baker AC (2003) Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: Diversity, Ecology, and Biogeography of Symbiodinium. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34:661-89 doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132417.
- Barrientos-Luján NA (2009) Estructura de la comunidad y diversidad de moluscos asociados al arrecife de coral en el corredor costero Puerto Escondido-Bahías de Huatulco, Oaxaca, durante 1994-1995. Tesis de Maestría. Universidad del Mar. 98 p.
- Barton ED, Lavín MF, Trasviña A (2009) Coastal circulation and hydrography in the Gulf of Tehuantepec, Mexico, during winter. *Continental Shelf Research*, 29: 485-500.
- Benkendorfer G, Soares-Gomes A (2009) Biogeography and biodiversity of gastropod molluscs from the eastern Brazilian continental shelf and slope. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 37: 143-159.
- Bernard F, Mckinnell SM, Jamieson GS (1991) Distribution and Zoogeography of the Bivalvia of the Eastern Pacific Ocean. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 112: 60 pp.
- Bernard FR (1983) Catalogue of the living Bivalvia of the eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61:102 p.
- Bischof B, Mariano AJ, Ryan EH (2004) The North Equatorial Counter Current. *Ocean Surface Currents*. <http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/north-equatorial-cc.html>.
- Bouchet P, Rocroi JP (2005) Classification and Nomenclator of Gastropod Families. *International Journal of Malacology*. Vol. 47(1-2): 410 pp.

- Bouchet P, Lozouet P, Maestrati P, Heros V (2002) Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 421-436.
- Bouchon-Navaro Y, Bouchon C, Max L, Legendre P (2005) Biogeographic patterns of coastal fish assemblages in the West Indies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315: 31-47.
- Briggs JC, Bowen BW (2012) Marine biogeographic provinces: a realignment with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography*, 39, 12–30.
- Briggs JC (1974) *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, New York.
- Brown JH, Lomolino MV (1998) *Biogeography*. 2nd Ed. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. Publishers. ISBN 0-87893-073-6.
- Calderón-Aguilera LE, Reyes-Bonilla H, Carriquiry JD (2007) El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el océano: estudios en el Pacífico mexicano. In: *Carbono en ecosistemas acuáticos de México* (B Hernández-de la Torre, G Gaxiola-Castro, eds.), pp. 215-226. INE-SEMARNAT-CICESE. México
- Campos B, Díaz P (2007) Distribución y abundancia de larvas de moluscos gasterópodos y bivalvos en fiordos y canales del sur de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 30: 1-24.
- Cantera JR, Contreras RR (1988) Bivalvos perforadores de corales escleractinarios en la Isla de Gorgona, Pacífico Colombiano. *Revista Biología Tropical* 36:151–158.
- Capetillo-Piñar N, Villalejo-Fuerte MT, Tripp-Quezada A (2015) Distinción taxonómica de los moluscos de fondos blandos del Golfo de Batabanó, Cuba. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43: 856-872. DOI: 10.3856/vol43-issue5-fulltext-6.
- Carpizo-Ituarte E, Vizcaíno-Ochoa V, Chi-Barragán G, Tapia-Vázquez O, Cupul-Magaña AL, Medina-Rosas P (2011) Evidence of sexual reproduction in the hermatypic corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea* in Banderas Bay, Mexican Pacific. Evidencia de reproducción sexual en los corales hermatípicos *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis* y *Pavona gigantea* en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano. *Ciencias Marinas*, 37: 97–112.
- Castillo-Rodríguez ZG (2014) Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Biodiversity of marine mollusks in Mexico*. *Revista Mexicana de Biodiversidad Supl.* 85: S419-S430. DOI: 10.7550/rmb.33003.
- Ceh J, Vankeulen M, Bourne DG (2011) Coral-associated bacterial communities on, Ningaloo Reef, Western Australia. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*, 75: 134-144.

- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK and Shen TJ. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8: 148–159.
- Chao A (1984) Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11: 265-270.
- Chao A (1987) Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43: 783-791.
- Chapman MG, Underwood AJ (2008) Scales of variation of gastropod densities over multiple spatial scales: comparison of common and rare species. *Marine Ecology Progress Series*, 354: 147-160.
- Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 192 pp.
- Clarke KR, Warwick RM (2001) *Change in marine Communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd Edition. Primer-E: Plymouth 86 pp.
- Clarke KR, Warwick RM (1999) The taxonomic distinctness measure of biodiversity: Weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress*, 184: 21-29.
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117–143.
- Coan EV, Valentich-Scott P (2012) *Bivalve seashells of tropical west America. Marine Bivalve Mollusks from Baja California to Northern Perú*. Santa Barbara Museum of Natural History, 1258 pp.
- Coan EV, Valentich-Scott P, Bernard FR (2000) *Bivalve Seashells of Western North America Marine Bivalve Mollusks from Arctic Alaska to Baja California*. Santa Barbara Museum of Natural History, Monographs Number 2. *Studies in Biodiversity Number 2*.
- Coates AG, Obando JA (1996) The geological evolution of the Central American isthmus. In: *Evolution and environment in tropical America* (JBC Jackson, AF Budd, AG Coates, eds.). p. 21-56. University of Chicago, Chicago, Illinois, USA.
- Coates AG, Jackson JBC, Collins LS, Cronin TM, Dowsett HJ, Bybell LM, Jung P, Obando JA (1992) Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore 179 marine record in Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin*, 104:814-828.
- Colwell R (2009) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2 <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.

- Cruz-Motta JJ (2007) Análisis espacial de las comunidades tropicales intermareales asociadas a los litorales rocosos de Venezuela. *Ciencias Marinas*, 33: 133-148.
- CONANP (2003) Programa de conservación y manejo del Parque Nacional Huatulco. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México. 209 pp.
- CONANP (2005) Programa de conservación y manejo del Parque Nacional Isla Isabel. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México. 164 pp.
- CONANP (2007) Programa de conservación y manejo del Parque Nacional Islas Marietas. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México. 129 pp.
- CONANP (2008) Programa de conservación y manejo del Santuario Islas de la Bahía de Chamela. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México. 149 pp.
- Dayton PK (1994) Community landscape: scale and stability in hard bottom marine communities. In: *Aquatic ecology. Scale, pattern and progress* (PS Giller, AG Hildrew, DG Raffaelli, eds) pp 232-289. Blackwell, Oxford.
- Denadai MR, Zacagnini-Amaral AC, Turra A (2005) Structure of molluscan assemblages in sheltered intertidal unconsolidated environments. *Brazilian archives of Biology and technology*, 48: 825-839.
- Díaz JM, Escobar JM, Velázquez LE (1990) Reef associated molluscan fauna of the Santa Marta caribbean coast of Colombia. *Anales Instituto Investigaciones Marinas Punta Betin*, 19-20: 173-196.
- Eckman JE (1983) Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnology and oceanography* 28:241-257.
- Edgar GJ, Banks S, Fariña JM, Calvopiña M, Martínez C (2004) Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos archipelago. *Journal of Biogeography*, 31: 1107-1124.
- Emerson WK (1978) Mollusks with Indo-Pacific affinities in the eastern Pacific Ocean. *Nautilus* 92: 91-96
- Esqueda-González MC, Ríos-Jara E, Galván-Villa CM, Rodríguez-Zaragoza FA (2014) Species composition, richness, and distribution of marine bivalve mollusks in Bahía de Mazatlán, México. *ZooKeys*, 399: 49-69. doi: 10.3897/zookeys.399.6526.
- Fariña JM, Ossa PG, Castilla JC (2006) Ecosistemas marinos. In: CONAMA, editor. *Biodiversidad de Chile: Patrimonio y desafíos*. Comisión Nacional del Medio Ambiente, Chile. Imprenta Salesianos SA, Santiago, Chile. p 96-105.

- Fenberg PB, Menge BA, Raimondi PT and Rivadeneira MR (2015) Biogeographic structure of the northeastern Pacific rocky intertidal: the role of upwelling and dispersal to drive patterns. *Ecography* 38: 83–95. doi: 10.1111/ecog.00880
- Fiedler PC, Talley LC (2006) Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69: 143-180.
- Flessa KW, Jablonski D (1995) Biogeography of recent marine bivalve molluscs and its implications for paleobiogeography and the geography of extinction: A progress report. *Historical Biology*, 10: 25-47.
- Fontalvo-Palacio E, Gracia A, Duque G (2010) Moluscos bentónicos de la Guajira (10 y 50 m de profundidad), Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 39: 397-416.
- Fortes RR, Absalão RS (2004) The applicability of Rapoport's rule to the marine molluscs of the Americas. *Journal of Biogeography* 31, 1909–1916.
- Fouquet A (2002) Diferencias regionales en México: una herencia geográfica y política. In: *Sociedad y desarrollo en México* (N Guzmán, comp.), pp. 385-402. Castillo. México.
- Freeland HJ (2006) What Proportion of the North Pacific Current Finds its Way into the Gulf of Alaska? *Atmosphere-Ocean*, 44:4, 321-330, DOI: 10.3137/ao.440401
- Gamboa-Contreras JA, Tapia-García M (1998) Invertebrados bentónicos de la plataforma continental interna. In: *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos* (M Tapia-García, ed), pp. 103-128. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.
- García D (2006) El concepto de escala y su importancia en el análisis espacial. *Ecosistemas*, 15:7-18.
- Gaston K (1996) Biodiversity-latitude gradients. *Progress in Physical Geography*, 20: 466-476.
- Glynn PW, Ault JS (2000) A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*, 19: 1-23.
- Glynn PW, Maté JL, Baker AC, Calderón MO (2001) Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997–1998 El Niño–Southern Oscillation event: spatial/temporal Patterns and comparisons with the 1982–1983 event.
- Godínez VM, Beier E, Lavín MF, Kurczyn JA (2010) Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations, *Journal of Geophysical Research*, 115, C04007.

- Gómez-Valdivia F, Parés-Sierra A, Flores-Morales AL (2015) The Mexican Coastal Current: A subsurface seasonal bridge that connects the tropical and subtropical Northeastern Pacific. *Continental Shelf Research*, 110: 100–107.
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379–391.
- Gower J (1966) Some Distance Properties of Latent Root and Vector Methods Used in Multivariate Analysis. *Biometrika* 53:325 DOI: 10.1093/biomet/53.3-4.325.
- Guzmán HM (1988) Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 36: 191-207.
- Hair JF, Anderson RE, Tatham RL, Black WC (1999) *Análisis multivariante*. Quinta Edición. Prentice Hall Iberia, Madrid. 832 pp.
- Hawkins B (2001) Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology y Evolution*, 16:470.
- Harrison MA, Smith SDA (2012) Cross-shelf variation in the structure of molluscan assemblages on shallow, rocky reefs in subtropical, eastern Australia. *Marine Biodiversity*, 42: 203–216.
- Heltsh J, Forrester NE (1983) Estimating species richness using the Jackknife procedure. *Biometrics*, 39:1-11.
- Hermosillo A, Beherens DW, Ríos-Jara E (2006) *Opistobranquios de México. Guía de babosas marinas del Pacífico, Golfo de California y las islas oceánicas*. CONABIO. México.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gómez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatzitolos ME (2007) Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, Volumen 318, pp. 1737-1742.
- Holguín-Quñones OE, González-Pedraza AC (1989) *Moluscos de la franja costera del Estado de Oaxaca, México*. Atlas CICIMAR No. 7. CICIMAR-IPN, La Paz, B. C. S., México.
- Holguín-Quñones OE, González-Pedraza AC (1994) *Moluscos de la franja costera de Michoacán, Colima y Jalisco, México*. Instituto Politecnico Nacional, México.
- Horta-Puga G, Carriquiry JD (2008) Growth of the hermatypic coral *Montastraea cavernosa* in the Veracruz Reef System. *Crecimiento del coral hermatípico Montastraea cavernosa en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. *Ciencias Marinas*, 34(1): 107–112.
- Jablonski D, Valentine JW (1990) From regional to total geographic ranges: testing relationship in recent bivalves. *Paleobiology* 16, 126–142.

- Johnson DE (2000) Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thompson Editores, S.A. de C.V. México. 566 pp.
- Keen AM (1971) Sea shells of tropical west America: marine mollusk from Baja California to Peru. Stanford University Press, Stanford, California. 1064p.
- Keen AM, Coan EV (1974) Marine molluscan genera of western North America. Stanford University Press, Stanford, California. 208pp.
- Kelaker BP, Chapman MG, Underwood AJ (2001) Spatial patterns of diverse macrofaunal assemblages in coralline turf and their associations with environmental variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81: 917-930.
- Kempf SC (1981) Long-Lived Larvae of the Gastropod *Aplysia juliana*: Do They Disperse and Metamorphose or Just Slowly Fade Away? *Marine Ecology Progress Series*, 6: 61-65.
- Kessler WS (2006) The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress Oceanography*, 69: 181-217.
- Kraufvelin P, Perus J, Bonsdorff E (2011) Scale-dependent distribution of soft-bottom infauna and possible structuring forces in low diversity systems. *Marine Ecology Progress Series*, 426: 13-28.
- Lancellotti DA, Vásquez JA (1999) Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the Southeastern Pacific littoral. *Journal of Biogeography*, 26, 1001-1006.
- Landa-Jaime V (2003) Asociación de moluscos bentónicos del sistema lagunar estuarino Agua Dulce/El Ermitaño, Jalisco México. *Ciencias Marinas*, 29:169-184.
- Landa-Jaime V, Michel-Morfín E, Arcinierra-Flores J, Castillo-Vargasmachuca S, Saucedo-Lozano M (2013) Moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco, en el Pacífico central mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 1121-1136.
- Lavín MF, Beier E, Gómez-Valdés J, Godínez VM, García J (2006) On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophysical Research Letters*, 33: L02601.
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical ecology*. 3rd Elsevier Science Publisher.
- Levinton JS (2009) *Marine Biology: Function, Biodiversity, Ecology*. 3rd Ed, Oxford University Press, New York.
- Linse K, Griffiths HJ, Barnes, DKA, Clarke A (2006) Biodiversity and biogeography of Antarctic and sub-Antarctic Mollusca. *Deep-Sea Research II* 53: 985-1008.
- Longhurst A (1998) *Ecological geography of the sea*. Academic Press, San Diego, 398 p.

- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Benítez-Villalobos F, Jiménez-Antonio O (2016) Pocillopora damicornis-associated echinoderm fauna: richness and community structure across the southern Mexican Pacific. *Marine Biodiversity*, DOI: 10.1007/s12526-016-0489-y.
- López-Pérez RA, Calderón-Aguilera LE, Reyes-Bonilla H, Carriquiry JD, Medina-Rosas P, Cupul-Magaña AL, Herrero-Pérez MD, Hernández-Ramírez HA, Ahumada-Sempoal MA, Luna-Salguero BM (2012) Coral communities and reefs from Guerrero, Southern Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 1: 1-10.
- López-Pérez A, Cupul-Magaña AL, Ahumada-Sempoal MA, Medina-Rosas P, Reyes-Bonilla H, Herrero-Pérez MD, Reyes-Hernández C, Lara-Hernández J (2015) The coral communities of the Islas Marias archipelago, Mexico: structure and biogeographic relevance to the Eastern Pacific. *Marine Ecology*, 1–12.
- Magurran AE (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Massachusetts.
- Mancera-Pineda JE, Gavio B, Lasso-Zapata J (2013) Principales amenazas a la biodiversidad marina. Main threats to marine biodiversity. *Actualidades Biológicas* 35 (99): 111-133
- Marincovich L (1973) Intertidal Mollusks of Iquique, Chile. *Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist., Sci. Bull.* 16: 1-49.
- Medellín-Maldonado F, Cabral-Tena RA, López-Pérez A, Calderón-Aguilera LE, Norzagaray-López CO, Chapa-Balcorta C, Zepeta-Vilchis RC (2016) Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México. *Ciencias Marinas*, 42(3): 209–225, [Http://dx.doi.org/10.7773/cm.v42i3.2650](http://dx.doi.org/10.7773/cm.v42i3.2650) C
- Miloslavich P, Cruz-Motta JJ, Klein E, Iken K, Weinberger V, Konar B, Trott T, Pohle G, Bigatti G, Benedetti-Cecchi L, Shirayama Y, Mead A., Palomo G, Ortiz M, Gobin J, Sardi A, Díaz JM, Knowlton A, Wong M, Peralta AC (2013) Large-scale spatial distribution patterns of gastropod assemblages in rocky shores. *PLoS ONE*, 8: e71396.
- Moran L, Severeyn H, Barrios-Garrido H (2014) Moluscos bivalvos perforadores de rocas coralinas submareales de la Alta Guajira, Golfo de Venezuela. *Interciencia*, 39: 2.0378-1844/14/02/136-04.
- Moreno-Alcántara M, Aceves-Medina G, Angulo-Campillo O, Murad-Serrano JP (2014) Holoplanktonic molluscs (Gastropoda: Pterotracheoidea, Thecosomata and Gymnosomata) from the southern Mexican Pacific. *Journal of Molluscan Studies*, 80: 131-138.

- Morrisey DJ, Howit L, Underwood AJ, Stark JS (1992) Spatial variation in soft-sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series*, 81: 197-204.
- Morton JE (1968) *Molluscs*. Hutchinson and Co LTDA London.
- Neves RAF, Echeverria CA, Pessoa LA, Paiva PC, Paranhos R, Valentin JL (2012) Factors influencing spatial patterns of molluscs in a eutrophic tropical bay. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93: 577-589.
- O'Leary JK, Potts DC (2011) Using hierarchical sampling to understand scales of spatial variation in early coral recruitment. *Coral Reefs*, 30: 1013-1023.
- Olabarria C, Chapman MG (2001) Comparison of patterns of spatial variation of microgastropods between two contrasting intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 220: 201-211.
- Olabarria C, Urgorri V, Troncoso JS (1998) An analysis of the community structure of subtidal and intertidal benthic mollusks of the Inlet of Baño (Ría de Ferrol) (northwestern Spain). *American Malacological Bulletin*, 2: 103-120.
- Olson AA (1961) *Mollusks of the Tropical Eastern Pacific*. Paleontological Research Institution, Ithaca, N. Y. 666 pp.
- Paredes C, Cardoso F, Santamaría J, Esplana J, Llaja L (2016) Lista anotada de los bivalvos marinos del Perú/Checklist of the marine bivalves from Peru. *Revista peruana de biología* 23: 127–150. doi: <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v23i2.12397>.
- Paredes C, Tarazona J, Canahuire E, Romero L, Cornejo O, Cardoso F (1998) Presencia de moluscos tropicales de la Provincia Panameña en la costa central del Perú y su relación con los eventos "El Niño". *Revista peruana de biología* 5: 123-128.
- Parker RH (1964) Zoogeography and ecology of some macroinvertebrates, particularly mollusks, in the Gulf of California and the continental slope off Mexico. *Vidensk. Medd. Dan. Nat. Hist. Foren.* 126: 1-178.
- Pierrat B, Saucède T, Brayard A, David B (2013) Comparative biogeography of echinoids, bivalves and gastropods from the Southern Ocean. *Journal of Biogeography* (J. Biogeogr.), 40: 1374–1385.
- Ramesh DA, Jeyabaskaran R, Paul Pandian AL (1996) Gastropods and bivalves associated with reef building corals, Palk Bay, Southeastern India. *Pluket Marine Biological Center Special Publication*, 16:257-260.
- Ramírez-Luna S, De La Cruz-Agüero G, Barrientos-Luján NA (2002) Variación espacio-temporal de Porcellanidae, Majoidea y Xanthoidea asociados a corales del género *Pocillopora* en Bahías de Huatulco, México. In: *Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacífico Este [Contributions to the study of East Pacific Crustaceans]*.

(ME Hendrickx, ed.), pp. 233-254. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

- Reguero M, García-Cubas A (1989) Moluscos de la plataforma continental de Nayarit: Sistemática y Ecología (cuatro campañas oceanográficas). *Anales del instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 16:33-58.
- Rex MA, Crame JA, Stuart CT, Clarke A (2005) Large-scale biogeographic patterns in marine mollusks: a confluence of history and productivity? *Ecology*, 86(9): 2288-2297.
- Reyes-Bonilla H (1993) Biogeografía y ecología de los Corales Hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. In: *Biodiversidad Marina y Costera De México* (SI Salazar-Vallejo, NE González, eds.), pp. 207-222. CONABIO y CIQRO, México.
- Reyes-Bonilla H (2003) Coral reefs of the Pacific coast of México. In: *Latin American Coral Reefs* (J Cortés, ed.), p. 331-350. Elsevier, Amsterdam.
- Reyes-Bonilla H, Calderón-Aguilera LE, Cruz-Piñón G, López-Pérez RA, Medina-Rosas P (2010) Evaluación de la diversidad gama de corales arrecifales (Scleractinia) en el Pacífico de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 113- 121.
- Reyes-Bonilla H, Escobosa-González LE, Cupul-Magaña AL, Medina-Rosas P, Calderón-Aguilera LE (2013) Estructura comunitaria de corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) en el arrecife coralino de Carrizales, Pacífico Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 2: 583-594.
- Reyes-Bonilla H, Álvarez del Castillo-Cárdenas PA, Calderón-Aguilera LE, Erosa-Ricárdez CE, Fernández-Rivera Melo FJ, Frausto TC, Melo TC, Luna-Salguero BM, Moreno-Sánchez XG, Mozqueda-Torres MC, Norzagaray-López CO, Petatán-Ramírez D (2014) Servicios Ambientales de Arrecifes Coralinos: El Caso del Parque Nacional Cabo Pulmo, Baja California Sur. In: *Desarrollo Regional en Baja California Sur: Una perspectiva de los servicios ecosistémicos* (JI Urciaga-García. Ed.) ISBN: 978-607-9147-92-1.
- Reyes-Gómez A (2016) Chitons, the Polyplacophora from the Mexican Pacific. *Suppl. San Diego Shell Club*.
- Reyes-Hernández C, Ahumada-Sempoal MA, Durazo R (2016) The Costa Rica Coastal Current, eddies and wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Southern Mexican Pacific. *Continental Shelf Research*, 114: 1-15.
- Richmond RH (1993) Coral reefs: present problems and future concerns resulting from anthropogenic disturbances. *American Zoologist*, 33: 524-536.

- Ríos-Jara E, López-Urriarte E, Pérez-Peña M, Enciso-Padilla I, Arreola-Robles JL, Hermosillo-González A, Galván-Villa CM (2008) Listados taxonomicos de la biota marina del Parque Nacional Isla Isabel. Universidad de Guadalajara. México 194 pp.
- Ríos-Jara E, Navarro-Caravantes CM, Galván-Villa CM, López-Urriarte E (2009) Bivalves and Gastropods of the Gulf of Tehuantepec, Mexico: A Checklist of Species with Notes on Their Habitat and Local Distribution. *Journal of Marine Biology*, Article ID 176801, 12 pages. doi:10.1155/2009/176801.
- Ríos-Jara E, Pérez-Peña M, López-Urriarte E, Juárez-Carrillo E. 2006. Biodiversidad de moluscos marinos de Jalisco y Colima, con anotaciones sobre su aprovechamiento en la región. In: Recursos Marinos y Acuícolas de la Región de Jalisco, Colima y Michoacán (MC Jiménez-Quiroz, E Espino-Barr y RM Guzmán-Barrera, eds). pp 103-120. Centro Regional de Investigación Pesquera Manzanillo, Instituto Nacional de la Pesca, Colima.
- Ríos-Jara E, Galván-Villa CM, Rodríguez-Zaragoza FA, López-Urriarte E, Muñoz-Fernández VT (2013) The Tourism Carrying Capacity of Underwater Trails in Isabel Island National Park, Mexico. *Environmental Management* 52:335-347.
- Ríos-Jara E (2015) Diversidad de moluscos marinos en el Pacífico mexicano. *CONABIO. Biodiversitas*, 118:12-16.
- Rodríguez-Palacios CA, Michel-Arana LM, Sandoval-Díaz G, Gómez P, Green G (1988) Los moluscos de las Bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca. Distribución, diversidad y abundancia. *Universidad y Ciencia*, 5: 85-94.
- Rodríguez-Villalobos JC, Calderón-Aguilera LE, Rocha-Olivares A (2013) De qué se enferman los corales. *Ciencia y desarrollo* 39: 6-11.
- Román-Contreras R, Cruz-Ábrego FM, Ibáñez-Aguirre AL (1991) Observaciones ecológicas de los moluscos de la zona intermareal rocosa de la Bahía de Chamela, Jalisco, México. *Anales Instituto Biología, Universidad Nacional Autónoma México. Serie Zoología*, 62: 17-32.
- Rosenfeld S, Aldea C, Mansilla A, Marambio J and Ojeda J (2015) Richness, systematics, and distribution of molluscs associated with the macroalga *Gigartina skottsbergii* in the Strait of Magellan, Chile: A biogeographic affinity study. *ZooKeys* 519(2):49-100. DOI: 10.3897/zookeys.519.9676.
- Roy K, Hunt G, Jablonski D, Krug AZ and Valentine JW (2009) A macroevolutionary perspective on species range limits. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 276: 1485–1493. doi:10.1098/rspb.2008.1232.
- Roy K, Jablonski D, Valentine JW (2000) Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences*, 267: 293-299.

- Roy K, Jablonski D, Valentine JW, Rosenberg G (1998) Marine latitudinal diversity gradients: Tests of causal hypotheses. *The National Academy of Sciences*, 95: 3699–3702.
- Salcedo-Martínez S, Green G, Gamboa-Contreras A, Gómez P (1988) Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *Anales Instituto Ciencias del Mar y Limnología UNAM*, 15: 73-96.
- Scheltema RS (1986) On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Sciences* 39: 290-322.
- Schlacher TA, Newell P, Clavier J, Schlacher-Hoenlinger MA, Chevillon C, Britton J (1998) Soft-sediment benthic community structure in a coral reef lagoon. The prominence of spatial heterogeneity and ‘spot endemism’. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 159–174.
- Shanks AL, Eckert GL (2005), Population persistence of California Current fishes and benthic crustaceans: a marine drift paradox. *Ecological Monographs*, 75: 505-524. doi:10.1890/05-0309.
- Smoothey AF, Chapman MG (2007) Small-scale variability in the dispersion the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* among boulders. *Marine Ecology Progress Series*, 340: 89-99.
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, Mcmanus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57: 573-583.
- Stella J, Pratchett MS, Hutchings PA, Jones GP (2011) Coral associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance. *Oceanography Marine Biology Annual Reviews*, 49: 43-104.
- Stumpf HG, Legeckis RV (1977) Satellite observations of mesoscale eddy dynamics in the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Physical Oceanography*, 7: 648-658.
- Trasviña A, Barton ED, Brown J, Velez HS, Kosro PM, Smith RL (1995) Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation. *Journal of Geophysical Research*, 100: 20649-20663.
- Trasviña A, Lluch-Cota D, Filonov AE, Gallegos A (1999) Oceanografía y el Niño. In: *Los impactos del niño en México* (V Magaña-Rueda ed.), pp. 69-102. Centro de Ciencias de la Atmósfera, U.N.A.M., Secretaría de Gobernación. México.

- Underwood AJ (2000) Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 51-76.
- Underwood AJ, Chapman MG (1996) Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia*, 107: 212-224.
- Valdovinos C, Navarrete SA, Marquet PA (2003) Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography* 26: 139-144.
- Valentich-Scott P, Dinesen GE (2004) Rock and coral boring bivalvia (Mollusca) of the middle Florida Keys, USA. *Malacología*, 46: 339–354.
- Valentich-Scott P, Tongkerd P (2008) Coral-boring bivalve molluscs of southern Thailand, with the description of a new species. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 18: 191-216.
- Valentich-Scott P, Coan EV, Zelaya DG (2016) A seldom traveled path: New marine bivalves in the Perú-Chile Province (western South America). Abstracts - 49th Western Society of Malacologists and 82nd American Malacological Society Annual Meetings June 12-16, 2016 Ensenada, Baja California, Mexico. Pp 51-52.
- Vermeij GJ (1978) *Biogeography and Adaptation: Patterns of marine life*. Cambridge Harvard Univ. Press.
- Vicencio-Aguilar MD (1998) Estructura de la comunidad de moluscos de Cabo Pulmo BCS, México. Tesis de Maestría. IPN. 84 p.
- Wang C, Enfield DB (2001) The tropical Western Hemisphere warm pool. *Geophysical Research Letters*, 28: 1635-1638.
- Warwick RM, Clarke KR (1998) Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35: 532–543.
- Wilkinson CR (1993) Coral reefs of the world are facing wide-spread devastation: can we prevent this through sustainable management practices? In: *Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium 1*, pp 11-21.
- Zamudio L, Hurlburt HE, Metzger EJ, Tilburg CE (2007) Tropical wave-induced oceanic eddies at Cabo Corrientes and the María Islands, Mexico, *Journal of Geophysical Research*, 112, C05048, doi:10.1029/2006JC004018.
- Zuschin M, Ebner C (2015) Compositional fidelity of death assemblages from a coral reef-associated tidal-flat and shallow subtidal lagoon in the northern Red Sea. *Palaios*, 30:181-191

Zuschin M, Stachowitsch M (2007) The distribution of molluscan assemblages and their postmortem fate on coral reefs in the Gulf of Aqaba (Northern Red Sea). *Marine Biology*, 151: 2217–2230.

Zuschin M, Hohenegger H, Steininger FF (2001) Molluscan assemblages on coral reefs and associated hard substrata in the northern Red Sea. *Coral Reefs*, 20: 107-116.

Apéndice A

Cuadro A1. Listado sistemático de las especies vivas de gasterópodos y bivalvos asociados a los sustratos de los ecosistemas de coral del PTM. Localización de sitios en figura 1. Códigos: Caleta sin nombre: CSN, Las Monas: LM, Costa Fragata: CF, Bahía Rabijuncos: BR, Ensenada Pescadores: EP, Las Pozas: LP, Plataforma Pavonas: PP, Túnel Amarradero: TA, Área de Restauración: AR, Cueva del Muerto: CM, Isla Pelícanos: IPE, El Elefante: EE, Isla Cocinas: IC, La Virgencita: LV, Punto B: PB, La Boquita: LB, Paraíso Montemar: PM, L'Recif: L'R, Carrizales: CRZ, Isla Pájaros: IPA, Faro de Bucerías: FB, Morro Colorado: MC, Zacatoso: ZC, Manzanilla: MZL, Caleta de Chon: CC, Morro Potosí: MP, Isla Montosa: IM, San Agustín: SnA, Salchi: SC, Estacahuite: EST, Mazunte: MZT.

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Clase Bivalvia Linnaeus 1758			
Familia Mytilidae Rafinesque 1815			
<i>Adula diegensis</i> (Dall, 1911)	EST	IM	
<i>Brachidontes adamsianus</i> (Dunker, 1857)	CSN		TA
<i>Brachidontes semilaevis</i> (Menke, 1848)	IC, IPe	CRZ	TA
<i>Gregariella coarctata</i> (P. P. Carpenter, 1857)	LM	CSN, PP, MZL	EP
<i>Lioberus salvadoricus</i> (Hertlein y Strong, 1946)	IC, EE, LV, IPa		
<i>Lithophaga aristata</i> (Dillwyn, 1817)	LM, CSN, BR, CF, EP, PP, CM, AR, TA, IC, IPe, PB, PM, IPa, FB, MC, ZC, CC, MP, MZL, MZT, SnA, IM, EST	LM, CSN, BR, EP, PP, CM, IPa, FB, MC, ZC, CC, MP, MZL	
<i>Lithophaga attenuata</i> (Deshayes, 1836)	CM, TA, FB	PP, AR	
<i>Lithophaga plumula</i> (Hanley, 1843)	LM, CSN, BR, CF, EP, PP, TA, , PB, PM, IPa., FB, MC, ZC, CC, MP, MZT, SnA, IM, EST, SC	CSN, BR, EP, PP, IPa, FB, MC, ZC, CC, MP, MZL	
<i>Modiolus capax</i> Conrad, 1837	EE, LV, IPe		
<i>Mytella charruana</i> (d'Orbigny, 1842)		LB	
<i>Septifer zeteki</i> Hertlein y Strong, 1946	LP, CSN, EP, PP, MP, SnA, SC	EP, CM, TA, LV, MC, ZC, MP, MZL	LM, BR, PP, TA

Cuadro A1. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Familia Arcidae Lamarck 1809			
<i>Acar bailyi</i> Bartsch, 1931	IC, EE, LV, IPe,		IM, SnA, SC, EST, MZT
<i>Acar gradata</i> Broderip y G. B. Sowerby, 1829	CF, IC, LB, PB, SnA, EST, SC	CF, EP, FB, MC	EP, PM, IM
<i>Acar rostae</i> (S.S. Berry, 1954)	CC, SnA	MZL	EP, PP, IM
<i>Arca mutabilis</i> (G. B. Sowerby I, 1833)	LM, IC	PP, IC	IMN
<i>Arca pacifica</i> (G. B. Sowerby I, 1833)	IC, IPe		
<i>Barbatia alternata</i> (G. B. Sowerby I, 1833)			IM, EST, CC
<i>Barbatia lurida</i> (G. B. Sowerby I, 1833)	EST		
<i>Barbatia reeveana</i> (d'Orbigny, 1846)	MC, ZC, SnA, SC	MC, MZT, SnA, IM	IM
Familia Glycymerididae Dall, 1908 (1847)			
<i>Glycymeris gigantea</i> (Reeve, 1843)			PM
<i>Tucetona multicostrata</i> (G. B. Sowerby I, 1833)	IC		AR
Familia Pteriidae J. E. Gray 1847 [1820]			
<i>Pinctada mazatlanica</i> (Hanley, 1856)	CSN, BR	CSN, EP	
Familia Isognomonidae Woodring 1925 (1828)			
<i>Isognomon janus</i> P. P. Carpenter, 1857	CSN, BR	CSN	
Familia Pinnidae Leach, 1819			
<i>Atrina maura</i> (G. B. Sowerby I, 1835)			IPe, PA
<i>Pinna rugosa</i> G. B. Sowerby I, 1835			EST, SnA
Familia Pectininae Rafinesque, 1815			
<i>Nodipecten subnodosus</i> (G. B. Sowerby I, 1835)			CRZ
Familia Spondylidae J. E. Gray, 1826			
<i>Spondylus limbatus</i> G. B. Sowerby II, 1847	IC	EE, LV	
Familia Plicatulidae Gray, 1854			
<i>Plicatula penicillata</i> P. P. Carpenter, 1857		ZC	

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Familia Limidae Rafinesque 1815			
<i>Lima tetrica</i> Gould, 1851			FB, MZT
<i>Limaria orbigny</i> (Lamy, 1930)			PM, MC, MP
<i>Limaria pacifica</i> (d'Orbigny, 1846)	CSN		CRZ, IM
Familia Lucinidae J. Fleming, 1828			
<i>Parvilucina mazatlanica</i> (P. P. Carpenter, 1857)			LM, LP, CSN, BR, EP, PP, TA, MC, MP, MZL, SnA, IM, SC
Familia Carditidae Férrussac, 1822			
<i>Carditamera affinis</i> (G. B. Sowerby I, 1833)	IM, SC	IPe	TA, IC,
<i>Carditamera radiata</i> (G. B. Sowerby I, 1833)	IMN, MZT	TA, ZC	PP, CM, AR, TA,
<i>Cardites crassicosatus</i> (G. B. Sowerby I, 1825)	SC		BR, MC, MP, SC
<i>Cardites grayi</i> (Dall, 1903)		IC	PM
<i>Cardites laticostatus</i> (G. B. Sowerby I, 1833)		EST	CSN
<i>Strophocardia megastropa</i> (J. E. Gray, 1825)		EP	LM
Familia Crassatellidae Férrussac, 1822			
<i>Crassinella ecuadoriana</i> Olsson, 1961		MP	PP, MC, ZC, CC
<i>Crassinella pacifica</i> (C. B. Adams, 1852)		PP	
Familia Cardiidae Lamarck, 1809			
<i>Americardia biangulata</i> (Broderip y Sowerby, 1829)			PP, TA, IPA, MC, CC, MP, MZL
<i>Laevicardium substriatum</i> (Conrad, 1837)			MC
<i>Trachycardium procerum</i> (G. B. Sowerby I, 1833)	IC		PM
Familia Chamidae Lamarck, 1809			
<i>Chama buddiana</i> C. B. Adams, 1852	CSN	LP, IPa, SnA, IM, SC	
<i>Chama coralloides</i> Reeve, 1846	EE, LV, IPe,		SC
<i>Chama echinata</i> Broderip, 1835	LM, PP, CM, AR, TA, IC, LV, LB, L'R, IM,	LM, L'R, MZT, SnA, SC	

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
<i>Chama frondosa</i> Broderip, 1835	MZT	SC	
<i>Chama sordida</i> Broderip, 1835	LP, CC		
<i>Pseudochama inermis</i> (Dall, 1871)	IC, EE, LV, IPe	IPa, FB	
Familia Tellinidae Blainville, 1814			
<i>Tellina pacifica</i> Dall, 1900			TA
Familia Semelidae Stoliczka, 1870			
<i>Semele formosa</i> (G. B. Sowerby I, 1833)			ZC, MZL
Familia Veneridae Rafinesque, 1815			
<i>Chione subimbricata</i> (G. B. Sowerby I, 1835)	LB, PB, FB	EP, IC	LM, TA, EE, PM, ZC, MP,
<i>Chioneryx squamosa</i> (P. P. Carpenter, 1857)	LM, CF, EP, IPa	BR, IL, SC	PP, CM, AR, TA, IM
<i>Chionopsis amathusia</i> (Philippi, 1844)			CM
<i>Gouldia californica</i> Dall, 1917		SC	
<i>Peryglypta multicostata</i> (G. B. Sowerby I, 1835)			PM
<i>Tivela byronensis</i> (J. E. Gray, 1838)			PP
<i>Tivela delessertii</i> (G. B. Sowerby II, 1854)			MZL
<i>Transennella puella</i> (P. P. Carpenter, 1864)			TA, SC
Familia Neoleptonidae Thiele, 1934			
<i>Neolepton subtrigonum</i> (Carpenter, 1857)	LM, IPe, IPa	IC, LV, MC, ZC	PP, TA, ZC, CC, MZL
Familia Kelliidae Forbes y Hanley, 1848			
<i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu, 1803)	PP, CM, EE, LV, IPa, FB, SNA	CSN, BR, PP, TA, EE, MC, ZC, CC, MP, MZL	LP, CSN, PP
Familia Hiatellidae J. E. Gray, 1824			
<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767)	PP, CM, TA	PP, AR, CC, MP, MZL	CM
Familia Gastrochaenidae J. E. Gray, 1840			
<i>Gastrochaena ovata</i> G. B. Sowerby, 1834	LM, CSN, CM, TA, PB, IPa, FB, MC, ZC, CC, MP, MZL, SnA, EST, SC	CSN, CF, EP, PP, AR, , LB, FB, MC, ZC, CC, MP	BR, EP, MC

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Clase Gastropoda Cuvier, 1797			
Familia Lottiidae Gray, 1840			
<i>Lottia pediculus</i> (Philippi, 1846)	MZT	IC, LV, LB	IC, IPe
Familia Fissurellidae Flemming, 1822			
<i>Diodora alta</i> (C. B. Adams, 1852)		PP	PP
<i>Diodora inaequalis</i> (Sowerby, 1835)	CF, EP, AR, MC, MZT, IM	BR, ZC, CC	
<i>Fissurella asperella</i> G.B. Sowerby I, 1835	LV, IPe		
<i>Fissurella gemmata</i> Menke, 1847	PB		
<i>Fissurella virescens</i> G.B. Sowerby, 1835		IC, IPe	
<i>Lucapinella milleri</i> Berry, 1959		IL	CM
<i>Octomarginula natlandi</i> (Durham, 1950)		PP, CC	
Familia Trochidae Rafinesque, 1815			
<i>Tegula globulus</i> (Carpenter, 1857)			PB, PM
<i>Tegula panamensis</i> (Philippi, 1849)			PP
Familia Calliostomatidae Thiele, 1924 (1847)			
<i>Calliostoma aequisculptum</i> Carpenter, 1865		ZC	
Familia Turbinidae Rafinesque, 1815			
<i>Arene adusta</i> McLean, 1970		CC	AR
<i>Arene fricki</i> (Crosse, 1865)			PP, CM, TA, MC, ZC, MP, MZL
<i>Arene hindsiana</i> Pilsbry y Lowe, 1932	SnA, SC	MZT	
<i>Arene olivacea</i> (Dall, 1918)	EST		
<i>Turbo squamiger</i> Reeve, 1843			TA
<i>Uvanilla unguis</i> (W. Wood, 1828)	IM	EST	

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Familia Cerithiidae Ferrusac 1822.			
<i>Bittium</i> Gray, 1847			AR,
<i>Cerithium maculosum</i> Kiener, 1841	CSN, CF, PP, CM, IPa, FB, IM, SC	LM, PM, MZL, MZT, EST, SnA, IM	LM, CSN, BR, AR, TA, CRZ, PM, MZT, IM
Familia Modulidae P. Fischer, 1884			
<i>Modulus cerodes</i> (A. Adams, 1851)			CF, EP
<i>Modulus disculus</i> (Philippi, 1846)		ZC	MZT
Familia Turritellidae Lovén 1847			
<i>Turritella lentiginosa</i> Reeve, 1849			TA
<i>Turritella leucostoma</i> Valenciennes, 1832			SC
<i>Vermicularia pellucida eburnea</i> (Reeve, 1842)	LM, LV, IPe, PB, PM, IPa, MC, ZC, MZL, MZT, SnA, IM, EST	PM, IPa, MC, ZC, SnA, SC	PM, IPa
Familia Calyptraeidae Blainville 1824			
<i>Bostrycapulus aculeatus</i> (Gmelin, 1791)	PP, IC, PB, FB, MC, ZC, MZT, EST, IM	LM, CSN, PP, CM, TA, IC, CRZ, PB, IPa, FB, MC, ZC, CC, MP, MZL, EST	TA
<i>Calyptraea lichen</i> Broderip, 1834		CC	
<i>Calyptraea mamillaris</i> Broderip, 1834		PM	PM
<i>Crepidula excavata</i> (Broderip, 1834)		EST	
<i>Crepidula lessonii</i> (Broderip, 1834)	FB, ZC		
<i>Crepidula onix</i> Sowerby, 1824.	EE	CC	
<i>Crepidula striolata</i> Menke, 1851.	LM, PP, CM, ZC, SnA	TA, CRZ	TA
<i>Crepidatella dorsata</i> (Broderip, 1834)	LM, CF, EP	PP, CM, TA, CC, MP, EST, SnA	MZT
<i>Crucibulum monticulus</i> Berry, 1969.	EST	TA, LB, PM, FB	TA
<i>Crucibulum scutellatum</i> (Wood, 1928).	EE, FB, MC, MZT, IM	PP, TA	TA
<i>Crucibulum spinosum</i> (G.B. Sowerby I, 1824)	PB, MC, EST, IM	PP, TA, IPa, MC, IM	PM,
<i>Crucibulum umbrella</i> (Deshayes, 1830).	MC, EST, IM	IC, EE, PB, FB, MZT	

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Familia Capulidae Fleming, 1822			
<i>Capulus sericeus</i> J. Burch y R. Burch, 1961	TA	TA	MZL
Familia Cypraeidae Rafinesque, 1815			
<i>Erosaria albuginosa</i> (Gray, 1825)	CC	PB	PB
<i>Macrocypraea cervinetta</i> (Kiener, 1843)		MZL	
<i>Pseudozonaria arabicula</i> (Lamarck, 1810)	IPa, FB, IM	CSN, CF, ZC, MP	PM, FB
Familia Pediculariidae Gray, 1853			
<i>Jenneria pustulata</i> (Lightfoot, 1786)	MP, SC, IM		CRZ
Familia Naticidae Guilding, 1834			
<i>Natica</i> spp. Scopoli, 1777			PP
Familia Rissoidae Gray 1847			
<i>Lapsigyrus myriosirissa</i> Shasky, 1970	EST	MZT	
<i>Rissoina stricta</i> Menke, 1850	FB, CC, MZT, SC	TA, MZL	CSN
<i>Schwartziella effusa</i> (Mörch, 1860)	EST, SnA, IM	LB, MZT	PM
<i>Zebina preposterum</i> (Berry, 1958)	BR		
Familia Barleeiidae Gray, 1857			
<i>Lirobarleeia galapagensis</i> (Bartsch, 1911)			AR, SnA, SC
<i>Lirobarleeia perlata</i> (Mörch, 1860)		CSN, CF	CSN
Familia Caecidae Gray, 1850			
<i>Caecum compactum</i> P. P. Carpenter, 1857			AR, MC, ZC, CC, MP, MZL
<i>Caecum heptagonum</i> Carpenter, 1857			TA
<i>Caecum lohri</i> Strong y Hertlein, 1939			CM, AR
Familia Cassidae Latreille, 1825			
<i>Casmaria erinaceus</i> (Linnaeus, 1758)			MP

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Familia Bursidae Thiele, 1925			
<i>Bursa corrugata</i> (Perry, 1811)		TA, CC	
<i>Bufo nana</i> (Linnaeus, 1758)	IM		
Familia Ranellidae Gray, 1854			
<i>Monoplex lignarius</i> (Broderip, 1833)	CM, L'R, PB		PM
Familia Hipponicidae Troschel 1861.			
<i>Cheilea cepacea</i> (Broderip, 1834)		MZL	
<i>Hipponix antiquatus</i> (Linnaeus, 1767)	LM, CF, EP, IPe, IPa, FB, EST	LM, LP, BR, CF, EP, L'R, EST	
<i>Hipponix grayanus</i> Menke, 1853.	LP, IPe, LB, L'R, PB, SC	LM, LP, BR, CF, CRZ, LB, L'R, PM, IPa	IIN
<i>Pilosabia trigona</i> (Gmelin, 1791)	CM, AR, LB, L'R, PB, MZT	CF, TA, PM, FB	IPa
Familia Triviidae Troschel, 1863			
<i>Hespererato scabriuscula</i> (Sowerby II, 1832)	IC, CC, MZL, EST	PP, CC, CC, MP, MZL, MZT	IPa
<i>Niveria pacifica</i> (Sowerby, 1832)	ZC, MP	CC	FB
Familia Vermetidae Rafinesque, 1815			
<i>Eualetes tulipa</i> (Rosseau in Chenu, 1843)	MP		
Familia Epitoniidae Berry, 1910 (1812)			
<i>Epitonium acapulcanum</i> Dall, 1917		MZL	
Familia Eulimidae Philippi, 1853			
<i>Eulima aff. panamensis</i> (Bartsch, 1917)			IPa, FB
<i>Melanella micans</i> (Carpenter, 1865)		TA, BC, LB	CM, PB, PM, SnA
<i>Vitreolina yod</i> (Carpenter, 1857)		TA	CM, TA, CC, MP
Familia Triphoridae Gray, 1847			
<i>Triphora hannai</i> F. Baker, 1926	LP, CSN, CF, EP, FB, CC, EST, SC	CSN, BR, EP, PP, TA, IC, EE, MZT	LP, CSN, PP, AR
Familia Cerithiopsidae H. Adams y A. Adams, 1853			
<i>Cerithiopsis</i> spp. Forbes y Hanley, 1850	PP, TA	TA	

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
<i>Cerithiopsis sorex</i> Carpenter, 1857		TA	
<i>Seila assimilata</i> (C. B. Adams, 1852)	LM, CSN, CF, EP, TA, FB	CSN, EP, PP, TA, LV, FB, CC, SC IM	LP, BR, PP, AR, TA, PM
Familia Buccinidae Rafinesque, 1815			
<i>Cantharus elegans</i> (Griffith y Pidgeon, 1834)	LM, PM, MC, ZC, CC, MP, MZL, SC	TA, IPe, L'R, PB, IPa	BR, TA, PB, PM, EST
<i>Cantharus lautus</i> (Reeve, 1835-1836)	TA	PP	IM
<i>Gemophos sanguinolentus</i> (Duclos, 1833)	LM, AR, IC, LV, PB, PM, ZC, MP, IM, EST	FB, ZC, CC, MP	PM
<i>Engina cinis</i> (Reeve, 1846)	FB, CC	EST	
<i>Engina maura</i> (G.B. Sowerby, 1832)	CM, IPa, EST	MP	
<i>Engina tabogaensis</i> Bartsch, 1931	AR, EE, LV, LB, FB, MC, ZC, CC, MP, MZL, IM, SC	CM, MC, CC	AR, LB, PM
<i>Solenosteira fusiformis</i> (Blainville, 1832)	SnA, SC	SnA	
Familia Columbelloidea Swainson, 1840			
<i>Anachis adelinae</i> (Tryon, 1883)			PM
<i>Anachis decimdentata</i> (Pilsbry y Lowe, 1932)	MZL	SnA	
<i>Anachis gaskoini</i> Carpenter, 1857	EST		
<i>Anachis scalarina</i> (G.B. Sowerby I, 1832)	MZL		PM
<i>Columbella fuscata</i> G.B. Sowerby I, 1832	EST	TA, L'R	PB, CC
<i>Columbella haemastoma</i> G.B. Sowerby I, 1832		ZC, CC, MP, MZL	
<i>Columbella major</i> G.B. Sowerby I, 1832	MZT	PP, LB, PM, ZC, CC, MP, MZT	
<i>Columbella sonsonatensis</i> (Mörch, 1860)	SC	PP, CM, MZL, SnA, SC	
<i>Mitrella baccata</i> (Gaskoin, 1851)		PB	
<i>Mitrella dorma</i> Baker, Hanna y Strong, 1938		CC	
<i>Mitrella guttata</i> (G.B. Sowerby I, 1832)		PP	
<i>Mitrella ocellata</i> (Gmelin, 1791)	MC, CC, IM, EST	FB	
<i>Parvanachis pygmaea</i> (G. B. Sowerby I, 1832)		MZL	IM

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
<i>Steironepion melanosticta</i> Pilsbry y Lowe, 1932	LM, CSN, BR, CF, EP, PP, IPa, FB, CC, MZL, MZT, SC	CSN, EP, LV, MP	LP, BR, PP, IPe, EST
Familia Fasciolariidae Gray, 1853			
<i>Leucozonia cerata</i> (Wood, 1828)	PM, ZC, CC, MP, IM, SC	ZC, CC, SnA	
<i>Opeatostoma pseudodon</i> (Burrow, 1815)		LV, PM, SnA, SC	
<i>Polygona concentrica</i> (Reeve, 1847)		SC	
Familia Nassariidae Iredale, 1916 (1835)			
<i>Nassarius nassiformis</i> (Lesson, 1842)		EST	MZT, IM
<i>Nassarius nodicinctus</i> (A. Adams, 1852)	LM		PP, MZL, MP
<i>Nassarius versicolor</i> (C.B. Adams, 1852)	ZC, CC	SnA, SC	CSN, TA, MP, MZL, IM
Familia Muricidae Rafinesque, 1815			
<i>Acanthais triangularis</i> (Blainville, 1832)			CSN, MZL, SnA
<i>Aspella hastula</i> (Reeve, 1844)	MZL	CSN, EP	IM
<i>Coralliophila costata</i> (Blainville, 1832)		CM, CC	
<i>Coralliophila monodonta</i> (Blainville, 1832)	LM, LP, CSN, BR, CF, EP, PP, CM, AR, TA, CRZ, PB, PM, IPa, MC, ZC, CC, MP, MZL, MZT, EST, SC, IM		
<i>Coralliophila parva</i> (E. A. Smith, 1877)		SnA	
<i>Favartia lappa</i> (Broderip, 1833)		ZC, MP	
<i>Favartia vittata</i> (Broderip, 1833)	IPa, FB	PP, SnA	
<i>Hexaplex princeps</i> (Broderip, 1833)		MP	
<i>Homalocantha oxyacantha</i> (Broderip, 1833)		MC, ZC, MP	MP
<i>Muricopsis zeteki</i> Hertlein y Strong, 1951	CSN, CM, TA, CRZ, LB, PB, PM, MC, ZC, CC, MP, MZL, EST, SC, SnA, IM	CM, TA, IC, L'R, ZC, CC, MP, SC, IM	CSN, BC, PB, PM
<i>Neorapana muricata</i> (Broderip, 1832)	MZT	MZT	CSN
<i>Stramonita biserialis</i> (Blainville, 1832)	IM	SnA	
<i>Trachypollia lugubris</i> (C.B. Adams, 1852)	PP, MP, MZL	PP, MC, CC, MP, MZL, MZT, EST	

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
<i>Tripterotyphis lowei colemani</i> (Ponder, 1972)	IPa, FB, ZC		
<i>Vasula speciosa</i> (Valenciennes, 1832)	PP, SC	BR, EE, PM, ZC, SnA	CSN, CC, LB, PM, FB, SnA
Familia Cystiscidae Stimpson, 1865			
<i>Cystiscus palantirulus</i> Roth y Coan, 1968			PP, CM, AR, TA, FB, MC, SnA, SC
<i>Persicula phrygia</i> (Sowerby, 1846)			PP, CM, AR, TA, CC, SC
Familia Harpidae Bronn, 1849			
<i>Morum tuberculosum</i> (Reeve, 1842)			AR
Familia Marginellidae Fleming, 1828			
<i>Granulina margaritula</i> (Carpenter, 1857)		TA	PP, CM, AR, MC, MP
<i>Volvarina taeniolata</i> Mörch, 1860		BR, EP	BR, PP, CM
Familia Mitridae Swainson, 1829			
<i>Mitra lens</i> (Wood, 1828)	EE, LV, CC, EST	MC, EST	
<i>Mitra tristis</i> Broderip, 1836		IC, IM	
Familia Turbinellidae Swainson, 1835			
<i>Vasum caestus</i> (Broderip, 1833)		IM, SnA	
Familia Olivellidae Troschel, 1869			
<i>Olivella gracilis</i> (Broderip y G.B. Sowerby I, 1829)			PP, CM, AR, TA, CC, MZT, SnA, SC
<i>Olivella sphoni</i> Burch y Campbell, 1963			MC
<i>Olivella steveni</i> Burch y Campbell, 1963			MZL
Familia Conidae Fleming, 1822			
<i>Conus brunneus</i> Wood, 1828			CSN, TA
<i>Conus nux</i> Broderip, 1833	LM, EE, IPa, CC, EST, SC, IM	LM, CF, CM, IC, LV, FB, ZC, CC, MZL, SnA	CSN, BR, PP, AR, TA, PB, PM, IPa, MZL, SnA
<i>Conus princeps</i> Linnaeus, 1758			EST
<i>Conus poormani</i> Berry, 1968			AR, TA
<i>Conus purpurascens</i> Sowerby, 1833		PM, IM, SC	

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Familia Pseudomelatomidae Morrison, 1966			
<i>Crassispira trimariana</i> Pilsbry y Lowe, 1932			CM
Familia Terebridae Mörch, 1852			
<i>Terebra</i> spp. Bruguière, 1789	FB		
Familia Clathurellidae H. Adams y A. Adams, 1858			
<i>Lienardia rigida</i> (Hinds, 1843)		TA	
Familia Mitromorphidae Casey, 1904			
<i>Mitromorpha carpenteri</i> Glibert, 1954	TA, FB, ZC, CC, SnA	PP, TA, IPa, FB, SC, SnA, IM	CSN, CF, EP, TA
Familia Cancellariidae Forbes y Hanley, 1851			
<i>Tritonoharpa siphonata</i> (Reeve, 1844)		TA	
Familia Raphitomidae Bellardi, 1875			
<i>Microdaphne trichodes</i> (Dall, 1919)		MZL, CC, ZC	
Familia Pyramidellidae Gray, 1840N			
<i>Pyramidella moffati</i> Dall y Bartsch, 1906			EP
<i>Turbonilla nicholsi</i> Dall y Bartsch, 1909	CSN		AR
<i>Turbonilla stylina</i> (Carpenter, 1864)			AR
Familia Bullidae Gray, 1827			
<i>Bulla gouldiana</i> Pilsbry, 1895			CM, IM
<i>Bulla punctulata</i> A. Adams in Sowerby, 1850			CC, PP
Familia Haminoeidae Pilsbry, 1895			
<i>Atys chimera</i> Baker y Hanna, 1927			PP
Familia Cylichnidae H. Adams y A. Adams, 1854			
<i>Cylichna</i> spp. Lovén, 1846			TA
Familia Aplysiidae Lamarck, 1809			
<i>Aplysia californica</i> J. G. Cooper, 1863			PP

Cuadro A2. Continuación

Taxa/Sustrato	Coral	Roca	Arena
Familia Chromodorididae Bergh, 1891			
<i>Doriprismatica sedna</i> (Ev. Marcus y Er. Marcus, 1967)	EP		
Familia Siphonariidae Gray, 1827			
<i>Siphonaria palmata</i> Carpenter, 1857		PB	PM
Familia Trimusculidae J.Q. Burch, 1945 (1840)			
<i>Trimusculus reticulatus</i> (Sowerby II, 1835)	IC		PM
Familia Onchidiidae Rafinesque 1815			
<i>Onchidella binneyi</i> Stearns, 1894	PP	PP	

Apéndice B

Cuadro B1. Grupos funcionales de las especies de gasterópodos vivos asociados a los ecosistemas de coral en el PTM. EpiHerb: epifauna herbívora; EpiCar: epifauna carnívora; SemiHerb: semi-infauna herbívora; EpiFilt: epifauna filtradora; EpiDet: epifauna detritívora; EpiPar: epifauna parásita; InfNecr: infauna necrófaga.

Espece	Grupo Funcional	Espece	Grupo Funcional
<i>Anachis decimdentata</i>	EpiHerb	<i>Fissurella gemmata</i>	EpiHerb
<i>Anachis gaskoini</i>	EpiHerb	<i>Gemophos sanguinolentus</i>	EpiCar
<i>Anachis scalarina</i>	EpiHerb	<i>Hespererato scabriuscula</i>	EpiCar
<i>Cantharus elegans</i>	EpiCar	<i>Hipponix antiquatus</i>	EpiDet
<i>Arene hindsiana</i>	EpiCar	<i>Hipponix grayanus</i>	EpiDet
<i>Arene olivacea</i>	EpiCar	<i>Jenneria pustulata</i>	EpiCar
<i>Aspella hastula</i>	EpiCar	<i>Lapsigyrus myriosirissa</i>	EpiHerb
<i>Bostrycapulus aculeatus</i>	EpiFilt	<i>Leucozonia cerata</i>	EpiCar
<i>Bufo naria rana</i>	EpiCar	<i>Lottia pediculus</i>	EpiHerb
<i>Cantharus lautus</i>	EpiCar	<i>Melanella micans</i>	EpiPar
<i>Capulus sericeus</i>	EpiHerb	<i>Mitra lens</i>	EpiCar
<i>Cerithiopsis</i> spp	EpiPar	<i>Mitrella ocellata</i>	EpiHerb
<i>Cerithium maculosum</i>	SemiHerb	<i>Mitrella ocellata</i>	EpiHerb
<i>Columbella fuscata</i>	EpiHerb	<i>Mitromorpha carpenteri</i>	EpiCar
<i>Columbella major</i>	EpiHerb	<i>Monoplex lignarius</i>	EpiCar
<i>Columbella sonsonatensis</i>	EpiHerb	<i>Muricopsis zeteki</i>	EpiCar
<i>Conus nux</i>	EpiCar	<i>Nassarius nodicinctus</i>	InfNecr
<i>Coralliophila monodonta</i>	EpiCar	<i>Neorapana muricata</i>	EpiCar
<i>Crepidula lessonii</i>	EpiFilt	<i>Niveria pacifica</i>	EpiCar
<i>Crepidula onix</i>	EpiFilt	<i>Onchidella binneyi</i>	EpiHerb
<i>Crepidula striolata</i>	EpiFilt	<i>Phrontis versicolor</i>	InfNecr
<i>Crepidatella dorsata</i>	EpiFilt	<i>Pilosabia trigona</i>	EpiDet
<i>Crucibulum monticulus</i>	EpiFilt	<i>Pseudozonaria arabicula</i>	EpiCar
<i>Crucibulum scutellatum</i>	EpiFilt	<i>Rissoina stricta</i>	EpiHerb
<i>Crucibulum umbrella</i>	EpiFilt	<i>Schwartziella effusa</i>	EpiHerb
<i>Diodora inaequalis</i>	EpiHerb	<i>Seila assimilata</i>	EpiPar
<i>Doriprismatica sedna</i>	EpiHerb	<i>Solenosteira fusiformis</i>	EpiCar
<i>Engina cinis</i>	EpiCar	<i>Steironepion piperata</i>	EpiHerb
<i>Engina maura</i>	EpiCar	<i>Stramonita biserialis</i>	EpiCar
<i>Engina tabogaensis</i>	EpiCar	<i>Terebra</i> spp.	EpiCar
<i>Erosaria albuginosa</i>	EpiCar	<i>Trachypollia lugubris</i>	EpiCar
<i>Eualetes tulipa</i>	EpiFilt	<i>Triphora hannai</i>	EpiPar
<i>Eulima</i> aff. <i>panamensis</i>	EpiPar	<i>Tripterotyphis lowei</i>	EpiCar
<i>Favartia vittata</i>	EpiCar	<i>Turbonilla nicholsi</i>	EpiPar
<i>Fissurella asperella</i>	EpiHerb	<i>Uvanilla unguis</i>	EpiCar
<i>Vasula speciosa</i>	EpiCar	<i>Zebina preposterum</i>	EpiHerb
<i>Vermicularia pellucida eburnea</i>	EpiFilt		

Apéndice B

Cuadro B2. Especies que contribuyen las diferencias entre las escalas del modelo geográfico, basado en los resultados de SIMPER.

	Latitud			Sitio
	Norte	Centro	Sur	
<i>C. monodonta</i>	<i>G. sanguinolentus</i>	<i>C. monodonta</i>	<i>C. monodonta</i>	
<i>H. antiquatus</i>	<i>P. trigona</i>	<i>M. zeteki</i>	<i>M. zeteki</i>	
<i>T. hannai</i>	<i>B. aculeatus</i>	<i>V. pellucida</i>	<i>B. aculeatus</i>	
<i>H. grayanus</i>	<i>M. zeteki</i>	<i>C. elegans</i>	<i>G. sanguinolentus</i>	
<i>Cerithiopsis spp</i>	<i>C. monodonta</i>	<i>E. tabogaensis</i>	<i>V. pellucida</i> <i>eburnea</i>	

Cuadro B3. Pruebas *a posteriori* para el PERMANOVA del Modelo Oceanográfico. S: riqueza de especies, H': diversidad de Shannon. Las diferencias significativas ($P \leq 0.05$) están en negritas. Se presentan las características oceanográficas con diferencias significativas. Códigos, Pse-t: Pseudo t, P (perm): valor de la probabilidad basado en permutaciones, CC: Corriente de California, AACM: Alberca de agua Cálida Mexicana, GT: Golfo de Tehuantepec.

Grupos del Modelo Oceanográfico	Pse-t	P (perm)	Pse-t	P (perm)	Pse-t	P (perm)
Coral		S		H'		Ensamblaje
CC y CC-AACM	2.1751	0.0431	1.3613	0.1987	2.0568	0.0017
CC y AACM	2.1004	0.0517	0.6746	0.1219	1.713	0.0024
CC y GT	2.2566	0.0456	1.5066	0.1599	1.5523	0.0131
CC-AACM y AACM	4.6493	0.0014	2.7519	0.0214	1.5309	0.0258
CC-AACM y GT	3.9022	0.0017	2.8864	0.0189	1.326	0.0704