

Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México

Spatiotemporal variability of some shallow-bottom macroinvertebrates (Gastropoda, Bivalvia and Echinodermata) from Espíritu Santo Archipelago, Baja California Sur, Mexico

FJ González-Medina*, OE Holguín-Quñones, G De la Cruz-Agüero

Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Laboratorio de Invertebrados, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz CP 23080, BCS, México. * E-mail: glez_medina@yahoo.com

Resumen

Se realizaron cuatro muestreos (octubre de 2001 y enero, abril y junio de 2002), en nueve localidades alrededor del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México, con el objetivo de identificar patrones de variación espaciotemporal en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados de fondos someros, preferentemente rocosos. La abundancia del macrobentos conspicuo (gasterópodos, bivalvos y equinodermos) se estimó visualmente mediante buceo libre a una profundidad entre 4 y 6 m a lo largo de dos transectos en banda paralelos a la línea de costa. Cada transecto fue de 5 m de ancho y 50 m de largo, con una superficie total de 500 m² por localidad. Asimismo, se registró la temperatura superficial del mar, la exposición al oleaje, la pendiente y el tipo de sustrato. Se identificaron 32 especies; el grupo mejor representado fue el de los equinodermos con 18 especies de 13 familias, seguido de los moluscos con 14 especies de 13 familias. La especie con mayores abundancia media y densidad fue *Tripneustes depressus* (140.25 ± 64.21 ind y 0.28 ind m⁻², respectivamente). No se encontraron diferencias significativas en la diversidad, equidad y riqueza de especies entre los meses; sólo hubo diferencias entre las localidades ($P < 0.05$). Se identificó un patrón espacial en el archipiélago con niveles bajos (0.4 bits ind⁻¹) de diversidad media en el litoral expuesto y altos (2.0 bits ind⁻¹) en el semiprotegido.

Palabras clave: estructura, comunidad, moluscos, equinodermos, archipiélago.

Abstract

Four surveys (October 2001, and January, April and June 2002) were conducted at nine sites around the Espíritu Santo Archipelago, Baja California Sur, Mexico, to identify spatiotemporal variation patterns in the structure of the rocky, shallow-bottom macroinvertebrate community. The abundance of the conspicuous macrobenthos (gastropods, bivalves and echinoderms) was estimated visually by free diving at 4–6 m depth along two band-transects parallel to the coastline. Each transect was 5 m wide and 50 m long, covering an area of 500 m² per site. Sea surface temperature, wave exposure, type of substrate and slope were also recorded. Thirty-two species were identified. The echinoderms were the best represented group, with 18 species from 13 families, followed by the molluscs, with 14 species from 13 families. The highest mean abundance and density values were recorded for *Tripneustes depressus* (140.25 ± 64.21 ind and 0.28 ind m⁻², respectively). There were no significant differences in diversity, equitability and species richness among sampling months, though differences were found among sites ($P < 0.05$). A spatial diversity pattern was identified, with low values (0.4 bits ind⁻¹) for exposed shores and high values (2.0 bits ind⁻¹) for semi-protected areas.

Key words: structure, community, molluscs, echinoderms, archipelago.

Introducción

Entre las comunidades bentónicas de fondos rocosos someros destacan las de moluscos, equinodermos y crustáceos, que son quizá los componentes faunísticos mejor conocidos en el Golfo de California (Holguín-Quñones y García-Domínguez 1997, Solís-Marín *et al.* 1997, Holguín-Quñones *et al.* 2000). Se les encuentra desde la zona intermareal hasta el mar profundo habitando diversos sustratos de sedimentos blandos (arena fina, gruesa y lodos) a rocosos (Keen 1971, Brusca 1980, Maluf 1988). Poseen una gran importancia funcional en el flujo energético y en la estructura de la comunidad debido a que muchos de éstos funcionan como reguladores ecológicos

Introduction

Molluscs, echinoderms and crustaceans are important benthic communities of rocky, shallow bottoms, and are perhaps the best known faunal components in the Gulf of California (Holguín-Quñones and García-Domínguez 1997, Solís-Marín *et al.* 1997, Holguín-Quñones *et al.* 2000). They occur from the intertidal zone to the deep sea, inhabiting from soft sediments (fine and coarse sand, mud) to rocky substrates (Keen 1971, Brusca 1980, Maluf 1988). They play a significant role in the energy flux and in the structure of the community since many of them are ecological regulators (Glynn *et al.* 1979, Caso 1994) and indicators of disturbances

(Glynn *et al.* 1979, Caso 1994) e indicadores de las perturbaciones que ocurren en el ecosistema (Solís 1982, Villarreal 1995). Un gran número de especies de moluscos y algunas de equinodermos son comestibles y explotadas, principalmente por su tamaño, abundancia e interés comercial (Poutiers 1995a, 1995b; Holguín-Quiñones y Wright-López 2000a, 2000b; Holguín-Quiñones *et al.* 2000).

El Archipiélago Espíritu Santo, al igual que otras grandes islas cercanas a la ciudad de La Paz (e.g., San José y Cerralvo), es objeto de un permanente aprovechamiento de sus recursos marinos de tal modo que en diversas especies se han reportado indicios de sobrepesca (Holguín-Quiñones y García-Domínguez 1997). Este complejo insular es parte del Área de Protección de Flora y Fauna "Islas del Golfo de California" (*Diario Oficial de la Federación*, 7 de junio de 2000) y actualmente cuenta con un plan de manejo (SEMARNAT/CONANP 2001); sin embargo, son escasos los estudios acerca de las comunidades bentónicas que lo componen, razón por la cual es importante llevar a cabo investigaciones que contribuyan al conocimiento de la fauna de esta área. El objetivo de este estudio fue describir y analizar la estructura de la comunidad de moluscos y equinodermos, así como su relación con algunos factores ambientales (temperatura, exposición al oleaje, pendiente y tipo de sustrato). Una manera efectiva de analizar ambos factores de forma integral es mediante la ecología estadística (Pielou 1975, Magurran 1988), que permite la identificación de posibles patrones de variabilidad espaciotemporal del macrobentos que integra la fauna submareal del archipiélago.

Material y método

Área de estudio

El Archipiélago Espíritu Santo se localiza entre 24°24'–24°36' N, y 110°18'–110°27' W, al oriente de la Bahía de La Paz (fig. 1). Es un complejo insular que comprende varias islas e islotes, entre los que sobresalen la Isla Espíritu Santo (102 km²), cuarta en extensión al sur del paralelo 28°00' N dentro del Golfo de California (SEMARNAT/CONANP 2001), así como otras menores llamadas La Partida, La Ballena, Los Islotes, El Gallo y La Gallina. El litoral oriental de Isla Espíritu Santo es rocoso y homogéneo. Por su parte, la costa occidental con entrantes y salientes, presenta zonas protegidas en forma de ensenadas, pequeñas playas arenosas y lagunas bordeadas por manglares (Bourillón-Moreno *et al.* 1988). La temperatura superficial del mar en invierno varía de 19°C a 21°C, durante la primavera de 21°C a 24°C, en el verano de 24°C a 28°C, mientras que en otoño inicia el descenso de temperatura (Arreola 1991).

Muestreo

Se realizaron cuatro campañas de muestreo, en octubre de 2001 y en enero, abril y junio de 2002. Se establecieron nueve

afecting the ecosystem (Solís 1982, Villarreal 1995). Many species of molluscs and some of echinoderms are edible and subject to exploitation, depending on their size, abundance and commercial interest (Poutiers 1995a, 1995b; Holguín-Quiñones and Wright-López 2000a, 2000b; Holguín-Quiñones *et al.* 2000).

The Espíritu Santo Archipelago, like other large islands near the city of La Paz in Baja California Sur, Mexico (e.g., San José and Cerralvo), is constantly being exploited for its marine resources and there are signs of overfishing of several species (Holguín-Quiñones and García-Domínguez 1997). This group of islands falls within the "Islas del Golfo de California" Flora and Fauna Protection Area (*Diario Oficial de la Federación*, 7 June 2000) and a management plan has been developed for the archipelago (SEMARNAT/CONANP 2001). There are, however, very few studies on the benthic communities of this island ecosystem and further research is necessary to contribute to the knowledge of the fauna. This study therefore aims to describe and analyze the mollusc and echinoderm population structure, and its relationship with some environmental factors (temperature, wave exposure, type of substrate and slope). Statistical ecology offers an effective way of integrally analyzing both factors (Pielou 1975, Magurran 1988), allowing the identification of possible patterns of spatiotemporal variability of the archipelago's macrobenthic subtidal fauna.

Material and methods

Study area

The Espíritu Santo Archipelago (24°24'–24°36' N, 110°18'–110°27' W) is located to the east of La Paz Bay (fig. 1). It comprises several islands and islets, Espíritu Santo Island being the largest (102 km²) and fourth in area to the south of 28°00' N in the Gulf of California (SEMARNAT/CONANP 2001). The smaller islands are La Partida, La Ballena, Los Islotes, El Gallo and La Gallina. The eastern coast of Espíritu Santo Island is rocky and homogeneous, while the western coast is irregular and offers protected areas in the form of coves, small sandy beaches and mangrove-bordered lagoons (Bourillón-Moreno *et al.* 1988). Sea surface temperature is 19–21°C in winter, 21–24°C in spring and 24–28°C in summer, decreasing in autumn (Arreola 1991).

Survey

Four sampling campaigns were conducted in October 2001 and January, April and June 2002. Nine coastal stations were established around the archipelago, which were geopositioned (GPS) and physiographically characterized (fig. 1). The density and abundance of the conspicuous macrobenthic species were quantified using a band-transect system parallel to the coastline (Conquest *et al.* 1996), in a visual field of 2.5 m on both sides and 50 m in length, with one repetition per transect,

localidades de estudio en la franja costera del archipiélago, las cuales fueron geoposicionadas (GPS) y caracterizadas fisiográficamente (fig. 1). Para la cuantificación de la densidad y la abundancia de las especies macrobentónicas conspicuas se usó el sistema de transecto en banda paralelo a la línea de costa (Conquest *et al.* 1996), en un campo visual de 2.5 m a ambos lados y 50 m de largo, con una repetición por transecto, a profundidades de 4 a 6 m, lo cual representó un área de 500 m² por muestra (Holguín-Quñones *et al.* 2000). Los censos visuales se llevaron a cabo durante horas de mayor iluminación, en periodo de bajamar, mediante buceo libre con inmersiones repetidas para observar oquedades y paredes de rocas grandes. Los registros se llevaron en tablas acrílicas tomando en cuenta las marcas métricas de la línea guía del transecto. La identificación de la mayoría de las especies se realizó *in situ*, recolectando un ejemplar de cada especie para su corroboración. Las especies de moluscos se identificaron con base en los trabajos de Morris (1966), Keen (1971) y Abbott (1974), mientras que los equinodermos, con base en los de Brusca (1980), Durham *et al.* (1980), Caso (1986, 1994), Gotshall (1987), Maluf (1988) y Kerstitch (1989). La temperatura del agua se registró en superficie utilizando un termómetro de cubeta con precisión a 0.5°C; la pendiente y exposición al oleaje de los sitios muestreados se tomaron del plan de manejo del Archipiélago Espíritu Santo (SEMARNAT/CONANP 2001). La cobertura por tipo de sustrato en cada localidad se estimó visualmente como el porcentaje del fondo que se encontraba cubierto de roca, arena o material calcáreo para el área abarcada por el transecto en banda.

Análisis estadístico

La estructura de la comunidad se analizó a partir de la abundancia de las especies mediante métodos univariados y multivariados con la finalidad de hacer comparaciones entre los sitios estudiados, su relación con factores físicos e inferir patrones o tendencias espaciotemporales que pudieran describir o caracterizar a estas comunidades insulares. Se determinó la frecuencia relativa por localidad y muestreo. La riqueza de especies (S) se tomó como el número total de las especies presentes en una muestra, la diversidad se calculó mediante el índice de Shannon-Wiener (H') utilizando el logaritmo base 2 (Magurran 1988), la equidad (J) con el índice de Pielou (1975) y la dominancia de las especies se determinó con el índice de valor biológico de Sanders (1960). La matriz de similitud de Bray-Curtis (1957) de las localidades se construyó transformando los datos de abundancia por especie con raíz cuarta ($\sqrt[4]{}$) (Field *et al.* 1982), mientras que la clasificación se realizó empleando el promedio simple como estrategia de unión utilizando el programa BioDiversity Professional Beta (McAleece 1997). Con la matriz de parámetros ambientales (grado de exposición al oleaje, tipo de sustrato y pendiente) e indicadores estructurales (S, H' y J), previa comprobación de la normalidad de los datos y sin transformación, se realizó un análisis de componentes principales, con el programa ANACOM (De la

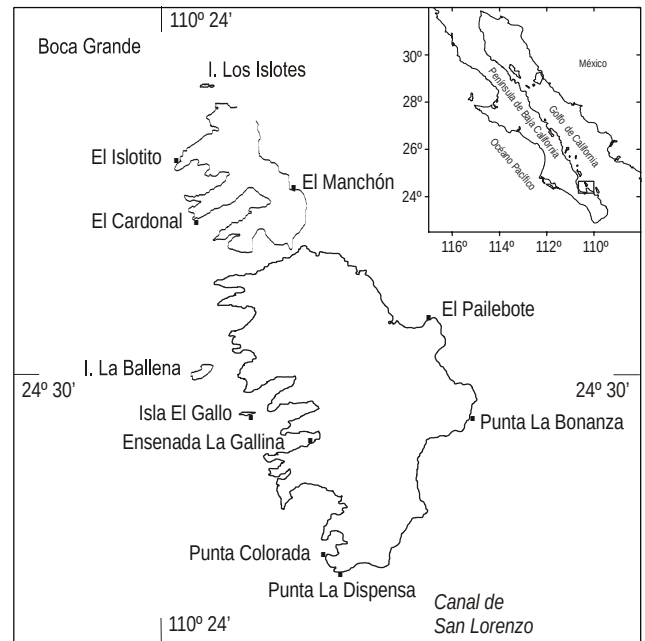


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las localidades de muestreo en el Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México.

Figure 1. Study area and location of the sampling sites in the Espíritu Santo Archipelago, Baja California Sur, Mexico.

at depths of 4–6 m, representing an area of 500 m² per sample (Holguín-Quñones *et al.* 2000). The visual censuses were undertaken during the brightest hours of the day, at low tide, by free diving with repeated immersions to examine cavities and surfaces of large rocks. The observations were recorded on acrylic slates, taking into consideration the metric marks of the transect's guide rope. Most species were identified *in situ* but one specimen of each species was collected for corroboration purposes. Mollusc species were identified based on the works of Morris (1966), Keen (1971) and Abbott (1974), and echinoderms according to Brusca (1980), Durham *et al.* (1980), Caso (1986, 1994), Gotshall (1987), Maluf (1988) and Kerstitch (1989). Sea surface temperature was recorded using a bucket thermometer (accuracy of 0.5°C). The slope and wave exposure at the sampling sites were obtained from the management plan for the Espíritu Santo Archipelago (SEMARNAT/CONANP 2001). Substrate cover at each location was estimated visually based on the percentage of the bottom covered by rock, sand or calcareous material within the band-transect area.

Statistical analysis

The community structure was analyzed based on species abundance using univariate and multivariate methods in order to compare the sampling sites and their relationship with physical factors, and to infer spatiotemporal patterns or trends that may describe or characterize these island populations. The relative frequency of occurrence was determined per sampling site and campaign. Species richness (S) was considered to be

Cruz-Agüero 1994) cuyo propósito es conocer cuál o cuáles de las variables tienen mayor influencia en la disposición espacial de las localidades bajo un supuesto gradiente ambiental (Ludwig y Reynolds 1988). Se aplicaron análisis de variancia (ANOVA, nivel de confianza = 95%) de dos vías a la diversidad, equidad y riqueza para determinar si existían diferencias significativas entre las localidades y los meses de muestreo, previa comprobación de la normalidad y homogeneidad de varianzas; en presencia de diferencias significativas, se utilizó la prueba de Tukey (Zar 1999) para determinar entre que meses y localidades se presentaron tales diferencias. Asimismo, la posible relación entre los factores ambientales y la abundancia mensual de la comunidad se exploró mediante análisis de regresión y correlación lineal. Dichos análisis se realizaron mediante el programa Statistica (versión 6.0, StatSoft Inc., 2003).

Resultados

Factores ambientales

La temperatura superficial del mar durante el periodo de estudio presentó valores muy similares al patrón registrado en promedio para la Bahía de La Paz, el cual permite distinguir dos épocas a lo largo del año: una templada (invierno boreal) y otra cálida (verano boreal). La temperatura media fue de 24.1°C, el mes de enero registró la mínima, de 21°C, y la máxima, de 28.5°C, se alcanzó en octubre. La fluctuación de la temperatura superficial del agua de mar no fue un factor de cambio ($r = 0.0436$, no significativo) con respecto a la abundancia total mensual de los macroinvertebrados bentónicos.

Se diferenciaron tres tipos de sustratos en el archipiélago: rocoso (75%), arenoso (14%) y depósitos coralinos (11%). El sustrato rocoso fue dominante en todas las localidades con excepción de Ensenada la Gallina (25%). El mayor porcentaje de roca se encuentra en el litoral expuesto (El Pailebote, El Manchón, El Islotito). En el litoral semiprotectido (El Cardonal, Isla El Gallo, Punta Dispensa, Punta Colorada y Punta La Bonanza) el sustrato está conformado por una mezcla de roca, arena y depósitos coralinos.

Las localidades del litoral oriental del archipiélago presentan el mayor nivel de exposición al oleaje, pendiente pronunciada ($>5^\circ$) y mayor profundidad con las isobatas de 100–400 m muy cerca de la costa. El litoral occidental tiene zonas semiprotectidas y protegidas, pendientes suaves ($1\text{--}3^\circ$) y menor profundidad, con las isobatas de 50–100 m relativamente alejadas de la costa (Jiménez-Illescas *et al.* 1997, SEMARNAT/CONANP 2001).

Comunidad macrobentónica insular

La comunidad macrobentónica de bivalvos, gasterópodos y equinodermos de la franja costera del archipiélago estuvo compuesta por 32 especies distribuidas en 31 géneros y 26 familias. Los equinodermos tuvieron la mayor representación

the total number of species in one sample. Diversity was calculated with the Shannon-Wiener index (H'), using logarithm base 2 (Magurran 1988). Equitability (J) and species dominance were determined using Pielou's (1975) index and the biological value index (BVI, Sanders 1960), respectively. The Bray-Curtis similarity index (Bray and Curtis 1957) for the sampling sites was built by fourth-root ($\sqrt[4]{}$) transforming the abundance data per species (Field *et al.* 1982), whereas the classification was done based on the simple coupling strategy using the BioDiversity Professional Beta program (McAleece 1997). With the matrix of environmental parameters (degree of wave exposure, type of substrate and slope) and structural indicators (S , H' and J), after testing for normality of data and without transformation, a principal component analysis was applied using the ANACOM program (De la Cruz-Agüero 1994), in order to determine which variable(s) has(have) a greater impact on the spatial disposition of the sites in a particular environmental gradient (Ludwig and Reynolds 1988). Two-way analyses of variance (ANOVA, 95% confidence level) were applied to diversity, equitability and species richness to determine whether there were significant differences among sampling sites and months, first testing for normality and homogeneity of variances. If significant differences were found, the Tukey test (Zar 1999) was applied to determine between which months and sites the differences occurred. The relationship between the environmental factors and monthly community abundance was evaluated based on linear correlation and regression analyses, using the Statistica program (version 6.0, StatSoft Inc., 2003).

Results

Environmental factors

Sea surface temperatures during the study period were very similar to those recorded for La Paz Bay. Two annual seasons can be distinguished: a temperate season (boreal winter) and a hot season (boreal summer). Mean temperature was 24.1°C. The minimum temperature recorded was 21°C in January and the maximum was 28.5°C in October. The fluctuation of sea surface temperature did not affect ($r = 0.0436$, not significant) the total monthly abundance of benthic macroinvertebrates.

Three types of substrates were found in the archipelago: rocky (75%), sandy (14%) and coralline deposits (11%). Rocky substrates predominated at all sites except at Ensenada La Gallina (25%), the highest percentage occurring in exposed littorals (El Pailebote, El Manchón and El Islotito). In semi-protected coastal areas (El Cardonal, Isla El Gallo, Punta Dispensa, Punta Colorada and Punta La Bonanza), the substrate is composed of a mixture of rock, sand and coralline deposits.

The sites on the eastern coast of the archipelago have greater exposure to waves, steep slopes ($>5^\circ$) and greater depths, with the 100–400 m isobaths very close to shore. The western coast has semi-protected and protected areas, soft

(18 especies), seguidos de los bivalvos (9) y los gasterópodos (5) (tabla 1). El grupo taxonómico mejor representado fue el de los equinodermos con un 97.6 % de la abundancia total, el resto correspondió a los bivalvos (1.7 %) y gasterópodos (0.7 %).

Abundancia, densidad y dominancia

Las especies más importantes de los fondos someros por su abundancia y persistencia espaciotemporal (IVB) fueron 13 de las 32 identificadas en el estudio. Entre éstas se distinguen cuatro especies: *Tripneustes depressus* (140.3 ± 64.2 ind totales en promedio por localidad y muestreo, 0.281 ind m^{-2} y 31.85%), *Toxopneustes roseus* (17.8 ± 20.4 ind, 0.036 ind m^{-2} y 19.26%), *Phataria unifascialis* (9.3 ± 5.1 ind, 0.019 ind m^{-2} y 17.04%) y *Pinctada mazatlanica* (4.6 ± 2.0 ind, 0.01 ind m^{-2} y 8.89%) que acumularon el 77.04% de la dominancia global (tabla 1, fig. 2). *Tripneustes depressus* tuvo presencia constante a lo largo del litoral; la mayor abundancia media se observó en El Pailebote (244.0 ± 157.0 ind) y las menores en El Cardonal y Ensenada La Gallina (40.8 ± 20.1 y 165.0 ± 100.6 ind, respectivamente), en las cuales se presentaron las mayores abundancias de *Toxopneustes roseus* (50.5 ± 20.4 y 55.5 ± 75.7 ind, respectivamente) (fig. 2).

Variación espaciotemporal en la comunidad

Las fluctuaciones espaciales y temporales de los indicadores estructurales de la comunidad se muestran en la figura 3. La diversidad y la equidad media variaron de manera semejante entre los meses, siendo junio y enero los de mayor valor ($H' = 1.2 \text{ bits ind}^{-1}$ y $J = 0.40$) y octubre el menor ($H' = 0.950 \text{ bits}$

slopes ($1-3^\circ$) and less depth, with the 50–100 m isobaths relatively far from the coast (Jiménez-Illescas *et al.* 1997, SEMARNAT/CONANP 2001).

Macrobenthic community

The macrobenthic community of bivalves, gastropods and echinoderms on the coastal fringe of the archipelago was composed of 32 species belonging to 31 genera and 26 families. The echinoderms were the best represented group (18 species), followed by the bivalves (9) and then the gastropods (5) (table 1). They also comprised 97.6% of the total abundance, only 1.7% corresponding to the bivalves and 0.7% to the gastropods.

Abundance, density and dominance

Of the 32 species identified in this study, 13 were important because of their abundance and spatiotemporal persistence (BVI). Four species accumulated 77.04% of the overall dominance (table 1, fig. 2): *Tripneustes depressus* (140.3 ± 64.2 ind per sampling site and campaign, 0.281 ind m^{-2} and 31.85%), *Toxopneustes roseus* (17.8 ± 20.4 ind, 0.036 ind m^{-2} and 19.26%), *Phataria unifascialis* (9.3 ± 5.1 ind, 0.019 ind m^{-2} and 17.04%) and *Pinctada mazatlanica* (4.6 ± 2.0 ind, 0.01 ind m^{-2} and 8.89%). *Tripneustes depressus* occurred constantly throughout the coastal fringe. The highest mean abundance was recorded at El Pailebote (244.0 ± 157.0 ind) and the lowest at El Cardonal and Ensenada La Gallina (40.8 ± 20.1 and 165.0 ± 100.6 ind, respectively), where the highest abundances of *Toxopneustes roseus* (50.5 ± 20.4 and 55.5 ± 75.7 ind, respectively) were found (fig. 2).

Spatiotemporal variability of the community

The spatial and temporal fluctuations of the structural indicators of the community are shown in figure 3. The variation of mean diversity and equitability was similar among months, the highest values corresponding to June and January ($H' = 1.2 \text{ bits ind}^{-1}$ and $J = 0.40$) and the lowest to October ($H' = 0.950 \text{ bits ind}^{-1}$ and $J = 0.33$), whereas species richness showed an inverse pattern. In general, these three indices presented little variability throughout the study period (fig. 3a–c), with no significant differences among months for diversity (ANOVA, $F = 0.3927$, $P = 0.7591$), equitability ($F = 0.6258$, $P = 0.6035$) and species richness ($F = 1.7402$, $P = 0.1785$). There were, however, significant differences among sites for diversity ($F = 17.1674$, $P < 0.000$), equitability ($F = 16.2827$, $P < 0.000$) and species richness ($F = 2.8708$, $P < 0.0189$). Hence, diversity, equitability and species richness increased (Tukey minimum significant difference) from the wave-exposed coastline (El Pailebote, El Manchón and El Islotito, mean $H' = 0.55 \text{ bits ind}^{-1}$, $J = 0.22$ and $S = 5.92$) to the semi-protected littoral facing La Paz Bay (El Cardonal, Isla El Gallo, Punta Dispensa, Punta Colorada and Punta La Bonanza, mean

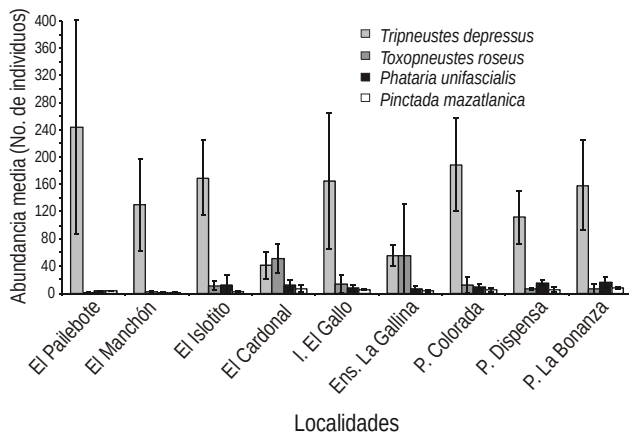


Figura 2. Promedios (barra) y desviación estándar (líneas) de la abundancia media (individuos) de las cuatro especies dominantes de macroinvertebrados bentónicos en las nueve localidades del Archipiélago Espíritu Santo.

Figure 2. Mean values (bar) and standard deviation (line) of the abundance (individuals) of the four dominant benthic macroinvertebrate species at the nine sites in the Espíritu Santo Archipelago.

Tabla 1. Especies de bivalvos, gasterópodos y equinodermos bentónicos de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo. Abundancia media, mínimos y máximos, desviación estándar, frecuencia relativa y densidad. Clasificación según Keen (1973) y Maluf (1988).

Table 1. Shallow-bottom species of bivalves, gastropods and echinoderms recorded at the Espíritu Santo Archipelago, including mean, minimum and maximum abundance, standard deviation, relative frequency and density. Classification according to Keen (1973) and Maluf (1988).

	Abundancia			Desviación estándar	Frecuencia relativa (%)	Densidad (ind m ⁻²)
	Media	Mín.	Máx.			
Phylum Mollusca						
Clase Pelecypoda						
<i>Anadara multicostata</i> (Sowerby 1833)	1.0	1.0	1.0	0.00	11.1	0.002
<i>Modiolus capax</i> (Conrad 1837)	1.0	1.0	1.0	0.00	11.1	0.002
<i>Pinna rugosa</i> Sowerby 1835	1.7	1.0	2.0	0.58	33.3	0.003
<i>Pinctada mazatlanica</i> (Hanley 1856)	4.6	1.7	7.8	2.00	100.0	0.009
<i>Hyotissa hyotis</i> (Linné 1758)	1.0	1.0	1.0	0.00	22.2	0.002
<i>Mirakeena angelica</i> (Rochebrune 1895)	3.0	3.0	3.0	0.00	11.1	0.006
<i>Spondylus calcifer</i> Carpenter 1857	1.7	1.0	2.0	0.58	33.3	0.003
<i>Periglypta multicostata</i> (Sowerby 1835)	2.0	2.0	2.0	0.00	11.1	0.004
<i>Chione tumens</i> (Verrill 1870)	2.0	1.0	3.0	1.41	22.2	0.004
Clase Gastropoda						
<i>Cerithiopsis albonodosa</i> Carpenter 1857	1.0	1.0	1.0	0.00	11.1	0.002
<i>Hexaplex nigritus</i> (Philippi 1845)	2.7	1.0	5.5	1.55	100.0	0.005
<i>Oliva polpasta</i> Duclos 1835	1.0	1.0	1.0	0.00	11.1	0.002
<i>Conus princeps</i> Linnaeus 1785	2.3	1.0	4.0	1.53	33.3	0.005
<i>Neorapana muricata</i> (Broderip 1832)	5.0	5.0	5.0	0.00	11.1	0.010
Phylum Echinodermata						
Clase Asteroidea						
<i>Niodorellia armata</i> (Gray 1840)	2.0	2.0	2.0	0.00	33.3	0.004
<i>Pentaceraster cuminigi</i> (Gray 1840)	6.8	1.0	12.7	8.25	22.2	0.014
<i>Pharia pyramidatus</i> (Gray 1840)	1.8	1.0	4.0	1.01	88.9	0.002
<i>Phataria unifascialis</i> (Gray 1840)	9.3	1.5	16.0	5.10	100.0	0.004
<i>Mithrodia bradleyi</i> Verrill 1867	1.4	1.0	2.0	0.55	55.6	0.019
<i>Acanthaster planci</i> (Linnaeus 1758)	1.9	1.3	2.8	0.67	44.4	0.003
<i>Asteropsis carinifera</i> Lamarck 1816	1.0	1.0	1.0	0.00	11.1	0.004
<i>Heliaster kubiniji</i> Xantus 1860	2.0	1.0	5.0	1.70	55.6	0.004
Clase Ophiuroidea						
<i>Ophiocoma aethiops</i> Lütken 1859	3.0	3.0	3.0	0.00	11.1	0.006
Clase Echinoidea						
<i>Eucidaris thouarsii</i> (Valenciennes 1846)	269.5	2.0	787.5	448.68	33.3	0.539
<i>Centrostephanus coronatus</i> (Verrill 1867)	9.9	2.0	41.8	15.67	66.7	0.020
<i>Diadema mexicanum</i> Agassiz 1863	9.8	1.0	19.0	8.62	44.4	0.020
<i>Toxopneustes roseus</i> (A. Agassiz 1863)	17.8	1.5	55.5	20.40	100.0	0.036
<i>Tripneustes depressus</i> A. Agassiz 1863	140.3	40.8	244.0	64.20	100.0	0.281
<i>Echinometra vanbrunti</i> A. Agassiz 1863	23.3	1.0	70.0	32.19	44.4	0.047
Clase Holothuroidea						
<i>Holothuria</i> sp.	2.3	1.0	3.7	1.89	22.2	0.005
<i>Holothuria arenicola</i> (Semper 1868)	3.1	2.8	3.5	0.53	22.2	0.006
<i>Isostichopus fuscus</i> (Ludwig 1886)	4.3	1.3	11.3	4.04	55.6	0.009

ind⁻¹ y $J = 0.33$); la riqueza de especies se comportó de forma inversa a este patrón. En general, se observa poca variabilidad a lo largo del periodo de muestreo en estos tres índices (fig. 3a–c) no existiendo diferencias significativas entre los meses para la diversidad (ANOVA, $F = 0.3927$, $P = 0.7591$), equidad ($F = 0.6258$, $P = 0.6035$) y riqueza de especies ($F = 1.7402$, $P = 0.1785$). Entre las localidades de muestreo sí se encontraron diferencias significativas para la diversidad ($F = 17.1674$, $P < 0.000$), equidad ($F = 16.2827$, $P < 0.000$) y riqueza de especies ($F = 2.8708$, $P < 0.0189$). De esta forma, la diversidad, equidad y riqueza de especies se incrementan (mínima diferencia significativa de Tukey) del litoral expuesto al oleaje (El Pailebote, El Manchón y El Islotito, promedio $H' = 0.55$ bits ind⁻¹, $J = 0.22$, $S = 5.92$) hacia el litoral semiprotegido frente a la Bahía de La Paz (El Cardonal, Isla El Gallo, Punta Dispensa, Punta Colorada y Punta La Bonanza, promedio $H' = 1.53$ bits ind⁻¹, $J = 0.49$, $S = 8.95$), con excepción de Ensenada La Gallina ($H' = 0.67$ bits ind⁻¹, $J = 0.23$, $S = 7.50$) que tuvo una diversidad baja a pesar de ser una zona muy bien protegida (fig. 3d–f).

Afinidad entre localidades

El análisis de agrupamiento permitió distinguir un patrón espacial entre dos grupos de localidades basándose en la composición faunística y la densidad de las especies, a un nivel de similitud de 62%. Un primer grupo, formado por El Cardonal, El Islotito, Isla El Gallo y El Pailebote, se ubica en la porción norte del archipiélago con litoral expuesto, sustrato predominantemente rocoso y de pendiente pronunciada; un segundo grupo es formado por Punta Dispensa, Punta La Bonanza y Punta Colorada ubicadas en la porción sur, con litoral protegido, sustrato mixto y colonias abundantes de coral pétreo. A estos grupos se agregan otras dos localidades a niveles de similitud más bajos (fig. 4).

Componentes principales

Los tres primeros componentes principales tuvieron el 43.94%, 32.52% y 11.14% de la varianza explicada, lo que representa el 87.33% de la varianza total de los datos. La disposición de las localidades en el plano bidimensional permite diferenciar un gradiente ambiental producido en primera instancia por la exposición al oleaje y la diversidad. Bajo este contexto, se diferenciaron dos tipos de ambientes (fig. 5):

1. Litoral expuesto: Ambientes fundamentalmente de fondos rocosos de alta energía y pendiente muy pronunciada. Este tipo de ambientes se caracterizó por una baja diversidad y una alta dominancia de *Tripneustes depressus*.
2. Litoral semiprotegido: Ambientes con sustratos mixtos con baja energía de oleaje, pendiente suave y mayor cobertura del coral pétreo *Pocillopora verrucosa*. En este tipo de ambientes se encontró a todas las especies del estudio, dominando *T. depressus*, *Toxopneustes roseus*, *Phataria unifascialis*, *Pinctada mazatlanica* y *Eucidaris thouarsii*.

$H' = 1.53$ bits ind⁻¹, $J = 0.49$ and $S = 8.95$), with the exception of Ensenada La Gallina ($H' = 0.67$ bits ind⁻¹, $J = 0.23$ and $S = 7.50$), which had a very low diversity despite being a protected area (fig. 3d–f).

Affinity among sites

The cluster analysis revealed a spatial pattern between two groups of sites based on the faunal composition and density of the species, with a similarity level of 62%. The first group is formed by El Pailebote, El Cardonal, El Islotito and Isla El Gallo in the northern part of the archipelago, and is characterized by exposed shores, predominantly rocky substrates and steep slopes. The second group is formed by Punta Colorada, Punta La Dispensa and Punta La Bonanza in the southern part, and is characterized by protected shores, mixed substrates and abundant colonies of hard coral. Two other sites had lower similarity levels (fig. 4).

Principal components

The first three components comprised 43.94%, 32.52% and 11.14% of the explained variance, corresponding to 87.33% of the total variance of the data. The arrangement of the sites in a two-dimensional plane indicated an environmental gradient produced primarily by wave exposure and diversity. Two types of environment were differentiated (fig. 5):

1. Exposed shores: High-energy environments, with rocky bottoms and steep slopes, characterized by a low diversity and predominance of *Tripneustes depressus*.
2. Semi-protected shores: Low-energy environments, with mixed substrates, soft slopes and greater coral (*Pocillopora verrucosa*) coverage. All the species found in this study occurred in these environments, with predominance of *T. depressus*, *Toxopneustes roseus*, *Phataria unifascialis*, *Pinctada mazatlanica* and *Eucidaris thouarsii*.

Discussion

La Paz Bay is considered by many to be an area of high species richness because it is located in a transition zone between two marine zoogeographic provinces: Californian and Panamic (Santamaría-del Ángel *et al.* 1994). To date, 173 species of gastropods, 120 of bivalves (Holguín-Quñones and García-Domínguez 1997) and 92 of echinoderms (Solís-Marín *et al.* 1997) have been recorded for La Paz Bay. Recent studies have reported 15 species of asteroids (Sosa-Gómez 1998) and 10 of ophiuroids (Cortés-Fernández 1999), after intense sampling efforts at Los Islotes, a small island of the Espíritu Santo Archipelago. Solís-Marín *et al.* (1997) mentioned that the high species richness found for La Paz Bay is the result of intensive sampling campaigns using different methods over several years.

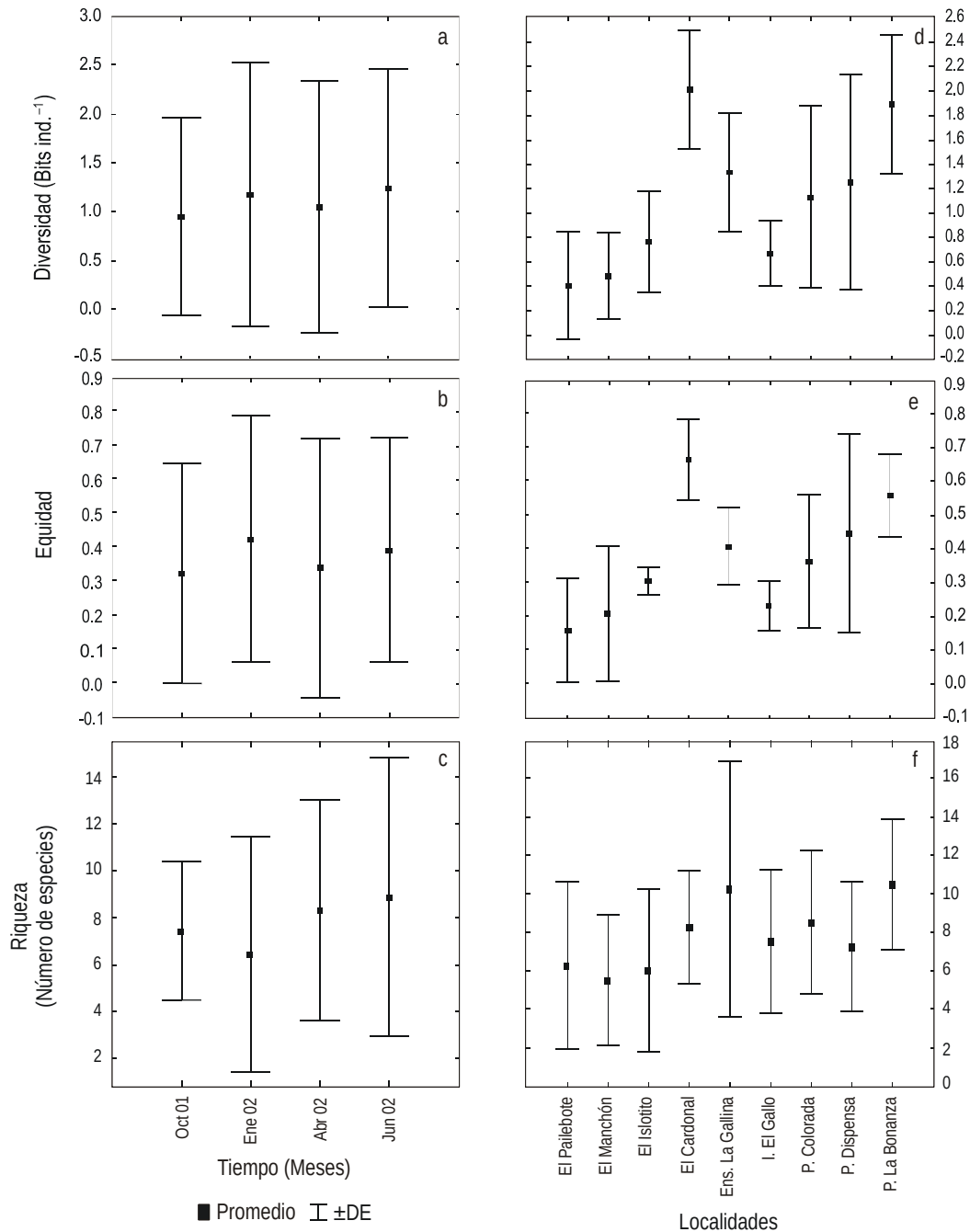


Figura 3. Variaciones en la diversidad (H'), equidad (J) y riqueza de especies (S) entre los cuatro meses de muestreo (a, b y c, respectivamente) y entre las nueve localidades de muestreo (d, e y f, respectivamente). Se muestra la media y la desviación estándar de los cuatro meses y las nueve localidades de muestreo.

Figure 3. Variation in diversity (H'), equitability (J) and species richness (S) among the four sampling months (a, b and c, respectively) and among the nine sites (d, e and f, respectively). The mean and standard deviation are shown.

Discusión

La Bahía de la Paz es considerada por varios investigadores como una zona de elevada riqueza de especies por situarse en una zona de transición entre dos provincias zoogeográficas marinas: la Californiana y la Panámica (Santamaría-del Ángel *et al.* 1994). En esta bahía se tienen registradas 173 especies de gasterópodos, 120 de bivalvos (Holguín-Quñones y García

In this study, echinoderms were the dominant shallow-bottom macroinvertebrates, having the highest number of species (18) and individuals (9654). This possibly reflects the minor commercial importance of the group in this and other areas of the east coast of Baja California Sur (Holguín-Quñones *et al.* 2000). On the other hand, the lower abundance and frequency of occurrence of molluscs indicates a greater level of exploitation, and gastropod and bivalve species should

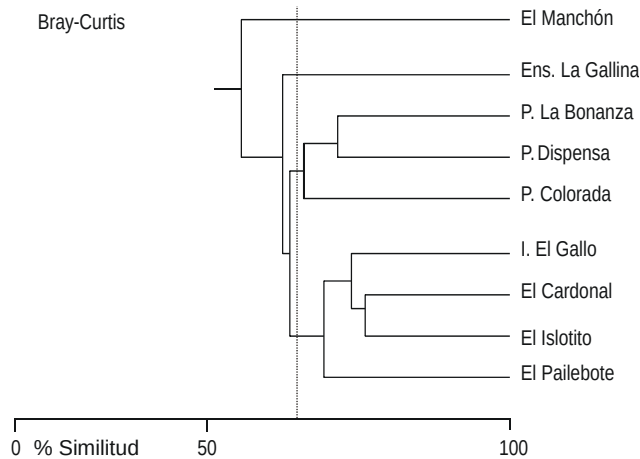


Figura 4. Dendrograma del análisis de similitud entre localidades de estudio. Se muestra la línea de corte (línea punteada).

Figure 4. Dendrogram of the similarity analysis of the sampling sites. The cut off line is shown (dashed line).

Domínguez 1997) y 92 de equinodermos (Solís-Marín *et al.* 1997). En estudios recientes se determinaron 15 especies de asteroideos (Sosa-Gómez 1998) y 10 de ofiuroides (Cortés-Fernández 1999) mediante intensos esfuerzos de muestreo en una pequeña isla del Archipiélago Espíritu Santo denominada Los Islotes. De acuerdo con Solís-Marín *et al.* (1997), la elevada riqueza de especies registrada en la Bahía de La Paz pudiera ser producto del intenso esfuerzo y diversas metodologías de muestreo empleadas a lo largo del tiempo. Los equinodermos fueron los macroinvertebrados de fondos someros dominantes, con la mayor cantidad de especies (18) e individuos (9654), lo que posiblemente es el reflejo de la menor importancia comercial que como grupo tienen éstos en esta y otras zonas de la costa oriental de Baja California Sur (Holguín-Quñones *et al.* 2000). Por el contrario, las menores abundancia y frecuencia de aparición de los moluscos hacen pensar en mayores niveles de explotación. Por esta razón, las especies de gasterópodos y bivalvos pueden considerarse como escasas en el Archipiélago Espíritu Santo. En zonas más alejadas de la ciudad de La Paz (e.g., Isla San José), se han observado especies de este grupo en mucha mayor abundancia empleando un método de evaluación muy similar (Holguín-Quñones y González-Medina 2003).

Durante el periodo de estudio no se observaron organismos de tallas pequeñas en profundidades de 4 a 6 m. Esto ha sido observado en las poblaciones de *Tripneustes depressus* en las costas ecuatorianas (Sonnenholzner y Lawrence 2002), lo que sugiere que estos organismos bentónicos en sus tallas pequeñas ocurren fuera de este intervalo de profundidad y que los procesos de emigración e inmigración deben tener un papel muy importante (Souza *et al.* 1997).

Las variables ambientales modulan los cambios temporales de la comunidad bentónica en menor grado que el tipo de sustrato, que es el factor principal que influye en la distribución de los organismos de fondos someros

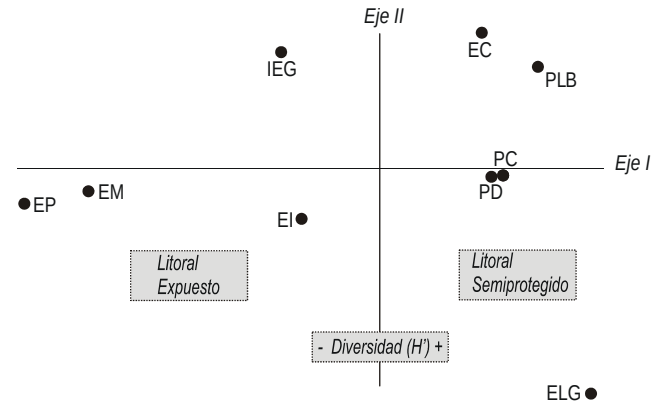


Figura 5. Gráfico bidimensional del análisis de componentes principales para las nueve localidades de muestreo.

Figure 5. Two-dimensional graph of the principal component analysis for the nine sampling sites.

EP = El Pailebote, PC = Punta Colorada, EI = El Islotito, IEG = Isla El Gallo, PLB = Punta La Bonanza, EM = El Manchón, PD = Punta Dispensa, EC = El Cardonal, ELG = Ensenada La Gallina.

be considered scarce in the archipelago. In areas farther from La Paz (e.g., San José Island), species from this group were found to be more abundant when a similar method of evaluation was used (Holguín-Quñones and González-Medina 2003).

Small-size organisms were not observed at 4–6 m depth during our surveys. This was also reported for *Tripneustes depressus* off the coast of Ecuador (Sonnenholzner and Lawrence 2002), and suggests that the small sizes of these benthic organisms do not occur in this depth range and that the emigration and immigration processes must play an important role (Souza *et al.* 1997).

The temporal changes of the benthic community are regulated more by the type of substrate, the main factor influencing the distribution of shallow-bottom organisms (Domínguez-Orozco and Tripp-Quezada 1997), than by environmental variables. Sea surface temperature during the study period was similar to the average pattern determined for La Paz Bay, showing two annual seasons: temperate and hot (SEMARNAT/CONANP 2001). The relation between sea surface temperature and total monthly abundance was not significant.

Substrate, as an ecological factor, is one of the main regulators of benthic communities. The associations between the groups and the presence or absence of some species are related to the spatial distribution and characteristics of the substrate (Yoshida and de Alba 1977). In the Espíritu Santo Archipelago, *T. depressus* was constantly present in both the exposed and semi-protected sites and was dominant in the rocky bottom habitats, as was also observed by Sonnenholzner and Lawrence (2002) along the coast of Ecuador. The spatial distribution of *Toxopneustes roseus*, however, is limited to habitats consisting of thick sand with fragments of mollusc shells, sea urchin skeletons and hard corals (50%), as well as

(Domínguez-Orozco y Tripp-Quezada 1997). El comportamiento de la temperatura durante el periodo estudiado correspondió al patrón medio de la Bahía de La Paz, que se distingue por dos épocas a lo largo del año, una templada y otra cálida (SEMARNAT/CONANP 2001). Por otro lado, la relación entre la temperatura superficial y la abundancia total mensual no fue significativa.

El sustrato, en su rol de factor ecológico, constituye uno de los reguladores elementales de las comunidades bentónicas del archipiélago. Las asociaciones entre los grupos y la presencia o ausencia de algunas especies están relacionadas con la distribución espacial y las características del sustrato (Yoshida y de Alba 1977). En el Archipiélago Espíritu Santo, *T. depressus* tuvo una presencia constante a lo largo del litoral tanto expuesto como semiprotegido y dominó en los fondos rocosos, lo cual también fue observado por Sonnenholzner y Lawrence (2002) en costas ecuatorianas. *Toxopneustes roseus*, por su parte, presenta una distribución espacial limitada a zonas donde el hábitat consiste en arena gruesa con fragmentos de conchas de moluscos, esqueletos de erizos y corales pétreos (50%) así como roca (50%); estos fragmentos de conchas aparentemente los utiliza *T. roseus* para protegerse, sosteniéndolos con los pedicelarios y llegando en ocasiones a cubrir todo su cuerpo. Esta conducta podría considerarse antidepredatoria ya que llega a mimetizarse con el fondo (obs. pers.). Su mayor dominancia se encontró en las localidades de El Cardonal y Ensenada La Gallina (fig. 2). Otro caso particular es *Eucidaris thouarsii*, la segunda especie en abundancia global, confinada a la localidad Ensenada La Gallina, donde se le halló en altas densidades habitando covachas de la base muerta del coral *Pocillopora verrucosa*.

Ni la diversidad (H') ni la equidad (J) ni la riqueza de especies (S) mostraron cambios significativos en la comunidad macrobentónica durante los meses. Sin embargo, se pudo evidenciar la existencia de diferencias espaciales entre las nueve localidades muestreadas, las cuales fueron corroboradas mediante los análisis de clasificación y ordenación. La clasificación basada en la composición faunística separa en dos grupos a las localidades; esta misma diferenciación de grupos es apreciable en el continuo de variación ambiental con preponderancia de la exposición al oleaje y la diversidad revelado por la ordenación. De esta manera, el litoral oriental expuesto presentó niveles de diversidad y equidad bajos, en sustrato predominantemente rocoso de fuerte declive por la cercanía de las isobatas de 100–400 m a la línea de costa (Jiménez-Illescas *et al.* 1997), mientras que el litoral occidental semiprotegido del archipiélago mostró niveles de diversidad y equidad de medios a altos en un sustrato más heterogéneo (roca, arena y material calcáreo), menos inclinado y más somero.

El transporte inducido por mareas que provienen del Golfo de California llega a la altura de las localidades Punta La Bonanza y El Pailebote, se bifurca y presenta la mayor velocidad de transporte hacia el norte del archipiélago y entra a la bahía por la “boca grande”, mientras que una pequeña parte de la masa de agua se dirige hacia el sur y cae en una zona de

rocas (50%). Shell fragments are apparently used by *T. roseus* for protection; they are supported by the pedicellariae and occasionally cover the entire body. This conduct could be considered antipredatory, since it mimics the bottom (pers. obs.). The greatest abundance of this species was found at El Cardonal and Ensenada La Gallina (fig. 2). Another particular case was that of *Eucidaris thouarsii*, the second species in overall abundance. It was confined to Ensenada La Gallina, where it was found in high densities, inhabiting cavities in the dead base of the coral *Pocillopora verrucosa*.

Neither diversity (H'), equitability (J) nor species richness (S) showed significant changes in the macrobenthic community during the sampling months, though spatial differences were observed among the nine sites, corroborated by the classification and cluster analyses. The classification based on the faunal composition separates the sites into two groups; this same differentiation is evident through the continuum of environmental variation, the dominating factors being wave exposure and density, as revealed by the cluster analysis. Thus, low levels of diversity and equitability were recorded for the eastern coast of the archipelago, dominated by rocky substrate with a steep slope because of the proximity of the 100–400 m isobaths to the coastline (Jiménez-Illescas *et al.* 1997), whereas the levels were medium to high for the semi-protected western coast, where the substrate was more homogeneous (rock, sand and calcareous material), less steep and shallower.

Water transported by tides from the Gulf of California reaches the sites of Punta La Bonanza and El Pailebote. It then bifurcates and attains greater speed towards the north of the archipelago, entering La Paz Bay through the large mouth. A small part of the water mass flows southwards into an area of retention and little transport due to the decrease in depth. The rest of the current enters the bay at high speed through the San Lorenzo Channel (Jiménez-Illescas *et al.* 1997).

Substrate heterogeneity, wave exposure and slope seem to be important factors that explain the spatial gradient of the macrobenthic communities in the shallow sublittoral zone of the Espíritu Santo Archipelago. The lower abundance and frequency of occurrence of bivalves and gastropods indicate that they are subject to greater exploitation in the archipelago than in other areas of the region. Further monitoring of the resources on a larger spatial and temporal scale is therefore recommended in order to determine the persistence or change of these patterns in the community structure.

Acknowledgements

The authors thank the Coordinación General de Postgrado e Investigación, Instituto Politécnico Nacional. The first author acknowledges the support received from CONACYT and PIFI (IPN), and the second and third authors the support received from COFAA (IPN). Thanks are also due to the reviewers of the manuscript for their valuable comments and suggestions.

English translation by Christine Harris.

retención y bajo transporte debido a la disminución de la profundidad. El resto de la corriente entra por el Canal de San Lorenzo con altas velocidades (Jiménez-Illescas *et al.* 1997).

La heterogeneidad del sustrato, la exposición y la pendiente parecen ser algunos de los factores más importantes que pudieran explicar el gradiente espacial en las comunidades macrobentónicas del sublitoral somero del Archipiélago Espíritu Santo. Las menores abundancia y frecuencia de aparición de bivalvos y gasterópodos pueden deberse a un mayor aprovechamiento de estas especies en el archipiélago, comparado con otras zonas de la región. De acuerdo con lo anterior, se sugiere llevar a cabo un seguimiento de mayor escala en espacio y tiempo para detectar la persistencia o el cambio de estos patrones en la estructura comunitaria.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Coordinación General de Postgrado e Investigación del Instituto Politécnico Nacional. FJGM agradece los apoyos de CONACYT, y del PIFI (IPN). OEHQ y GCA reconocen adicionalmente el apoyo otorgado por COFAA (IPN). Se agradece también el apoyo del personal del SIG del CICIMAR-IPN, así como a los revisores del manuscrito sus comentarios y sugerencias.

Referencias

- Abbott RT. 1974. American Seashell. The Marine Mollusca of Atlantic and Pacific Coasts of North America. Van Nostrand Reinhold, New York, 663 pp.
- Arreola LJA. 1991. Larvas de peces en la Ensenada de La Paz, BCS. Tesis de licenciatura, Universidad. Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México, 94 pp.
- Bourillón-Moreno L, Díaz-Barriga AC, Eccardi-Ambrosi F, Lira-Fernández E, Ramírez-Ruiz J, Velarde-González E, Zavala-González A. 1988. Islas del Golfo de California. Secretaría de Gobernación/Univ. Nacional Autónoma de México, 292 pp.
- Bray JR, Curtis JT. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecol. Monogr. 27: 325–349.
- Brusca RC. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. 2nd ed. Univ. Arizona Press, 427 pp.
- Caso ME. 1986. Los equinodermos del Golfo de California colectados en las campañas SIPCO I-II-II, a bordo del B/O *El Puma*. An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx. 13: 91–184.
- Caso ME. 1994. Estudio morfológico, taxonómico, ecológico y distribución geográfica de los asteroideos recolectados durante las campañas oceanográficas Cortés 1, 2, 3. An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx. 22: 101–119.
- Conquest L, Burr R, Donnelly R, Chavarria J, Gallucci V. 1996. Sampling methods for stock assessment for small-scale fisheries in developing countries. In: Gallucci VF, Saila SB, Gustafson DJ, Rosthchild BJ (eds.), Stock Assessment Quantitative Methods and Applications for Small-scale Fisheries. Lewis Publ., Florida, pp. 179–225.
- Cortés-Fernández H. 1999. Los ofiuroides (Echinodermata: Ophiuroidea) de Los Islotes, la Bahía de La Paz, BCS, México. Tesis profesional, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México, 67 pp.
- De la Cruz-Aguero G. 1994. Sistema para el análisis de comunidades ANACOM: Versión 3.0. Depto. Pesquerías y Biología Marina, CICIMAR, IPN, México. vi + 99 pp. ISBN 970-91358-0-5.
- Domínguez-Orozco AL, Tripp-Quezada A. 1997. Estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de la Caleta de Balandra, Bahía de La Paz, BCS. In: Urbán RJ, Ramírez M (eds.), La Bahía de La Paz, Investigación y Conservación. UABCS/CICIMAR/Scripps Institution of Oceanography, La Paz, BCS, México, pp. 119–127.
- Durham JW, Wargner CD, Abbott DP. 1980. Echinoidea: The Sea Urchins. In: Morris HR, Abbott DP, Hardelie EC (eds.), Intertidal Invertebrates of California. Stanford Univ. Press, California, pp. 160–176.
- Field JG, Clark KR, Warwick RM. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Mar. Ecol. Prog. Ser. 8: 37–52.
- Gotshall DW. 1987. Marine Animals of Baja California. A Guide to the Common Fishes and Invertebrates. Sea Challengers, Monterey, California, 112 pp.
- Glynn PW, Wellington GM, Birkeland C. 1979. Coral reef growth in the Galapagos: Limitation by sea urchins. Science 203: 47–49.
- Holguín-Quñones OE, García-Domínguez F. 1997. Lista anotada de las especies de moluscos recolectadas en la Bahía de La Paz, BCS. In: Urbán RJ, Ramírez M (eds.), La Bahía de la Paz, Investigación y Conservación. UABCS/CICIMAR/Scripps Institution of Oceanography, La Paz, BCS, México, pp. 93–117.
- Holguín-Quñones OE, González-Medina F. 2003. Variación espacio-temporal de algunos macroinvertebrados (Gasteropoda, Bivalvia, Echinodermata y Cnidaria) de fondos someros rocosos de la Isla San José, Golfo de California. IX Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés AC y III Simposium Internacional sobre el Mar de Cortés. La Paz, BCS, México.
- Holguín-Quñones OE, Wright-López H. 2000a. Erizo y pepino de mar de la Bahía de Loreto, BCS, México. Boletín No. 75, CICIMAR-IPN.
- Holguín-Quñones OE, Wright-López H. 2000b. Asteroideos del Parque Marino Nacional de la Bahía de Loreto, BCS, México. Boletín No. 76, CICIMAR-IPN.
- Holguín-Quñones OE, Wright-López H, Solís-Marín F. 2000. Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. Rev. Biol. Trop. 48: 749–757.
- Jiménez-Illescas AR, Obeso-Niebla M, Salas-León D. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz. In: Urbán RJ, Ramírez M (eds.), La Bahía de La Paz, Investigación y Conservación. UABCS/CICIMAR/Scripps Institution of Oceanography, La Paz, BCS, México, pp. 31–41.
- Keen AM. 1971. Sea Shells of Tropical West America. Marine Mollusks from Baja California to Peru. 2nd ed. Stanford Univ. Press, California, 1065 pp.
- Kerstitch A. 1989. Sea of Cortez Marine Invertebrates. A Guide for the Pacific Coast from Mexico to Ecuador. Sea Challengers, Monterey, California, 115 pp.
- Ludwig JA, Reynolds JF. 1988. Statistical Ecology. John Wiley, New York, 337 pp.
- Maluf LY. 1988. Composition and distribution of the Central Eastern Pacific echinoderms. Tech. Rep. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County 2: 1–242.
- Magurran AE. 1988. Ecological Diversity and its Measurement. Princeton Univ. Press, New Jersey, 179 pp.
- McAlece N. 1997. Biodiversity professional beta. The Natural History Museum & The Scottish Association of Marine Science, URL: <http://www.sams.ac.uk/activities/downloads/downloads.htm>
- Morris PA. 1966. A Field Guide to Shells of the Pacific Coast and Hawaii including Shells of the Gulf of California. The Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin, Boston, 297 pp.
- Pielou EC. 1975. Ecological Diversity. Wiley Interscience, New York, 142 pp.

- Poutiers JM. 1995a. Bivalvos. In: Fischer W, Krupp F, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH (eds.), Guía FAO para la Identificación de Especies para Fines de la Pesca. Pacífico Centro-oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados. FAO, Roma, pp. 99–222.
- Poutiers JM. 1995b. Gasterópodos. In: Fischer W, Krupp F, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH (eds.), Guía FAO para la Identificación de Especies para Fines de la Pesca. Pacífico Centro-oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados. FAO, Roma, pp. 223–304.
- Sanders HL. 1960. Benthic studies in Buzzard Bay. III. The structure of the soft-bottom community. Limnol. Oceanogr. 5: 138–153.
- Santamaría-del Ángel E, Álvarez-Borrego S, Muller-Karger FE. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. J. Geophys. Res. 99: 7411–7421.
- SEMARNAT/CONANP 2001. Programa de Manejo, Complejo Insular Espíritu Santo, México. Componente del área de protección de flora y fauna islas del Golfo de California. SEMARNAT/CONANP, México, 194 pp.
- Solís W. 1982. Aspectos ecológicos de la contaminación orgánica sobre el macrobentos de las cuencas de sedimentación en la Bahía de Marsella (Francia). An. Int. Cienc. 9: 19–44.
- Solís-Marín FA, Reyes-Bonilla H, Herrero-Pérezrul MD, Arizpe-Covarrubias O, Laguarda-Figueras A. 1997. Sistemática y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. Cienc. Mar. 23: 249–263.
- Sonnenholzner JJ, Lawrence J. 2002. A brief survey of echinoderm communities of the central and southern marine-coastal wetlands of the continental coast off Ecuador. Bol. Ecotrop. 36: 26–35.
- Sosa-Gómez A. 1998. Listado taxonómico de asteroideos (Echinodermata) en Los Islotes, Baja California Sur, México. Tesis profesional, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México, 67 pp.
- Souza MM, Junqueira AOR, Lavrado HP, Ventura CR, Silva SH. 1997. Aspectos ecológicos de *Leucozonia nassa* (Gmelin, 1971) (Mollusca: Gastropoda) Em Habitat de gramíneas marihas. Cabo Frio-Brasil. Resúmenes del III Congreso Latinoamericano de Malacología (III CLAMA).
- Villarreal G. 1995. Alteraciones en la estructura de la comunidad de macrobentos en Bahía Falsa, México, relacionadas con el cultivo de *Crassostrea gigas*. Cienc. Mar. 21: 373–386.
- Yoshida MK, de Alba CR. 1977. Estudio preliminar de las comunidades bentónicas de la Ensenada de La Paz, Baja California Sur. Mem. CIB-CASIO III: 17–30.
- Zar JH. 1999. Biostatistical Analysis. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey, 929 pp.

Recibido en octubre de 2003;
recibido en su forma actual en enero de 2005;
aceptado en julio de 2005