

Estructura de las asociaciones de las estrellas de mar (Asteroidea) en arrecifes rocosos del Golfo de California, México

Héctor Reyes Bonilla, Adriana González Azcárraga & Aracely Rojas Sierra

Universidad Autónoma de Baja California Sur. Departamento de Biología Marina. Apdo. 19-B, C.P. 23080. La Paz, B.C.S., México; Tel.: (612) 123-8800, ext. 4100. Fax: (612) 123-8819; hreyes@uabcs.mx; adry_g@hotmail.com.

Recibido 14-VI-2004. Corregido 09-XII-2004. Aceptado 17-V-2005.

Abstract: Sea Star (Asteroidea) assemblage structures on the rocky reefs of the Gulf of California, Mexico.

Sea stars are invertebrates that play relevant roles in rocky and coral reefs: they occupy different levels in food webs and may act as top predators. There are numerous studies on taxonomy and biogeography of the class in the eastern tropical Pacific, but information about the attributes and composition of its assemblages is scant. The objectives of this study were the examination and comparison of asteroid community structure from four regions of the Gulf of California, México, characterized by the presence of rocky reefs, and the search for possible associations between pairs of species. In August 2004 we visited four locations in the western gulf: Bahía de Los Angeles (29° N), Santa Rosalía (27° N), Loreto (26° N) and La Paz (24° N), and censused sea stars using 50 m² belt transects (N=93). Abundance and species richness was estimated, as well as diversity (H'), evenness (J') and taxonomic distinctness (Δ^*); then, all variables were compared among regions with analysis of variance. In addition, an ordination analysis was run looking for groups of locations with similar faunistic composition. Our results showed that Loreto Bay had the highest richness and abundance of asteroids, probably because it presents a large number of habitats and multiple food sources; these conditions seem to favor the occurrence of rare species and of detritivores. However, there were no significant interregional differences among ecological indices, nor we detected groups of locations singled out because of its species composition. Thus, community structure of sea stars in rocky areas of the Gulf of California is quite homogeneous and do not change with latitude. This is a consequence of the fact that all regions under analysis had the species *Phataria unifascialis* and *Pharia pyramidatus* as dominant in number. There were significant positive associations between three pairs of species: apparently, competition is not particularly relevant to control sea star community structure in the gulf. Rev. Biol. Trop. 53(Suppl. 3): 233-244. Epub 2006 Jan 30.

Key words: Asteroidea, Rocky reefs, Gulf of California, Diversity and abundance indices.

Los equinodermos constituyen uno de los grupos más conspicuos en los márgenes costeros del planeta, al aparecer en todas las franjas latitudinales, alcanzando números y biomásas considerables (Lawrence 1987). Se conoce la relevancia ecológica de holoturias, ofiuros y equinoideos en sistemas de agua somera, especialmente como recicladores de material orgánico y como herbívoros (Jangoux y Lawrence 1982, Menge 1982). Sin embargo, el grupo de las estrellas de mar (Clase Asteroidea) es quizá el que juega el papel ecológico de mayor relevancia en arrecifes coralinos y rocosos tropicales y templados alrededor del mundo,

al ocupar muy diversos niveles de las cadenas tróficas y también al actuar como depredadores tope (Jangoux 1982, Birkeland 1989).

Se han efectuado múltiples estudios y revisiones de la taxonomía de asteroideos en el Pacífico oriental tropical (Verrill 1867, Caso 1944, Cintra-Buenrostro 2001), así como listados de especies a escalas locales y regionales (Solís-Marín *et al.* 1993, Bautista-Romero *et al.* 1994, Cintra-Buenrostro *et al.* 1998), y análisis biogeográficos (Maluf 1988, Solís-Marín *et al.* 1997). También se han tratado con cierta extensión algunos aspectos de la historia de vida de especies como *Acanthaster planci*

(Linnaeus, 1758), *Heliaster kubiniji* Xantus, 1860, y *Phataria unifascialis* (Gray, 1840) (Glynn 1974, 1985, Dungan 1982, Morgan y Cowles 1996, Salazar y Reyes-Bonilla 1998, Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999). Sin embargo, hay apenas unos cuantos trabajos donde se analicen aspectos de la estructura de las asociaciones de estrellas de mar (incluyendo variables como riqueza, abundancia y diversidad de las especies) y es interesante que todos ellos han sido llevados a cabo en México. Reyes-Bonilla (1995) indicó que en Isla San Benedicto, Archipiélago de Revillagigedo (19° 18' N, 110° 49' W), la abundancia de asteroideos era de alrededor de cinco individuos/30 minutos de buceo, pero que solo se hallaron tres especies en los recorridos (siendo *A. planci* la dominante, seguida por *Mithrodia bradleyi* Verrill, 1867 y *Linckia guildingi* Gray, 1840), Caso *et al.* (1996) investigaron los patrones de abundancia y riqueza de las especies en fondos rocosos y arenosos de la Bahía de Mazatlán (23°13' N, 106°26' W), situada en la parte este de la entrada del Golfo de California, entre 1977 y 1984; los autores indicaron que *Pharia pyramidatus* (Gray, 1840) y *Phataria unifascialis* fueron las especies dominantes de asteroideos en la región. Luego, Chávez-Dagostino *et al.* (2000) indicaron que en la franja de arrecifes rocosos y coralinos de Islas Marietas (20° 41' N, 105° 46' W), prácticamente no se presentaban estrellas de mar. Holguín-Quñones *et al.* (2000) registran que en la Bahía de Loreto (25°55' N, 111°17' W), en el Golfo de California, la riqueza fluctuó entre cuatro y nueve especies por transecto de 250 m², y que las comunidades de áreas insulares son semejantes entre sí y más ricas que las de tierra firme. Finalmente, Benítez-Villalobos (2001) mencionó que en el arrecife de La Entrega, Bahías de Huatulco (15°43' N, 96°10' W; en el extremo oeste del Golfo de Tehuantepec), la comunidad está dominada por especies de ofiuroides.

De esta manera, se hace patente la necesidad de mejorar nuestro conocimiento sobre la condición actual de las comunidades de equinodermos en la costa occidental del continente, y de efectuar análisis interregionales enfocados

a grupos particulares, cuyos miembros tienen mayores afinidades ecológicas. Bajo esta perspectiva, los objetivos de la presente investigación fueron examinar y comparar la estructura comunitaria en cuatro regiones del occidente del Golfo de California caracterizadas por la presencia de arrecifes rocosos, e indagar sobre la posible existencia de asociaciones entre pares de especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se llevó a cabo en arrecifes rocosos situados en cuatro regiones del margen occidental del Golfo de California: Bahía de Los Angeles (29°05' N a 28°53' N), Santa Rosalía (27°20' N a 27°05' N), Loreto (26°07' N a 25°43' N), y La Paz (24°16' N a 24°48' N), durante un recorrido efectuado en agosto de 2004. En cada región se visitaron entre 4 y 6 localidades distribuidas a lo largo del litoral o en las islas adyacentes (e.g., Isla Smith en Bahía de Los Angeles, Isla Tortuga en Santa Rosalía, Isla Carmen en Loreto e Isla Espíritu Santo en La Paz), y en cada localidad se efectuaron al menos cuatro censos de estrellas de mar usando transectos de banda de 25 x 2 m (50 m² de superficie en cada uno; English *et al.* 1997), y a profundidades de entre 3 y 10 m ya que en esa zona se encuentran sus mayores abundancias (Reyes Bonilla y Calderón Aguilera 1999). El número total de censos fue de 93 (equivalentes a 4 650 m² de fondo revisado). La identificación de las especies se hizo siguiendo los criterios de Brusca (1980), Caso (1992) y Hickman (1998), y apoyados por ilustraciones de Kerstitch (1989) y Gotshall (1987). Los datos de abundancia se analizaron en unidades de individuos por transecto (equivalentes a ind/50m²), y para cada unidad de muestreo se calculó la riqueza total, así como los índices de diversidad de Shannon (H', en base 10), uniformidad de Pielou (J') y distintividad taxonómica (Δ^*) de Clarke y Warwick (Krebs 1999, Clarke y Warwick 2000). Este último ha recibido poca atención en estudios de faunas tropicales de las Américas (Reyes-Bonilla 2004), pero además

de que considera los parámetros típicos para la caracterización de las asociaciones (riqueza y abundancia de especies), presenta ciertas ventajas sobre los de uso común; entre ellas puede citarse que Δ^* no se ve afectado por el tamaño de muestra y es sensible a cambios en la composición faunística, ya que toma en cuenta las jerarquías linneanas en su cálculo (Warwick y Clarke 2001).

Los valores de los índices fueron revisados con las pruebas de Kolmogorov-Smirnoff y Levene para determinar si mostraban normalidad y homoscedasticidad, y luego fueron utilizados para comparar la estructura comunitaria entre regiones por medio de análisis de varianza y la prueba *a posteriori* de Tukey para tamaños de muestra desiguales (también conocida como Spjøtvoll y Stoliner; detalles sobre todas las pruebas pueden consultarse en Zar 1999). Finalmente se estimó el grado de semejanza entre las localidades de muestreo usando el índice de Bray-Curtis (que considera en conjunto la presencia y abundancia de las especies; Krebs 1999), y a partir de la matriz de similitud se efectuó un análisis de ordenación con la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS; Clarke y Warwick 2000). Para confirmar si las localidades mostraban algún arreglo discernible y estadísticamente significativo se consideró el nivel de stress del NMDS (que no debe exceder 0.10, McCune *et al.* 2000) y se aplicó el análisis de similitud (ANOSIM; Clarke y Warwick 2000) empleando como factores a las localidades de trabajo (hipótesis nula: no hay diferencia en la composición de las comunidades). Esta prueba es análoga a un análisis de varianza no paramétrico de una vía, y se basa en aleatorizaciones de los valores de similitud entre sitios, cuyos resultados luego son comparados con los obtenidos en el trabajo de campo (Clarke y Green 1988). La última parte del análisis numérico consistió en la revisión de la existencia de posibles asociaciones significativas en la abundancia entre pares de especies, y para esto se aplicaron análisis de correlación de Pearson.

Durante el recorrido se identificaron 1 271 especímenes pertenecientes a 12 especies de asteroideos (Cuadro 1), en 12 géneros y siete familias. De ellas, *P. unifascialis* fue la especie más abundante (65.1% del total de individuos observados) y frecuente (90.3% de los transectos), seguida por *P. pyramidatus* (17.8% de la abundancia y 70.1% de frecuencia de presencia). Caso contrario, para las especies *Nidorellia armata* (Gray, 1840) y *Linckia guildingii* (Gray, 1840), de las cuales solo se encontró un ejemplar en los transectos, mientras que para *Amphiaster insignis* Verrill, 1868 y *Tamaria stria* (Fischer, 1906) no se observaron individuos en las unidades muestrales, aunque aparecieron en la zona de trabajo. En el estudio sólo hubo tres transectos donde no se hallaron especímenes de asteroideos (3.2% del total); uno en Bahía de Los Angeles y dos en Santa Rosalía, y en otros 18 solo apareció una especie (generalmente *P. unifascialis* o *P. pyramidatus*).

Loreto fue la región donde más especies fueron observadas (nueve de las 12 totales; Cuadro 1). El valor máximo de riqueza por unidad de muestreo fue de seis especies (en dos transectos: uno de Loreto y otro de Bahía de Los Angeles). La riqueza promedio en la región de estudio fue de 2.29 ± 0.12 especies por transecto, siendo significativamente mayor en Loreto que en el resto de lugares ($F_{3,89} = 5.453$, $p = 0.002$; Pruebas *a posteriori*: Loreto-Bahía Los Angeles $p = 0.009$, Loreto-Santa Rosalía $p = 0.016$, Loreto-La Paz $p = 0.018$, Fig. 1).

La abundancia de asteroideos por censo fluctuó entre cero y 47 individuos, y el valor promedio general fue de 13.667 ± 1.003 ind/transecto (equivalentes a 0.273 ± 0.020 ind/m²). De acuerdo al ANOVA ($F_{3,89} = 8.401$, $p < 0.001$; Fig. 1), la riqueza fue mayor en Loreto que en Bahía de Los Angeles ($p = 0.047$), Santa Rosalía ($p = 0.023$) y La Paz ($p = 0.0003$), y también en Bahía de Los Angeles que en La Paz ($p = 0.044$). La diversidad (H') no mostró diferencias significativas entre sitios ($F_{3,89} = 1.636$,

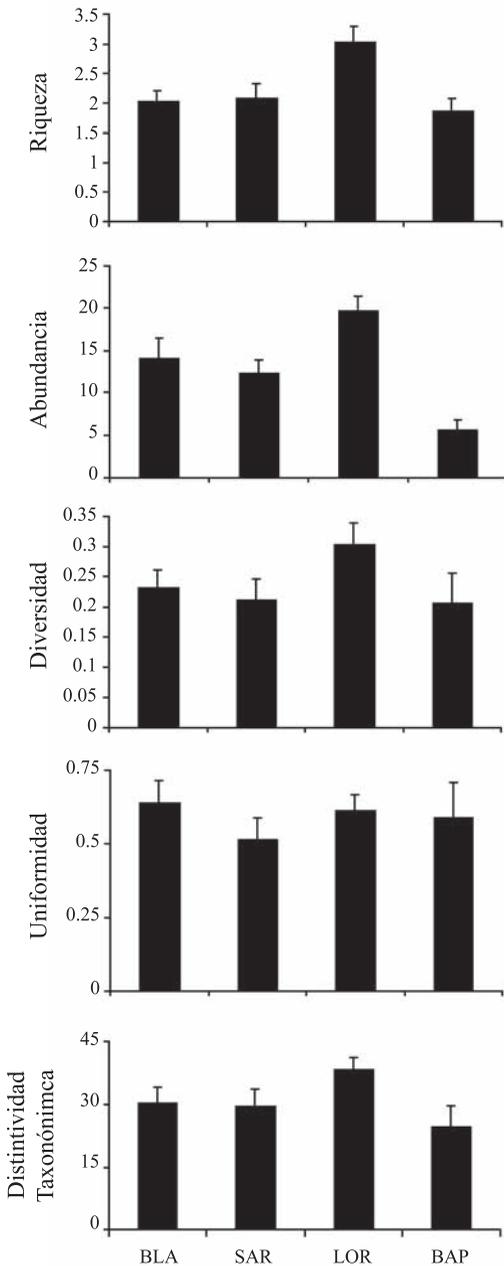
CUADRO 1

Densidad poblacional (ind./ 50 m²; promedio \pm error típico) de las especies de asteroides observadas en el trabajo de campo (se indica el número de censos por región).
El asterisco indica especies observadas en la localidad pero no presentes en los censos

TABLE 1
Population density (ind./ 50 m²; average \pm Standard error) of asteroid species observed during field work (is indicated the number of census per region).
The asterisk show species observed in the locality but not present in the censuses

ESPECIE	REGION						Promedio general (N= 93)
	Bahía de Los Angeles (N= 24)	Santa Rosalia (N= 30)	Loreto (N= 24)	La Paz (N= 15)			
Familia Asteroideidae							
<i>Amphister insignis</i> Verrill, 1868	---	---	*	---			0.011 \pm 0.011
Familia Oreasteridae							
<i>Nidorellia armata</i> (Gray, 1840)	---	---	0.042 \pm 0.042	---			0.011 \pm 0.011
<i>Pentaceraster cumingi</i> (Gray, 1840)	0.833 \pm 0.339	0.867 \pm 0.302	4.208 \pm 1.697	0.200 \pm 0.114			1.613 \pm 0.479
Familia Asteropeidae							
<i>Asteropsis carinifera</i> Lamarck, 1816	---	---	0.083 \pm 0.058	0.067 \pm 0.053			0.032 \pm 0.018
Familia Ophiasteridae							
<i>Linckia guildingii</i> Gray, 1840	---	---	0.042 \pm 0.042	---			0.011 \pm 0.011
<i>Pharia pyramidatus</i> (Gray, 1840)	3.417 \pm 0.608	1.800 \pm 0.382	2.917 \pm 0.499	1.333 \pm 0.285			2.430 \pm 0.255
<i>Phataria unifascialis</i> (Gray, 1840)	9.792 \pm 1.854	8.600 \pm 1.072	11.458 \pm 1.822	3.933 \pm 0.807			8.892 \pm 0.802
Familia Mithrodiidae							
<i>Mithrodia bradleyi</i> Verrill, 1867	---	0.067 \pm 0.046	0.583 \pm 0.169	0.067 \pm 0.053			0.183 \pm 0.053
Familia Acanthasteridae							
<i>Acanthaster planci</i> (Linnaeus, 1758)	---	0.300 \pm 0.145	0.375 \pm 0.179	0.077 \pm 0.053			0.204 \pm 0.068
Familia Echinasteridae							
<i>Echinaster tenuispinus</i> (Verrill, 1871)	---	0.800 \pm 0.558	---	---			0.258 \pm 0.182
Familia Heliasteridae							
<i>Heliaster kubiniji</i> Xantus, 1860	0.083 \pm 0.058	---	0.042 \pm 0.042	---			0.032 \pm 0.018
<i>Tamaria stria</i> (Fisher, 1906)	*						
Promedio general de abundancia	14.13 \pm 2.34	12.43 \pm 1.46	19.75 \pm 1.66	5.67 \pm 1.20			13.67 \pm 1.00
Riqueza total por región	4	6	9	6			6

$p=0.187$; ámbito 0 - 0.654), aunque fue ligeramente mayor en Loreto (Fig. 1). De manera similar, no existieron diferencias significativas en la uniformidad (J' ; $F_{3,89}=0.585$, $p=0.626$; ámbito 0 - 0.991), aunque el valor del índice fue mayor en Santa Rosalía que en las demás



regiones (Fig. 1). Tampoco hubo diferencias significativas en la distintividad taxonómica (Δ^* ; $F_{3,89}=1.966$, $p=0.125$), pero el promedio de los índices fue más alto en Loreto y más bajo en La Paz (Fig. 1).

El NMDS no mostró arreglos claros en la posición de las localidades en un espacio bi o tridimensional definido por sus niveles de semejanza (Fig. 2; sólo se indican los dos ejes principales), y el stress (0.18) es indicativo de la ausencia de tendencias. Adicionalmente, el ANOSIM no reveló diferencias en la composición de las asociaciones de las cuatro regiones estudiadas ($R=0.03$, $p=0.088$). Tomando en conjunto los resultados de las comparaciones entre los índices comunitarios y los análisis de ordenación, puede afirmarse que no hay evidencias para suponer que existen diferencias relevantes en la composición y estructura de las comunidades de asteroideos en los sitios estudiados.

Finalmente, las correlaciones lineales entre las abundancias de las especies no fueron significativas en la mayoría de los casos ($N=30$ pares), lo que denota que las abundancias de los asteroideos de zonas rocosas en el Golfo de California en general no parecen estar muy influenciadas por las de otras especies de su mismo grupo taxonómico. Sin embargo, se observaron tres excepciones al caso: *A. plan-ci* y *Echinaster tenuispina* Verrill, 1871 ($r=0.608$), *P. pyramidatus* y *P. unifascialis* ($r=0.200$) y *M. bradleyi* Verrill, 1867 y *Asteropsis*

Fig. 1. Valores promedio \pm error típico de riqueza (especies por transecto de 50 m²), abundancia (individuos/transecto), diversidad (H'), uniformidad (J') y distintividad taxonómica (Δ^*), para las 4 regiones de estudio. Clave: BLA: Bahía de Los Angeles; SAR: Santa Rosalía; LOR: Bahía de Loreto; BAP: Bahía de La Paz.

Fig. 1. Average values \pm Standard error of richness (species per 50 m² transect), abundance (individuals/transect), diversity (H'), evenness (J') and taxonomic distinctness (Δ^*), for the 4 study regions. Key: BLA: Bahía de Los Angeles; SAR: Santa Rosalía; LOR: Bahía de Loreto; BAP: Bahía de La Paz.

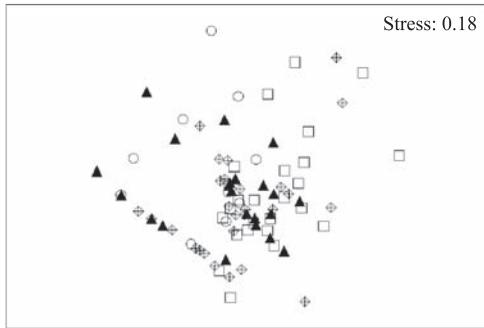


Fig. 2. Similitud relativa entre localidades, trazada a partir del escalamiento multidimensional no métrico. Clave: Triángulos: Bahía de Los Angeles; Rombos: Santa Rosalía; Cuadros: Bahía de Loreto; Círculos: Bahía de La Paz.

Fig. 2. Relative similarity between localities, plotted from a Non Metric Multidimensional Scaling. Key: Triangles: Bahía de Los Angeles; Rhombs: Santa Rosalía; Squares: Bahía de Loreto; Circles: Bahía de La Paz.

carinifera (Lamarck, 1816) ($r=0.384$). Todos los coeficientes fueron de signo positivo, lo que señala que esas especies tienden a co-ocurrir y a presentar abundancias semejantes a lo largo de la región de estudio.

DISCUSION

En el Golfo de California existen 47 especies de asteroideos de aguas someras (0 a 200 m de ámbito medio de distribución batimétrica; Cintra-Buenrostro 2001), y la riqueza por grado de latitud geográfica fluctúa entre 10 y 42, siendo mayor en latitudes bajas (Cintra-Buenrostro *et al.* en prep.). No obstante, al menos 23 de las especies, especialmente de las familias Luidiidae, Astropectinidae, Solasteridae y Brisingidae, habitan al sur de los 24° N, en sustratos arenosos o a profundidades mayores a 20 m, es decir, fuera del ámbito de revisión de este trabajo. Además, de las 24 especies restantes existen varias cuya abundancia debe ser muy baja, considerando el reducido número de registros que presentan históricamente en el Golfo de California (Maluf 1988, Solís-Marín *et al.* 1993). De este modo, si consideramos que

en la labor de búsqueda durante nuestra investigación se cubrieron superficies menores a 1 500 m² en promedio por región y que sin embargo se encontró al menos la mitad de las especies potenciales a ser observadas, puede verse que los censos fueron muy eficientes y por tanto se tiene confianza en que los patrones detectados en la investigación deben ser robustos.

Los valores encontrados de riqueza y número de individuos por transecto (Fig. 1) no pueden compararse directamente con los presentados en estudios semejantes (Reyes-Bonilla 1995, Caso *et al.* 1996, Holguín-Quiñones *et al.* 2000, Benítez-Villalobos 2001) ya que esos autores emplearon otro tipo de metodologías; sin embargo pueden hacerse algunas observaciones. Primeramente, la riqueza encontrada en San Benedicto, Archipiélago Revillagigedo (cuatro especies, Reyes-Bonilla 1995) es menor a la de cualquiera de las regiones incluidas en el presente estudio, muy probablemente por la diferencia en tamaño de los lugares. En adición, la composición específica de los ensamblajes difiere mucho, ya que aunque *A. planci* y *M. bradleyi* fueron los taxa más abundantes en San Benedicto, ambas son relativamente escasas en el Golfo de California (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999; Cuadro 1). Por otro lado, Holguín-Quiñones *et al.* (2000) no registraron datos de abundancia de los asteroideos. Finalmente, la revisión de los datos sobre las estrellas de mar registradas en Bahías de Huatulco (Benítez-Villalobos 2001) mostró la completa ausencia de individuos en sus muestreos durante un año (abril de 1994 a abril de 1995). Esta cifra puede parecer excesiva, sin embargo representa la situación real; en censos conducidos en 2004 (Reyes-Bonilla *et al.* en prep.), se encontró que la abundancia de asteroideos en La Entrega, el arrecife más grande de Huatulco (Glynn y Leyte-Morales 1997), no excede 0.1 ind/50m². Por todo lo anterior puede afirmarse que la riqueza y abundancia local de estrellas de mar en áreas rocosas del Golfo de California parece ser sensiblemente mayor que la presente en sitios análogos del Pacífico tropical mexicano.

La investigación de Caso *et al.* (1996) sobre los equinodermos de Mazatlán, en el

lado este del golfo, incluye solo tres especies de asteroideos residentes de fondos rocosos (*P. unifascialis*, *P. pyramidatus* y *N. armata*, ordenadas por abundancia). Las dos primeras también sobresalen en la Península de Baja California (Cuadro 1), y además su abundancia relativa en Mazatlán (78% y 11.9%, respectivamente) no difiere mucho de la encontrada en nuestras regiones de estudio (66.5% y 19.3%). Así, vemos que *Phataria unifascialis* y *Pharia pyramidatus* pueden ser consideradas las especies de asteroideos dominantes en el Golfo de California, lo cual coincide con la opinión de Brusca (1980) y Morgan y Cowles (1996). Es importante indicar que en la década de los 70 y tempranos 80, *Heliaster kubiniji* era la especie más abundante de estrella de mar en este mar interior (Brusca 1980), y que era particularmente común en latitudes altas donde fungía como depredador tope y especie clave (Paine 1966). Las poblaciones de *Heliaster* bajaron dramáticamente en todo el golfo luego de 1982 y 1983, aparentemente como consecuencia de una epidemia o de El Niño (Dungan 1982, Brusca *et al.* 2004), y a la fecha la especie no ha recuperado sus poblaciones (Morgan y Cowles 1996, Holguín-Quiñones *et al.* 2000; Cuadro 1). Una situación semejante se presentó en las Islas Galápagos, Ecuador, donde luego de El Niño de 1983 la abundancia de *H. cumingi* (Gray, 1840) y de *H. solaris* (Clark, 1920) bajó sensiblemente y así continúa (Hickman 1998).

Otras especies que merecen comentario son *Nidorellia armata* y *Pentaceraster cumingi*. Aunque Steinbeck y Ricketts (1941) las consideraron comunes en el sur del Golfo de California, y Caso (1994) y Holguín-Quiñones *et al.* (2000) las registraron en Loreto, Brusca *et al.* (2004) afirmaron que sus abundancias en el norte han disminuido debido a su explotación como curiosidad y para acuarofilia. La situación de *N. armata* parece confirmarse en nuestro trabajo, ya que solo se observó en Loreto y en bajos números. Sin embargo, el status de *P. cumingi* puede ser distinto ya que al extrapolar los números registrados en 2004, vemos que son altos (alrededor de 170 ind/ha en Santa Rosalía y Bahía de Los Angeles, y sobre los 800 ind/ha

en Loreto; Cuadro 1). Adicionalmente, en este trabajo no censamos individuos en las zonas de mayor incidencia (la interfase roca-arena junto a la base de los arrecifes; obs. pers.). Esto parece indicar que *P. cumingi* aún es abundante al sur de los 29° N en el Golfo de California, y que el problema citado por Brusca *et al.* (2004) debe ser de naturaleza local.

Concentrando el análisis en las cuatro regiones de estudio, se observó que la riqueza de especies de asteroideos fue más alta en Loreto (Fig. 1; Cuadro 1), una condición que ya había sido reconocida en la literatura (Morgan y Cowles 1996, Holguín-Quiñones *et al.* 2000). La mayor riqueza en esa región, en términos absolutos, se debió a la presencia de dos estrellas relativamente raras (*Nidorellia armata* y *Linckia guildingii*; Cuadro 1). Sin embargo en Loreto también se presentaron más especies por unidad de muestreo (transecto) que en cualquier otro sitio, lo cual debe tener una explicación ecológica. Es posible que la gran variedad de tipos de fondo de la bahía (granito, roca volcánica, parches coralinos; Holguín-Quiñones *et al.* 2000), y la característica de la alta productividad primaria del área como resultado de aportes fluviales en verano, surgencias en invierno, y el aporte continuo de nutrientes de manglares y marismas de la zona costera adyacente (Millán-Núñez y Lara-Lara 1995, Morgan y Cowles 1996), expliquen la alta riqueza. Adicionalmente, el elevado subsidio de materia orgánica puede explicar el incremento en la densidad poblacional de los detritívoros *Mithrodia bradleyi* y de *Pentaceraster cumingi*, comparativamente con el resto de regiones ($F_{3,89} = 8.373$, $p < 0.0001$; $F_{3,89} = 3.807$, $p = 0.013$, respectivamente), y secundariamente ayudar a explicar por qué en Loreto se encontró el mayor número de asteroideos en el Golfo de California.

En relación con el resto de los índices descriptivos de la comunidad (H' y J') de nuevo se hace difícil el balancear nuestros resultados con aquellos obtenidos por otras autoridades, ya que los métodos de cálculo difieren. En la presente investigación se estimó la diversidad en base 10 (Fig. 1), pero Caso *et al.* (1996)

y Benítez-Villalobos (2001) eligieron la base 2 para sus análisis. Además, los valores del índice que se muestran en tales publicaciones corresponden a la recolección completa de los datos, es decir, a una amalgama de especies pertenecientes a varias clases de equinodermos. Para poder hacer comparaciones válidas, tomamos los datos de abundancia de asteroideos de zona rocosa del trabajo de Caso *et al.* (1996) y recalculamos los valores de diversidad y uniformidad para cada estación de muestreo, usando base 10. Este procedimiento no pudo efectuarse con los datos de Benítez-Villalobos (2001) para Huatulco ya que como se mencionó anteriormente, en ese trabajo no se detectaron asteroideos. Los valores reescalados de H' y J' de Caso *et al.* (1996) promediaron 0.063 ± 0.012 y 0.180 ± 0.033 , respectivamente, es decir, fueron varias veces menores que los encontrados en la Península de Baja California en 2004 (Fig. 1). Para confirmar esta apreciación se aplicó un análisis de varianza (homocedasticidad demostrada *a priori* con la prueba de Levene), y la prueba de Tukey, y se detectó que todas las regiones aquí trabajadas fueron significativamente más diversas que Mazatlán ($F_{4,180} = 19.142$, $p < 0.0001$ para H' ; $F_{4,180} = 16.721$, $p < 0.0001$ para J'). Este resultado debe tomarse con reservas debido a la falta de homogeneidad en métodos de trabajo, pero puede ser indicativo de la diferencia en complejidad biológica del interior del Golfo de California en comparación con zonas adyacentes.

Cuando se aplicó el ANOVA a los datos sobre diversidad y uniformidad de las cuatro regiones trabajadas en la presente investigación se denotó la ausencia de diferencias significativas entre ellas (Fig. 1), lo cual parece ser contraintuitivo considerando que hubo mayor riqueza y abundancia en Loreto que en los demás puntos de trabajo. La explicación de este patrón es numérica: H' se estima con base en la proporción del total de la abundancia que cubre cada especie, y el índice da peso a las especies dominantes (Krebs 1999, Clarke y Warwick 2000). En el caso de las comunidades de asteroideos del Golfo de California, la proporción del número total de individuos representada por

P. unifascialis y *P. pyramidatus* no varía significativamente entre regiones (Fig. 3; ANOVA con datos porcentuales transformados; $F_{3,89} = 1.776$ y $F_{3,89} = 1.963$, respectivamente, $p < 0.05$ en ambos casos), y además las especies raras aparecen preferentemente en una sola localidad (Loreto) y presentan baja abundancia. Esto permite ver que la estabilidad en la abundancia relativa de las especies en las cuatro regiones dio lugar a la semejanza en los valores de H' . En el caso de J' se aplican los mismos argumentos, pero aquí la presencia de especies raras además contribuyó a disminuir el valor del índice en Loreto (Fig. 1), ya que su aparición incrementó el valor del denominador (ligado al número total de especies; Krebs 1999). La citada persistencia en los números de *P. unifascialis* en el oeste del Golfo de California se opone a lo encontrado por Morgan y Cowles (1996), quienes apuntaron que esta especie era 25 veces más abundante en Loreto que en Bahía de Los Angeles. Es claro (Fig. 3) que en 2004 el patrón era muy diferente. Los autores citados afirmaron que las diferencias en tamaño poblacional se debían a la poca tolerancia de *P. unifascialis*

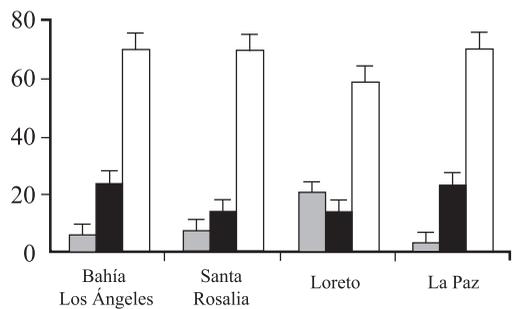


Fig. 3. Abundancia relativa (porcentaje de la abundancia total por región de estudio; promedio \pm error típico) de las tres especies de asteroideos dominantes en zonas rocosas del Golfo de California. Clave: Columna achurada: *Pentaceraster cumingi*; Columna vacía: *Pharia pyramidatus*; Columna llena: *Phataria unifascialis*.

Fig. 3. Relative abundance (percentage of the total abundance per study region; average \pm Standard error) of the three dominant asteroids species on rocky zones of the Gulf of California. Key: Dashed column: *Pentaceraster cumingi*; Empty column: *Pharia pyramidatus*; Full column: *Phataria unifascialis*.

a las bajas temperaturas en invierno, e hipotizaron que si las temperaturas se elevaban en el futuro, era de esperarse que la especie se volviera gradualmente más común en el norte del golfo. Así, el aparente incremento en abundancia de *P. unifascialis* en latitudes superiores a 28° N en el Golfo de California, registrado en la presente nota, podría convertirse en una evidencia más de los efectos del cambio global sobre la fauna de este mar interior, los cuales ya están siendo documentados para corales y peces (Reyes Bonilla 2003, Precht y Aronson en prep., Balart *et al.* en prep.).

Revisando el índice de distintividad taxonómica (Δ^*), hay que denotar que nunca ha sido utilizado en el análisis de asociaciones de asteroideos en el Pacífico (aunque sí para estudiar las especies de este grupo presentes en el Atlántico occidental, y bajo una perspectiva biogeográfica; Price *et al.* 1999). La información presentada por Caso *et al.* (1996) permitió rehacer sus cálculos y observar que el promedio de Δ^* para Mazatlán fue de 17.408 ± 2.677 . Los datos mostraron homoscedasticidad y normalidad, y un ANOVA indicó que la distintividad taxonómica de los asteroideos de esta región es significativamente menor a la de Loreto y Bahía de Los Angeles ($F_{4,139} = 6.185$, $p = 0.0001$), y aunque no fue distinta a la de Santa Rosalía y Bahía de La Paz, siguió siendo la de valor más bajo. Esta circunstancia seguramente resulta de la baja riqueza de especies por unidad de muestreo en Mazatlán, que trae concatenada una baja variabilidad taxonómica a todos los niveles (Warwick y Clarke 2000). Por otra parte, los valores promedio de Δ^* no variaron entre regiones de la Península de Baja California (Fig. 1); ello puede deberse a la homogeneidad en las abundancias relativas de las especies dominantes en el golfo (antes referida), pero también al hecho que las especies dominantes fueran siempre las mismas. De este modo, si tomamos en cuenta los resultados vertidos por los indicadores de diversidad puede concluirse que como resultado de la dominancia generalizada de tres especies (*P. unifascialis*, *P. pyramidatus* y *P. cumingi*), la estructura comunitaria de los asteroideos de

zonas rocosas del Golfo de California es notablemente estable.

La última parte del trabajo consistió en la revisión de las correlaciones entre las abundancias de las especies, las cuales arrojan resultados interesantes. Solo seis de los diez asteroideos encontrados en los transectos presentaron al menos una asociación significativa para con otra especie. Sin embargo esto no debe ser tomado como evidencia confiable de que su presencia y tamaño poblacional son independientes de las de otras estrellas de mar. En realidad el resultado pudo ser consecuencia de que la baja abundancia de las cuatro restantes (incluyendo a *H. kubiniji* con tres ejemplares, y a *N. armata* y *L. guildingii* con uno solo) impide la detección de patrones.

Es interesante destacar que los pares de especies que estuvieron significativas y positivamente asociados, coinciden en sus estrategias alimenticias (*Acanthaster-Echinaster* son consumidores de organismos coloniales, *Pharia-Phataria* son herbívoros y *Mithrodia-Asteropsis* son detritívoros o micrófagos; Sloan 1980, Jangoux 1982, y Blake 1990). El hallazgo parece indicar que la competencia local por los recursos puede ser poco relevante para determinar la abundancia de los asteroideos de zonas rocosas en el Golfo de California, posición antes defendida por Morgan y Cowles (1996). La competencia puede disminuir si los recursos aparecen en abundancia (Begon *et al.* 1999), por lo que es posible que la gran riqueza de macroinvertebrados y algas en el golfo (Brusca 1980, Brusca *et al.* 2004), aunado a su enorme producción orgánica (Millán-Núñez y Lara-Lara 1995) permiten la coexistencia de las estrellas de mar. También es factible que las especies con estrategias alimenticias comunes tiendan a aparecer juntas en transectos donde sus recursos estén presentes, pero que en realidad haya diferencias en el tipo de presas. Esta posibilidad debe ser explorada en el futuro.

En conclusión, nuestro trabajo muestra que la estructura comunitaria de los asteroideos residentes en zonas rocosas del Golfo de California no difiere significativamente en relación con la latitud, particularmente porque *P. unifascialis* y

P. pyramidatus dominan numéricamente todas las regiones estudiadas. La riqueza y abundancia de especies fue mayor en la Bahía de Loreto probablemente debido a que la zona presenta un alto número de hábitats y abundantes recursos alimenticios para las estrellas de mar. Finalmente, se encontraron tres asociaciones significativas entre especies; todas fueron positivas, por lo que sugerimos que la competencia puede no ser una de las interacciones que controle la estructura comunitaria de las estrellas de mar en el golfo.

AGRADECIMIENTOS

La información para este estudio fue generada con apoyo de los proyectos UABCS-CIBNOR 2004 (a HRB), CONACYT FB915 y CONABIO AS007 (a Luis E. Calderón Aguilera, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada). Se agradece la colaboración de Lorenzo Alvarez (CICESE), Andrés González, Israel Sánchez y David Paz (UABCS) en el trabajo de campo. Dinorah Herrero (CICIMAR, La Paz) el editor y un árbitro anónimo revisaron la versión final del manuscrito.

RESUMEN

Las estrellas de mar son invertebrados de gran relevancia en arrecifes rocosos y coralinos ya que ocupan diversos niveles en las redes tróficas y pueden actuar como depredadores tope. Hay numerosos estudios sobre la taxonomía y biogeografía del grupo en el Pacífico oriental tropical, pero poco se sabe sobre los atributos y la composición de sus ensamblajes. Los objetivos de la presente investigación fueron examinar y comparar la estructura comunitaria de los asteroideos en cuatro regiones del Golfo de California, México, caracterizadas por la presencia de arrecifes rocosos, y buscar posibles asociaciones entre pares de especies. En agosto de 2004 se visitaron localidades en la costa occidental del golfo: Bahía de Los Angeles (29° N), Santa Rosalía (27° N), Loreto (26° N) y La Paz (24° N), y se censaron las estrellas de mar dentro de transectos de banda de 50 m² (N=93). Se estimaron los valores de abundancia y riqueza de especies, y los índices de diversidad (H'), uniformidad (J') y distintividad taxonómica (Δ^*); luego, todas las variables fueron comparadas entre regiones

con análisis de varianza. También se realizó un análisis de ordenación en busca de grupos de localidades con composiciones faunísticas similares. Los resultados indicaron que la Bahía de Loreto tuvo la mayor riqueza y abundancia de asteroideos, probablemente debido a que presenta gran número de hábitats y múltiples recursos alimenticios; tales condiciones parecen favorecer en especial la aparición de especies raras y de hábitos detritívoros. Sin embargo, no existieron diferencias interregionales significativas entre los índices ecológicos aplicados ni se detectaron grupos de localidades que se diferenciaron en su composición. En suma, la estructura comunitaria de los asteroideos de zonas rocosas del Golfo de California es muy homogénea y no cambia con la latitud quizá porque en todas las regiones de trabajo encontramos a las especies *Phataria unifascialis* y *Pharia pyramidatus* como dominantes en número. Finalmente, se detectaron asociaciones significativas entre tres pares de especies, y todas fueron positivas. Esto puede indicar que la competencia no es una interacción particularmente relevante para controlar la estructura comunitaria de las estrellas de mar en el golfo.

Palabras claves: Asteroidea, arrecifes rocosos, Golfo de California, índices de diversidad y abundancia.

REFERENCIAS

- Bautista-Romero, J.J., H. Reyes-Bonilla, D. Lluch-Cota & S. Lluch-Cota. 1994. Aspectos generales de la fauna marina, p. 247-275. In A. Ortega-Rubio & A. Castellanos-Vera (eds.). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo. CIBNOR, La Paz.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1999. Ecology. 4th ed. Blackwell, Cambridge. 1068 p.
- Birkeland, C. 1989. The influence of echinoderms on coral reef communities, p. 1-79. In M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds.). Echinoderm studies 3. Balkema, Amsterdam.
- Benítez-Villalobos, F. 2001. Comparación de la comunidad de equinodermos asociados a dos arrecifes, en dos localidades de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Ciencia y Mar 5: 19-24.
- Blake, D.B. 1990. Adaptive zones of the Class Asteroidea (Echinodermata). Bull. Mar. Sci. 46: 701-718.
- Brusca, R.C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. 2nd ed. University of Arizona Press, Tucson. 513 p.
- Brusca, R.C. E. Kimrey & W. Moore. 2004. A seashore guide to the northern Gulf of California. Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson. 203 p.

- Caso, M.E. 1944. Estudios sobre asteridos de México. Algunas especies interesantes de asteridos litorales. *An. Inst. Biol. UNAM* 15: 237-259.
- Caso, M.E. 1992. Los equinodermos (asteroideos, ofiuroides y equinoideos) de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM, Publ. Esp.* 11: 1-124.
- Caso, M.E. 1994. Estudio morfológico, taxonómico, ecológico y distribución geográfica de los asteroideos colectados durante las campañas oceanográficas CORTES 1, 2 y 3. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM, Publ. Esp.* 12: 1-111.
- Caso, M.E., A. Laguarda-Figueroa, F.A. Solís-Marín, A. Ortega-Salas & A. de la Luz Durán-González. 1996. Contribución al conocimiento de la ecología de las comunidades de equinodermos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM* 22: 101-119.
- Chávez-Dagostino R.M., A.C. Nepote-González, P. Medina-Rosas & F. Solís-Marín. 2000. Listado preliminar de equinoideos (sic) y asteroideos (Echinodermata: Echinoidea y Asteroidea) de las Islas Marietas, Nayarit, México. *Mexicoa* 2: 69-72.
- Cintra-Buenrostro, C.E. 2001. Los asteroideos (Echinodermata: Asteroidea) de aguas someras del Golfo de California, México. *Oceánides* 16: 49-90.
- Cintra-Buenrostro, C.E., H. Reyes-Bonilla & O. Arizpe-Covarrubias. 1998. Los equinodermos (Echinodermata) del arrecife de Cabo Pulmo, Pacífico de México. *Rev. Biol. Trop.* 46: 341-344.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2000. Change in marine communities. 2nd ed. Primer E-Ltd. Plymouth. 176 p.
- Clarke, K.R. & R.H. Green. 1988. Statistical design and analysis for a "biological effects" study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46: 213-226.
- Dungan, M.L. 1982. Catastrophic decline of a top carnivore in the Gulf of California rocky intertidal zone. *Science* 216: 989-991.
- English, S., C. Wilkinson & V. Baker. 1997. Survey manual for tropical marine resources. 2nd ed. Australian Institute of Marine Science, Townsville. 378 p.
- Glynn, P.W. 1974. The impact of *Acanthaster* on corals and coral reefs in the eastern Pacific. *Environ. Conserv.* 1: 295-304.
- Glynn, P.W. 1985. El Niño-associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26: 295-300.
- Glynn, P.W. & G.E. Leyte-Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, west México. Reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1033-1047.
- Gotshall, D.W. 1987. Marine animals of Baja California. Sea Challengers, Monterey. 104 p.
- Hickman, C.P. 1998. A field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos. Sugar Spring, Lexington. 83 p.
- Holguín-Quiñones, O., H. Wright-López & F.A. Solís-Marín. 2000. Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* 48: 749-757.
- Jangoux, M. 1982. Food and feeding mechanisms: Asteroidea, p. 117-159. *In* M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds.). Echinoderm nutrition. Balkema, Amsterdam.
- Jangoux, M. & J.M. Lawrence (eds.). 1982. Echinoderm nutrition. Balkema, Amsterdam. 254 p.
- Kerstitch, A. 1989. Sea of Cortez marine invertebrates. Sea Challengers, Monterey. 106 p.
- Krebs, C.J. 1999. Ecological methodology. 2nd ed. Harper and Row, New York. 620 p.
- Lawrence, J.M. 1987. A functional biology of echinoderms. Croom Helm, London. 340 p.
- Maluf, L.Y. 1988. Composition and distribution of the central eastern Pacific echinoderms. *Nat. Hist. Mus. L.A. Co. Techn. Rep.* 2: 1-242.
- McCune, B., J.B. Grace & D.L. Urban. 2002. Analysis of ecological communities. MJM Software Design, Gleneden Beach. 300 p.
- Menge, B.A. 1982. Effects of feeding on the environment, p. 521-551. *In* M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds.). Echinoderm nutrition. Balkema, Amsterdam.
- Millán-Núñez, R. & J.R. Lara-Lara. 1995. Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico mexicano: un diagnóstico, pp. 31-60. *In* F. González-Farías & J. de la Rosa-Vélez (eds.). Temas de Oceanografía Biológica en México. UABC, Ensenada.
- Morgan, M.B. & D.L. Cowles. 1996. The effects of temperature on the behaviour and physiology of *Phataria unifascialis* (Gray) (Echinodermata, Asteroidea). Implications for the species' distribution in the Gulf of California, México. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 208: 13-27.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100: 65-75.

- Price, A.R.G., M.J. Keeling & C.J. O'Callaghan. 1999. Ocean-scale patterns of "biodiversity" of Atlantic asteroids determined from taxonomic distinctness and other measures. *Biol. J. Linn. Soc.* 66: 187-203.
- Reyes-Bonilla, H. 1995. Asteroidea and Echinoidea (Echinodermata) from Isla San Benedicto, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Rev. Inv. Cient. UABCS, ser. C. Mar* 6: 29-38.
- Reyes-Bonilla, H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of México, pp. 331-349. *In* J. Cortés (ed.). *Latin American Coral reefs*. Elsevier, Amsterdam.
- Reyes-Bonilla, H. 2004. Biogeography and diversity of reef corals in the eastern Pacific and western Atlantic. Ph.D. Dissertation. University of Miami, Coral Gables. 456 p.
- Reyes-Bonilla, H. & L.E. Calderón-Aguilera. 1999. Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo reef, Gulf of California, México. *PSNZI Mar. Ecol.* 20: 347-357.
- Salazar, A. & H.Reyes Bonilla. 1998. Parasitismo de *Thyca callista* (Gastropoda: Capulidae) sobre *Phataria unifascialis* (Asteroidea: Ophidiasteridae) en el Golfo de California, México. *Rev. Biol. Trop.* 46: 833-836.
- Sloan, N.A. 1980. Aspects of the feeding biology of asteroids. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 18: 57-124.
- Solís-Marín, F.A., M.D. Herrero-Pérezrul, A. Laguarda-Figuera & J. Torres-Vega. 1993. Asteroideos y equinoideos de México (Echinodermata), pp. 91-105. *In* S.I. Salazar-Vallejo & N.E. González (eds.). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO/CIQRO, Chetumal.
- Solís-Marín, F.A., H. Reyes-Bonilla, M.D. Herrero-Pérezrul, O. Arizpe-Covarrubias y A. Laguarda-Figuera. 1997. Sistemática y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. *Ciencias Marinas* 23: 249-263.
- Steinbeck, J. & E.F. Ricketts. 1941. *Sea of Cortez*. Viking, New York. 598 p.
- Verrill, A.E. 1867. Notes on the echinoderms of Panama and the west coast of America, with descriptions of new genera and species. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 1: 328-338.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 39: 207-231.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River. 1046 p.