

Programa de Estudios de Posgrado

**EVALUACIÓN PRELIMINAR DEL PROCESO DE  
REHABILITACIÓN DEL ARRECIFE CORALINO DE  
SAN LORENZO EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S.,  
MÉXICO.**

**T E S I S**

Que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Acuicultura)

p r e s e n t a

**Carlos Viesca Lobatón**

**La Paz, B.C.S. Octubre del 2005**

## ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las **14:30** horas del día **24** del Mes de **Octubre** del 2005, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**EVALUACIÓN PRELIMINAR DEL PROCESO DE REHABILITACIÓN DEL ARRECIFE CORALINO DE SAN LORENZO EN LA BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO.**

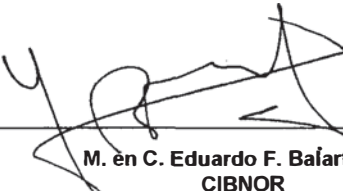
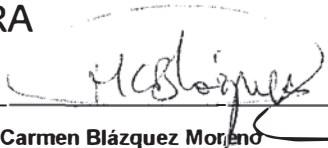
Presentada por el alumno:

**Carlos Viesca Lobatón**

---

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN                     **Biología Marina**                    

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

 LA COMISION REVISORA 

---

M. en C. Eduardo F. Baíart Paez  
CIBNOR

Dr. Carmen Blázquez Moreno  
CIBNOR



---

Dr. Lloyd T. Findley  
CIAD Guaymas, Son.

  
**DRA. THELMA ROSA CASTELLANOS CERVANTES,**  
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

El comité tutorial y revisor que estuvo a cargo de la evaluación de este trabajo de tesis está conformado de la siguiente manera:

Director  
M. en C. Eduardo F. Balart Paez  
CIBNOR S.C.

Asesora  
Dr. Carmen Blázquez Moreno  
CIBNOR S.C.

Asesor  
Dr. Lloyd T. Findley  
CIAD, Guaymas, Son.

El jurado evaluador del examen de grado está conformado de la siguiente manera:

M. en C. Eduardo F. Balart Paez  
CIBNOR S.C.

Dr. Juan Antonio de Anda Montañez  
CIBNOR S.C.


Dr. Salvador Lluch Cota  
CIBNOR S.C.

Dr. Alfredo Ortega Rubio  
CIBNOR S.C.  
(suplente)

## RESUMEN

El encallamiento del buque tanque "Lázaro Cárdenas II" (PEMEX) en el arrecife coralino de San Lorenzo (22/09/2001), Bahía de La Paz, B.C.S., México (24° 23.208'N; 110°18.900'O) provocó daños al arrecife de coral en un área de 8,472m<sup>2</sup>. Luego de los trabajos de limpieza y rehabilitación del área impactada con estructuras artificiales. El objetivo de este trabajo es la evaluación de los resultados del primer año de monitoreo dando seguimiento a la recuperación funcional y estructural del arrecife mediante censos visuales para estimar la densidad de especies de peces e invertebrados asociados al mismo. Mediante Estadística multivariada (análisis de componentes principales) se pudo determinar que existe una identidad estructural distintiva de cada uno de los ambientes arrecifales analizados, a la cual corresponde, una identidad funcional de la comunidad de peces e invertebrados. El impacto del buque generó alteraciones sustanciales a nivel estructural lo que redundó en cambios en la identidad funcional de las comunidades.

Palabras clave: restauración; arrecifes coralinos; identidad funcional.



M. en C. Eduardo F. Balart Páez

## ABSTRACT

The grounding of the tanker *Lázaro Cárdenas II* (PEMEX) on the coral reef located on the San Lorenzo channel y La Paz bay, B.C.S., México ( $24^{\circ} 23.208'N$ ;  $110^{\circ}18.900'O$ ) caused sever damages to the coral over an area of  $8472m^2$ . After the cleanup and rehabilitation process on the impacted area with artificial reefs was undertaken. It is the goal of this thesis to evaluate the results of the first year of monitoring through a follow up of the functional and structural recuperation of the reef through visual census of both fish and invertebrate species associated to it. Trough multivariate statistics (principal components), it could be determined that there is a structural identity of these reef environments to which a corresponding functional identity of the fish and invertebrate communities is associated. The impact of the ship generated substantial alterations on the reef at the structural level which translated in a shift of the functional identity on the associated communities.

Keywords: restoration, coral reefs, functional identity.

*Joy in looking and comprehending  
is nature's most beautiful gift.*

*Albert Einstein, 1953*

*...and when the one pointed out to  
the other, and we admired it  
together, our joy was complete.*

*David Hilbert, 1900*

*A Eduardo F. Balart Paez.*

*Alan Lightman dice que los logros de la ciencia son siempre logros humanos. Con usted, además son que humanizan. A usted Profe toda mi gratitud toda mi lealtad y todo lo que en la ciencia me quede por lograr.*

*A usted Profe, gracias por tanto.*

## AGRADECIMIENTOS

A Dios, por mostrarme que la ciencia es un instrumento de fe.

A Carlos, mi papá, porque nunca serás demasiado grande para seguir aprendiendo. Porque sigues siendo mi héroe.

A Amalia, mi mamá, porque mil kilómetros andados en una dirección no son motivo para no dar un paso más siguiendo un nuevo rumbo.

A Maya y Pedro, mis nuevos hermanos, por estar construyendo una nueva forma de amar. Porque componer el mundo no nos toma más que una taza de café.

A mi abuela Pepita porque sigues manteniéndonos vivos a tantos Viescas, porque cada día estás más hermosa.

A Leonor, mi bailaora, porque tu amor es lo único en este mundo capaz de dejarme sin palabras. Por que sean mejor, los años, los que te expliquen que te amo como no tienes qué idea. Gracias por tu arte efímero.

A Nadia, por seguir usándome de hermano, por ser de las personas más valientes que conozco.

Porque el núcleo de la civilización humana sigue siendo la familia, quienes desde temprano nos lanzamos al mundo por nuestra cuenta nos terminamos de hacer personas en las mesas de muchas casas:

Del Castillo Lobatón, porque entre ustedes me sigo sintiendo igual que aquel día en que vi mi primer delfín.

Viesca Martínez, a todos los cincuenta y tantos, porque en ustedes siempre me encuentro. Porque sus muestras de cariño siempre me toman por sorpresa

Lobatón Bernard, a todos todos, por conspirar juntos a favor del amor. Por organizarme aquella mini-Lobatoniza. Por los sábados en su casa y sus brazos tan abiertos.

Zertuche Coindreau, por hacer a este loco parte de ustedes tan rápido, por el honor de dejarme querer y cuidar a su más grande tesoro. Por tanta confianza.

Morales Castro, por arruinar constantemente mis depresiones. Por el ceviche y los regaños y por ser, los cuatro, ejemplos tan vivos de amor.

Balart Sánchez, porque sus invitaciones a su mesa siempre me alimentaron el corazón. Por su apoyo y calidez.

En parte uno vive muchos años para tener tiempo de hacer tantos amigos de tal suerte que nunca nos podamos quedar solos. Al respecto, estos dos años tuvieron lo suyo:

Andrea, Boche, Paty, Carola, Vere, Lily, Ismael, Franc y Liliana, Luis y Laurence, Minda, Alex Olivera, Heidi, Alonso, Manolo. Por su amistad certera y siempre oportuna, porque siempre hicieron por mí más de lo que ustedes mismos se imaginan.

A mis amigos en la maestría: Aline, Lupita, Gaby, María, Rosario, Camilo, Polo, Alberto, Alejandro Ramos, Horacio, Annie, Tony, Yummi. Por construir una comunidad solidaria y diversa en donde todas las individualidades siempre enriquecieron al todo. Porque nunca estrenamos mi freesbee. En honor a todos ustedes: Ora che Chaparrón!!!!

Al comité tutorial de esta tesis y sinodales: Eduardo F. Balart Paez, Carmen Blázquez Moreno, Lloyd T. Findley, por su apoyo y su dedicación en la revisión y mejoramiento de este trabajo. En particular a José Antonio de Anda Montañez y Salvador Lluich Cota por aceptar colaborar como sinodales con tan apresurada invitación dadas las circunstancias.



Al CONACyT y al CIBNOR, por facilitar los espacios y recursos a mediante los cuales se conjugan los esfuerzos de quienes queremos hacer ciencia en México.

A los proyectos CONABIO CT 001 y PEMEX-PROFEPA-CIBNOR 987-0 que financian el proyecto que engloba esta tesis

Al personal técnico que colabora en el proyecto en el trabajo de campo y laboratorio: Alonso González, Ismael Mascareñas, Manuel Calderón, Sergio Scarry González, Juan José Ramírez, Luis Hernández, Lucía Campos, Horacio Bervera, Alfredo Zayas. En especial agradezco particularmente a Mario Cota por siempre hacer más de lo que se espera que haga, por su generosidad y por compartir conmigo sus principios e ideales, gracias Cota.

Al grupo de investigadores internos y externos que colaboran en todos los niveles dentro del proyecto que genera esta tesis Dr. Ángel de Leon (UANL), Dr. Hector Reyes (UABCS), Elisa Serviere (CIBNOR), Dr. Alfredo Ortega (CIBNOR).

## CONTENIDO

<b>CONTENIDO</b>	I
<b>LISTA DE FIGURAS</b>	II
<b>LISTA DE TABLAS</b>	III
<b>INTRODUCCIÓN</b>	1
<b>ANTECEDENTES</b>	4
<b>OBJETIVOS</b>	8
<b>General</b>	8
<b>Particulares</b>	8
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b>	9
<b>METODOLOGÍA</b>	10
<b>Trabajo de Campo</b>	10
<b>Caracterización del Hábitat y las Especies</b>	12
<b>Estructura del Hábitat</b>	12
<b>Peces</b>	14
<b>Invertebrados</b>	17
<b>Análisis Estadísticos</b>	19
<b>Estructura del Hábitat</b>	19
<b>Peces</b>	19
<b>Invertebrados</b>	20
<b>RESULTADOS</b>	22
<b>Estructura del Hábitat</b>	22
<b>Riqueza Específica</b>	24
<b>Peces</b>	24
<b>Invertebrados</b>	30
<b>Identidad Funcional</b>	37
<b>Peces</b>	37
<b>Invertebrados</b>	41
<b>DISCUSIÓN</b>	45
<b>Estructura del Hábitat</b>	45
<b>Riqueza Específica</b>	49
<b>Peces</b>	49
<b>Invertebrados</b>	53
<b>Identidad Funcional</b>	56
<b>Afinidad Biogeográfica de la</b>	
<b>Identidad Funcional en Arrecifes de Coral</b>	60
<b>Producción vs. Atracción</b>	62
<b>Análisis de la metodología</b>	65
<b>CONCLUSIONES</b>	70
<b>Estado de la zona impactada.</b>	70
<b>Identidad Funcional</b>	70
<b>Producción vs. Atracción</b>	71
<b>Análisis de la metodología</b>	71
<b>BILIOGRAFÍA</b>	72
<b>ANEXOS</b>	91

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio	9
Figuras 2a y 2b. Gráfica de los vectores ortogonales para el análisis de componentes principales para la estructura del hábitat.	23
Figura 3. Distribución de la riqueza específica de peces por familia.	24
Figura 4. Distribución de la riqueza específica por origen biogeográfico.	27
Figura 5. Distribución de la riqueza específica de peces por grupo funcional.	27
Figura 6. Distribución de la riqueza específica de peces por sitio.	28
Figura 7. Distribución de la riqueza específica de invertebrados en los cinco grupos objetivo.	30
Figura 8. Gráfico de las diferencias en la riqueza específica de invertebrados en los sitios de muestreo.	33
Figura 9. Gráfico de la riqueza específica de crustáceos en los sitios de muestreo de la bahía de La Paz.	34
Figura 10. Diferencias en la riqueza específica por sitio de las tres clases de equinodermos.	35
Figura 11. Diferencias en la riqueza específica por sitio de las tres clases de cnidarios.	36
Figura 12. Gráficas del análisis de componentes principales para los grupos funcionales de peces.	39
Figura 13. Gráfica de los vectores ortogonales (factores) generados en el análisis de componentes principales para las especies de invertebrados agrupadas según el grupo taxonómico y funcional combinado.	42

## LISTA DE TABLAS

Tabla I. Vectores ortogonales significativos generados en el análisis de componentes principales para la estructura del hábitat.	22
Tabla II. Factores significativos en el análisis de componentes principales para la estructura del hábitat.	22
Tabla III. Listado específico de peces registrados durante el estudio.	25
Tabla III. Listado específico (continuación).	26
Tabla IVa-c. Valores de probabilidad de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de peces entre los sitios de muestreo.	29
Tabla V. Listado específico de invertebrados registrados durante el estudio.	31
Tabla V. Listado específico de invertebrados (Continuación).	32
Tabla VI. Valores de probabilidad de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de invertebrados entre los sitios de muestreo.	33
Tabla VII. Valores de probabilidad de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de crustáceos entre los sitios de muestreo.	34
Tabla VIII. Valores de probabilidad de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de erizos y ofiuros entre los sitios de muestreo.	35
Tabla IX. Valores de probabilidad de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de scleractinos, hydrozoarios y gorónidos entre los sitios de muestreo.	37
Tabla X. Vectores ortogonales significativos generados en el análisis de componentes principales para la densidad de los grupos funcionales de especies de peces.	38
Tabla XI. Factores del análisis de componentes principales para los grupos funcionales de peces.	38

Tabla XII. Vectores ortogonales significativos generados en el análisis de componentes principales para la densidad de los grupos funcionales de invertebrados.	41
Tabla XIII. Factores del análisis de componentes principales para los grupos funcionales de invertebrados.	44
Anexo 1. Tabla del valor global y por sitio del índice de variación para las 31 especies de peces más importantes.	91
Anexo 2. Tabla del orden global y por sitio que tienen las 31 especies de peces más importantes según el índice de variación.	92
Anexo 3. Tabla del valor global y por sitio del índice de variación para las 27 especies de invertebrados más importantes.	93
Anexo 4. Tabla del orden global y por sitio que tienen las 27 especies de invertebrados más importantes según el índice de variación.	93
Anexo 5. Tabla de las especies exclusivas para los tres sitios testigo o para los sitios de San Lorenzo.	94
Anexo 6. Tabla de las especies que fueron registradas en solo un sitio.	94
Anexo 7. Tabla que muestra los sitios en donde las medias de las densidades de las especies de peces más importantes según el criterio del índice de variación fueron significativamente mayores.	95
Anexo 8. Tabla que muestra los sitios en donde las medias de las abundancias de las especies de invertebrados más importantes según el criterio del índice de variación fueron significativamente mayores.	96

## INTRODUCCIÓN

Los corales hermatípicos del Pacífico Oriental Tropical (POT) son, en la actualidad, biogeográficamente más afines a las especies del Pacífico central que en el pasado, debido a la influencia que tuvo el cierre del Istmo de Panamá hace 3.5 millones de años. Durante los periodos Cretáceo y Terciario, los corales se encontraban ampliamente distribuidos en toda la región y eran un grupo muy diverso con una afinidad clara a las especies del Atlántico occidental. Sin embargo, el cierre del Istmo provocó cambios drásticos en la dinámica oceanográfica que van desde la generación de importantes zonas de surgencia hasta la aparición de los fenómenos del Niño. Esto provocó que de tener 36 géneros de corales hermatípicos durante el Cretáceo-Oligoceno, en la actualidad solo existan seis (Cortés, 1997).

Una característica de los arrecifes coralinos de nuestra región es su fragilidad. Estructuralmente, están sujetos a una fuerte bioerosión (por erizos principalmente), aunado a esto, dado que generalmente no están anclados al sustrato, son más susceptibles a la fuerza del oleaje; por lo mismo, una vez muertos, pueden desaparecer en pocos años. Por otro lado, desde una perspectiva oceanográfica, los corales crecen bajo condiciones críticas. La variación estacional de temperatura en el POT puede ser de hasta 15 ° C (D'Croze y Robertson, 1997) donde las altas temperaturas están ligadas a mortalidades masivas de corales en esta región asociadas con El Niño y el fenómeno de calentamiento global (Reaser et al; 2000) que han afectado a los arrecifes de toda la región (Glynn, 2001). La afluencia de aguas continentales con el consiguiente aporte de nutrientes genera una alta productividad que redundo en la disminución de la transparencia del agua a la par que favorece el crecimiento de algas que compiten con los corales por espacio (D'Croze y Robertson, 1997). A esta lista de factores adversos se añaden fluctuaciones amplias en la salinidad, una fuerte incidencia de tormentas y huracanes, su extensión reducida y fuerte aislamiento (Glynn y Ault, 2000; Kramer et al, 2000; Lirman et al, 2001).

Otros factores de presión que inciden en estos ecosistemas en todo el mundo surgen, por una lado de la interacción del hombre con dichos ambientes, la cual ha venido creciendo

en intensidad y diversidad de usos, generando una amplia gama de impactos (dragados, explosiones, derrames tóxicos, desarrollo costero, etc.) en detrimento de la integridad física y biológica de estos ambientes (Pearson, 1981). Tal es el caso de los varamientos de embarcaciones que, de la mano del incremento en el tráfico marino han incrementado su frecuencia; sobretodo de choques de grandes embarcaciones (Aronson & Swanson, 1997). Por otro lado, está ampliamente documentado (Glynn et al, 1964; Fong & Lirman, 1995; Lirman & Fong, 1997a) el efecto que tienen los fenómenos atmosféricos sobre los corales, sobretodo en cuanto a la degradación física de los ambientes coralinos. Ambas fuentes de estrés representan, para los científicos, valiosas oportunidades de estudio de diversos procesos biológicos y ecológicos que van desde la reproducción y regeneración del coral (Bak & Criens, 1981; Highsmith, 1982) hasta la reintegración funcional de la comunidad después de un impacto (Booth & Beretta, 2002).

En el caso de los ambientes coralinos del Golfo de California, este tipo de estudios tiene mayor relevancia dado que no solo representan la zona coralina más importante del Pacífico mexicano y una de las más importantes de todo el POT, sino que además podrían ser los corales más resistentes de toda la región. En los eventos de mortalidad masiva durante El Niño de 1997-98, el porcentaje de corales blanqueados y muertos en el Golfo de California fue mucho menor (Reyes-Bonilla, 2001) al de otras regiones del país (Carriquiry et al, 2001). Sin embargo, dada la reducida cobertura de arrecifes coralinos no solo en México sino en toda la costa occidental de la región tropical de América, ha sido poca la atención que en materia de conservación y manejo han recibido, principalmente por su baja interacción con las actividades económicas más relevantes en el mar (Kramer et al, 2000); a diferencia de lo que ocurre en los arrecifes caribeños de la región (Arias-González, 1998; Nuñez-Lara & Arias-González, 1998; Alvarez-Hernández, 2003).

No obstante su baja cobertura, estos ambientes contribuyen significativamente a la biodiversidad del Golfo de California, que está considerado como una de las 15 regiones arrecifales más importantes en cuanto a biodiversidad a nivel mundial (Roberts et al, 2002). Por este motivo han sido considerados como prioritarios en materia de

conservación (Sala et al, 2004). Por otro lado, los arrecifes coralinos del Golfo de California han sido los menos afectados por eventos como El Niño o por los huracanes más fuertes que han impactado al resto del país a la vez que en términos de impactos por pesca son los ambientes arrecifales menos afectados dado el daño que causan a los artes de pesca (Kramer et al, 2000). Sin embargo, dada su lenta tasa de recuperación y alta tasa de erosión que a veces supera la tasa de depositación de carbonato de calcio (Cortes, 1997), nuestros arrecifes coralinos son muy vulnerables a la degradación física. En este sentido el impacto más frecuente en nuestra región es generado por el golpe de anclas y “muertos” que se utilizan para asegurar embarcaciones, boyas y otros objetos flotantes (obs. per.).

En cuanto al impacto antropogénico nuestro caso de estudio es el primer reporte que se tiene de un encallamiento de una embarcación mayor en un arrecife de las costas del Pacífico mexicano y por lo tanto el primer registro de una acción legal en contra del responsable. Todo lo anterior evidencia la importancia de dicho acontecimiento tanto por la relevancia regional del ecosistema en cuestión, como por la oportunidad única de estudio que representa para el desarrollo de conocimiento local referente a la restauración y monitoreo de un ecosistema tan importante.

En materia de conservación, la integración de estos ambientes al interés de la opinión pública es vital para la implementación de cualquier estrategia de manejo o incluso, simplemente para lograr una explotación responsable de los recursos (Cinner & Pollnac, 2004). Por lo tanto, el conocimiento generado en este y otros estudios realizados sobre estos ambientes deberán permear más allá de los círculos científicos o gubernamentales y trascender en la concepción del acervo natural de las comunidades locales.

Sin embargo, el aspecto más relevante del presente trabajo es el concepto de identidad funcional que maneja. Tradicionalmente los aspectos funcionales de los arreglos específicos en la mayoría de los trabajos se restringen a grupos taxonómicos muy particulares como corales (Fagerstrom, 1991) o peces (Nagelkerken et al, 1996) mientras que nada se ha trabajado sobre invertebrados; por otro lado generalmente solo se consideran grupos funcionales alimenticios (Harmelin-Vivien y Bouchon-Navaro,



1981). Sin embargo, el concepto original de grupo funcional de Hutchinson (1957) es mucho más amplio y su principal atractivo es que permite definir grupos funcionales basados en diversos recursos y en las estrategias que emplean las especies para explotarlos. La determinación de relaciones funcionales entre taxa diferentes permite inferir sobre el funcionamiento del ecosistema en general más allá del flujo energético estrictamente.

## **ANTECEDENTES**

La documentación del choque de embarcaciones contra arrecifes, como uno de los principales impactos antropogénicos sobre estos ecosistemas no es raro; solo en el Santuario Marino de los Cayos de Florida (EUA), la administración del parque registra aproximadamente 500 encallamientos de embarcaciones menores al año (Jaap, 2000). Por esto y dada la relevancia tanto biológica (biodiversidad, productividad, etc.) como antropocéntrica (turismo, ciencia, pesquería, conservación, etc.) de los arrecifes coralinos, así como la histórica interacción entre el hombre y dichos ecosistemas, se ha generado un acervo de información tan vasto que en la actualidad existen las herramientas tecnológicas y cognoscitivas para implementar un proceso de restauración de un arrecife coralino en cualquier condición socio-económica independientemente de la magnitud del daño generada por el choque.

Dicho protocolo va desde el procedimiento óptimo para la remoción de la nave con el mínimo de daños colaterales al arrecife (Hudson & Goodwin, 2001), hasta el monitoreo del proceso de recuperación del mismo, mediante técnicas muy variadas; tanto aquellas que emplean tecnología de punta como el análisis de imágenes (Bernhardt y Griffing, 2001) y sistemas de percepción remota (Holden y LeDrew, 2001), hasta las más tradicionales como son los censos visuales a largo plazo (Rogers y Garrison, 2001) y la generación de modelos poblacionales para dar seguimiento a la recuperación de los corales (Lirman & Miller, 2003).

Se han desarrollado diversas técnicas y herramientas para proceder a la restauración física de los arrecifes que varían en tecnología y costos. El punto central de cualquier esfuerzo de restauración yace en la capacidad regenerativa de los corales a partir de fragmentos vivos (Lirman, 2000). La fijación, mediante diversas técnicas, de fragmentos de coral vivo al sustrato, varía acorde con las condiciones oceanográficas del lugar (Borden-Kerby, 2001) o la disponibilidad de recursos económicos con que se cuenta (Jaap, 2000; Spurgeon y Lindahl, 2000; Borden-Kerby, 2001). Estas van desde colocar, libres de anclajes, fragmentos de coral vivo sobre la matriz coralina subyacente (Borden-Kerby, 2001), hasta asegurarlos con alambre plastificado (Bruckner y Bruckner, 2001) o incluso, mediante la introducción de estructuras artificiales para cementar coral vivo (Clark y Edwards, 1999; Spieler et al, 2001).

También se ha explorado la reproducción gamética de los corales que presenta, al menos, dos ventajas: 1) la capacidad de auto-fertilización de algunas especies sugiere que los corales hermatípicos poseen una flexibilidad reproductiva tal, que pueden resistir ser transplantados a ambientes y profundidades razonablemente distintos (Gleason et al, 2001); 2) la producción de propágulos generados gaméticamente, tiene la ventaja de mantener o incrementar la variabilidad genética de un arrecife dañado y que, producidos mediante técnicas de maricultura, implica una reducción de costos importante (Petersen y Tollrian, 2001).

El uso de arrecifes artificiales no solo se restringe a la restauración de arrecifes naturales, incluso se ha ensayado su uso para la mitigación de la pérdida de hábitats no arrecifales tales como estuarios (Foster et al, 1994), donde además se evaluó la huella ecológica del arrecife en el sentido del volumen de biomasa que genera en relación a su área y qué relación guarda con la productividad de las áreas adyacentes.

Existen dos percepciones de lo que restaurar una comunidad biológica implica. Para Samways (2000) consiste en recuperar la integridad ecológica de la misma, reestableciendo la diversidad composicional, estructural y funcional con su dinámica y potencial evolutivo concordante. Sin embargo para Hawkings y colaboradores (1999) lo anterior es prácticamente imposible y acota el concepto al esfuerzo de restituir el

máximo de atributos originales, de tal suerte que el resultado será un estado alterno similar a aquel previo al impacto.

Cualquiera que sea entonces, el concepto de restauración, el éxito de un esfuerzo de esta naturaleza solo puede medirse mediante la evaluación de las comunidades asociadas al arrecife. Esto es aún más relevante en los arrecifes coralinos dada la estrecha relación que guarda la conformación estructural del hábitat, con la estructura de la comunidad de peces (Fishelson, 2003) e invertebrados (Mikkelsen y Cracraft, 2001). Por lo mismo, se le ha dado particular seguimiento a la dinámica que sigue la recuperación de las comunidades dependiendo del nivel de impacto, particularmente para peces (Jones & Syms, 1998; Syms & Jones, 2000) Por lo tanto, los monitoreos de largo plazo de ambientes restaurados son cruciales para evaluar la eficacia de la restauración misma.

El antecedente directo de nuestro caso de estudio acaeció el 22 de septiembre del 2001, cuando el buque tanque Lázaro Cárdenas II, propiedad de la industria paraestatal Petróleos Mexicanos, encalló en el arrecife coralino ubicado al sur de la isla Espíritu Santo en el canal de San Lorenzo (24° 23'12.5"N; 110°18'55.5"W) en la Bahía de La Paz, B.C.S (Balart, 2001). En el punto del impacto, se generó un daño directo sobre un área de 847 m<sup>2</sup> aprox. consistente en la total remoción del sustrato coralino hasta la exposición de un sustrato de arena y roca (denominada zona primaria). Posteriormente, durante el huracán Juliette (octubre, 2001), todo el material coralino generado en el área primaria, fue desplazado por el oleaje y depositado sobre un área de coral vivo adyacente de aproximadamente 7,625 m<sup>2</sup> (denominada zona secundaria). El resto de la zona de influencia del impacto lo constituye un área de coral que no sufrió daños significativos de alrededor de 1,217 m<sup>2</sup> (área terciaria). El área total del arrecife, aunque no ha sido medida podría ser de poco más de una hectárea.

A petición de la Procuraduría Federal de Protección al Ambiente (PROFEPA), a finales de octubre de 2001 se evaluaron los daños al arrecife (Balart 2001) para que al año siguiente se desarrollaran los trabajos de restauración de la zona que consistieron primeramente, en la remoción, de la mayor cantidad de material posible para evitar la muerte del coral vivo subyacente. Posteriormente, en la zona primaria (ahora

denominada zona de módulos) se instalaron 30 módulos de concreto, para sustituir el sustrato duro eliminado, sobre los cuales se procedió a la cementación de fragmentos y cabezas completas de *Pocillopora* spp vivo rescatadas del escombros generado.

Dos años después de haberse concluido los trabajos de restauración del arrecife, en mayo del 2004 se inició el monitoreo del área para evaluar la recuperación de la misma; dicho monitoreo abarcará un periodo de 5 años. Este trabajo considera una parte de todo este esfuerzo de restauración siendo entonces, el interés del presente, evaluar la situación del área habiendo transcurrido el primer año de dicho monitoreo.

## **OBJETIVOS**

### **General**

Determinar el grado de transformación funcional y estructural generado por el impacto recibido por la comunidad del arrecife coralino de San Lorenzo.

### **Particulares**

Determinar las modificaciones en el sustrato y describir cuantitativamente su estructura actual en las tres zonas de impacto.

Estimar las modificaciones que presenta la comunidad de peces y macro invertebrados del arrecife de San Lorenzo en las tres áreas de impacto y determinar su relación con la modificación del hábitat.

Evaluar la metodología empleada de cara a los siguientes cuatro años de monitoreo para determinar la viabilidad de realizar cambios en la misma a la luz de los resultados de este análisis preliminar.

## ÁREA DE ESTUDIO

Además del área objetivo antes descrita, se consideraron tres áreas testigo localizadas también dentro de la bahía (Figura 1): San Gabriel ( $24^{\circ}25'61.1''\text{N}$ ;  $110^{\circ}22'18.4''\text{W}$ ) ubicada en la isla Espíritu Santo; Punta Diablo ( $24^{\circ}18'44.3''\text{N}$ ;  $110^{\circ}20'10.7''\text{W}$ ) localizada entre Playa Balandra y el puerto de Pichilingue y El Portugués ( $24^{\circ}40'48.5''\text{N}$ ,  $110^{\circ}40'49.8''\text{W}$ ) aproximadamente a unos 50 km al norte de San Juan de la Costa en el extremo norte de la Bahía de La Paz.

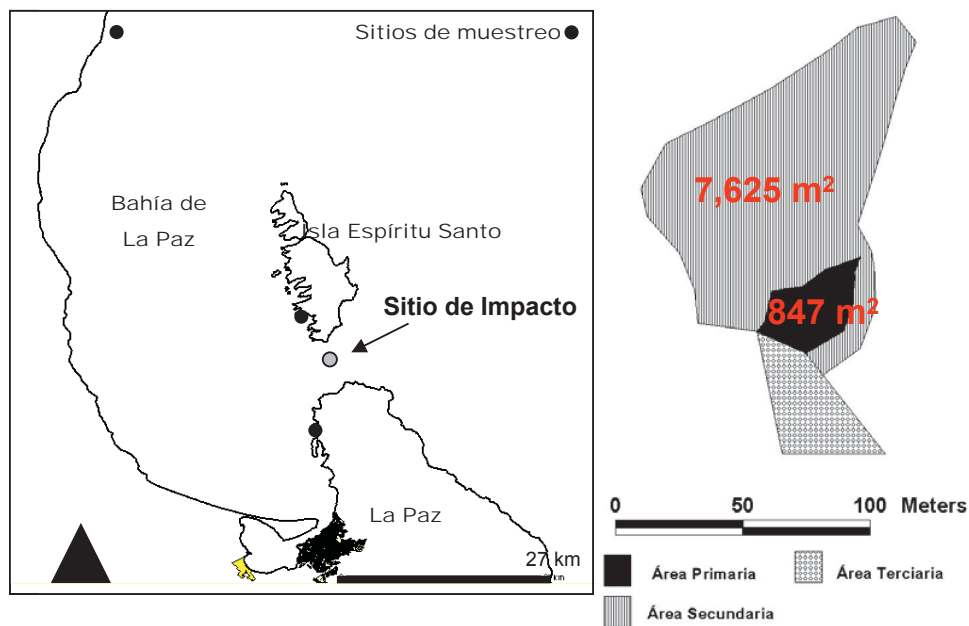


Figura 1. Área de estudio mostrando la ubicación de los puntos de muestreo en la Bahía de La Paz así como la disposición espacial de la zona de impacto.

San Gabriel es un arrecife costero ubicado en la punta de la bahía del mismo nombre, al suroeste de la isla Espíritu Santo y que alterna zonas de 100 % de cobertura de coral y zonas rocosas con cabezas de coral de distinto tamaño. Como característica particular, de los cuatro sitios de muestreo, es el más cercano a un manglar, lo que podría generar un proceso de reclutamiento de juveniles diferente al de los demás sitios. En los meses de verano, cuando la dirección de los vientos predominantes es sur-norte, esta área presenta un incremento en la dinámica oceanográfica tanto en corriente como en oleaje, mientras que en el resto del año la energía del sistema es mínima. Punta Diablo es el

sito con menor energía oceánica. La mayor parte de la zona de estudio está ubicada sobre un macizo de roca que bordea una pared vertical que cae hasta los 15 m de profundidad aprox. En un extremo del área de estudio los corales están distribuidos en cabezas aisladas mientras que directamente sobre la pared, el estrato coralino está más apretado y se ubica sobre una especie de terraza muy estrecha, por lo mismo el área estudiada incluye una parte de la zona intermareal por lo que es el sitio de estudio más somero. Esta zona se caracteriza por una alta productividad generada, probablemente, por afloramientos recurrentes de agua fría del fondo. El Portugués es un arrecife costero de barrera compuesto por varios parches de tamaño y densidad de coral variable. Está ubicado a unos 300 m de la playa; es el que recibe mayor aporte de sedimentos terrígenos durante las lluvias y, solo detrás de San Lorenzo, es el más expuesto a los vientos del norte predominantes desde finales del otoño hasta mediados de primavera.

## **METODOLOGÍA**

### **Trabajo de Campo**

Cabe hacer mención que la metodología implementada para desarrollar el monitoreo ya mencionado es muy extensa y meticulosa por lo que buena parte de la misma yace fuera de los objetivos y alcances del presente trabajo. Una parte integral de monitoreo es la evaluación de los corales rescatados y recementados sobre los módulos así como la evaluación del proceso de reclutamiento de los mismos en toda el área de estudio (Balart y Ortega-Rubio, 2004; 2005). El periodo de muestreo de esta tesis inició en mayo del 2004 desarrollándose con una periodicidad de tres meses aproximadamente y concluyendo en febrero del 2005. Dado que el interés es analizar la recuperación integral del arrecife, se consideraron cinco grupos taxonómicos objetivo: poliquetos, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces; las algas también están consideradas en el monitoreo general, sin embargo, en este trabajo se consideraron solamente como un componente de la estructura del hábitat. Por otro lado dados los hábitos de la mayoría de las especies de poliquetos, estos requirieron de una metodología diferente para poder ser muestreados de manera exhaustiva por lo que en este trabajo solo se presentan los resultados de aquellas especies que pueden ser registradas mediante censos visuales.

La metodología consta de dos partes: una enfocada al análisis de la estructura del hábitat y otra diseñada para estimar la diversidad y abundancia de los grupos taxonómicos ya mencionados. Cabe hacer la aclaración de que la metodología fue ajustada en un par de ocasiones en el transcurso de los trabajos de campo y en su momento se tomará en cuenta esta consideración para el análisis de los datos.

Se utilizó la metodología modificada de censos visuales de Harmelin (1987), realizándose entre tres y cinco transectos de 30 m lineales que se recorrieron tres veces. En el trayecto de ida, se registran todas las especies conspicuas con el fin de evitar que el paso del buzo pudiera ahuyentarlas. De regreso se registran las especies más ligadas al sustrato o que con el paso del buzo no dejan el área cubierta por el transecto (criptobénticos). En estos dos recorridos, el ancho del área de observación es de 5 m.



Las especies crípticas se registraran en un tercer recorrido del mismo transecto; el ancho del transecto durante los tres primeros muestreos fue de dos metros y de un metro en el último; este cambio obedece a una cuestión práctica debido a que en un inicio este trabajo era desarrollado por dos observadores mientras que en el último monitoreo lo desempeño solo un buzo, por lo que abarcar la misma área resultaba inviable. Es por esto que para los análisis estadísticos se utilizó la densidad de organismos en lugar de la abundancia.

Para los invertebrados se realizaron cinco transecto de 20 m por 0.5 m por sitio. Dado que se tenían predefinidos cuatro grupos objetivo, el registro de especies se restringió a los mismos: poliquetos, crustáceos, moluscos, equinodermos. Cabe señalar que en el caso de la zona de módulos del canal de San Lorenzo, debido a una imprecisión en la ejecución de la metodología, en lugar de transectos que abarcaran toda el área, solo se realizaron conteos sobre los módulos por lo que los valores de diversidad para este sitio están sobre estimados pues la presencia de especies sobre el arena es muy baja; dicha consideración será tomada en cuenta para la discusión de los resultados.

## **Caracterización del Hábitat y las Especies**

### *Estructura del Hábitat*

Se procedió a agrupar todos los elementos del hábitat registrados en los censos visuales con el fin de facilitar el manejo de los datos y sobre todo, para dar más realce al aporte físico de cada elemento a la estructura del hábitat, resultando un total de ocho categorías que a continuación se describen:

*Corales:* Agrupa a los cuatro géneros de corales hermatípicos registrados en la región: *Pavona*, *Pocillopora*, *Porites* y *Psamacora*.

*Coral muerto:* Considera solo fragmentos de coral muerto (principalmente *Pocillopora*) que no esté cubierto por tapetes algales u otros epibiontes sésiles.

*Otros cnidarios:* Incluye todas las especies de cnidarios sésiles que no pertenecen a la clase de los corales hermatípicos (corales blandos, hidrozoarios, briozoarios, anémonas, etc).

*Otros invertebrados:* Contiene a los dos únicos grupos de invertebrados sésiles: poliquetos y balanos, que fueron considerados en la metodología. Los bivalvos no fueron incluidos porque la mayoría de las veces se encuentran cubiertos por otros grupos que se consideran como epibiontes los cuales si fueron considerados.

*Sustratos blandos:* Son los detritos (fragmentos pequeños de origen biológico como conchas o exoesqueletos) y arena de cualquier grosor.

*Sustratos duros:* Superficies de roca, de cualquier tamaño que no estén cubiertas por alguno de los elementos ya mencionados.

*Talos:* Son todas las especies de macroalgas cuyo talo forma una estructura que se distingue claramente del perfil del sustrato y que puede funcionar como un microhábitat o proveer de refugio para las especies de animales consideradas en el muestreo (ej: *Sargassum*, *Codium*, *Padina* etc.).

*Tapetes algales:* Incluye tanto tapetes microalgales como macroalgas de crecimiento simple y de poca elevación que conforman un tapete homogéneo difícil de disgregar (ej: *Dyctiota*, *Caulerpa*, algas costrosas etc.).

### Peces

El origen biogeográfico de las especies se determinó según el criterio de Briggs (1977) y está sustentado en las clasificaciones de Galván-Magaña y colaboradores (1996) y Robertson y Allen (2002) considerando las siguientes regiones biogeográficas:

*Provincia Mexicana*: Desde Bahía Magdalena y Cabo San Lucas, B.C.S, hasta el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca.

*Provincia Californiana*: La zona templado-cálida del Pacífico Oriental demarcada por las latitudes 42° N y 23° N.

*Provincia Panámica*: Zona subtropical-tropical dentro de los 23° N y los 5° S.

*Pacífico Oriental*: Descrita para las especies con un amplia distribución desde California hasta Perú.

*Provincia de Cortés*: Descrita para aquellas especies endémicas del Golfo de California.

*Indopacífico*: Considera a especies originarias de esta región.

*Atlántico*: Especies originarias del Caribe previo al cierre del Istmo de Centroamérica.

Considerando la etapa adulta del ciclo de vida de las especies y de acuerdo con las características de tamaño, amplitud de desplazamiento y hábitos de las mismas, se clasificaron en tres categorías:

*Conspicuos*: Especies de desplazamiento tridimensional amplio (p.e: Scaridae, *Holacanthus passer*) y gran movilidad (Lutjanidae) o que para

alimentarse frecuentan la columna de agua (p.e: *Chromis atrilobata*) o lo hacen directamente sobre el arrecife (*Fistularia commersoni*). También se consideran las especies pequeñas pero gregarias (p.ej: *Thalassoma lucasanum*).

*Criptobénticos*: Especies que horizontalmente tienen un desplazamiento reducido y verticalmente casi nulo (*Stegastes spp*) o que frecuentemente están inmóviles o en un refugio (*Cephalopholis panamensis*). Incluye también a las especies que están íntimamente ligadas al sustrato (p.ej: *Urobatis concentricus*, *Scorpaena plumieri mystes*) o que aún cuando tienen ciertas características crípticas, son fácilmente registrables en un censo visual (p.ej: *Cirrhitichthys oxycephalus*, *Gymnothorax castaenus*). También considera aquellas especies que son primordialmente nocturnas pero que durante el día son fácilmente detectables (*Myripristis leiognathus*, *Pareques A*, *Sargocentron suborbitalis*).

*Crípticos*: Especies principalmente pequeñas, máximo diez centímetros (exceptuando *Labrisomus xanti*: 17 cm y las dos especies de morenas consideradas en este grupo), cuyo desplazamiento espacial es mínimo y permanecen ocultas casi todo el tiempo. Presentan una marcada afinidad al sitio y una relación con el micro hábitat muy estrecha (Depczynski y Bellwood, 2004). Generalmente presentan una coloración mimética. Estas condiciones obligan a que la metodología utilizada para su registro sea distinta a los otros dos grupos pues requieren de mayor detalle en la observación del área lo que implica buscar en cuevas grietas y entre los corales, incluso siendo necesaria la utilización de iluminación artificial (p.ej: Chaenopsidae, Labrisomidae, *Gymnothorax panamensis*). También considera a las especies nocturnas que durante el día permanece totalmente ocultas (p.ej: Apogonidae).

Algunos autores utilizan el término criptobéntico para definir a las especies aquí denominadas crípticas (Patzner, 1999; Depczynski y Bellwood, 2003) al igual que otros

favorecen el término crípticos (Prochazka, 1998). A manera de nota aclaratoria, los apogónidos fueron las únicas especies que metodológicamente están consideradas dentro de los crípticos dado que son difíciles de registrar en un censo visual común, pero que por sus hábitos están más relacionadas con los criptobénticos.

Para analizar la dinámica funcional de las comunidades arrecifales aquí estudiadas, fue necesario determinar el grupo funcional de todas las especies, considerando sus hábitos alimenticios y su ubicación espacial dentro del arrecife así como su desplazamiento sobre éste. Las especies se clasificaron en seis grupos funcionales modificando la caracterización hecha por Viesca-Lobatón (2003) para especies asociadas a ambientes arrecifales, registradas en el Golfo de California, integrando en particular la información sobre especies crípticas de Robertson y Allen (2002). Los grupos funcionales quedaron descritos como sigue:

*Herbívoros*: Se alimentan exclusivamente de algas.

*Omnívoros*: Además de alimentarse de algas, incluyen en mayor o menor porcentaje, ciertos grupos de invertebrados que ingieren generalmente junto con las algas o algunos grupos sésiles como esponjas y corales blandos (*Pomacanthus zonipectus*).

*Omnívoros Territorialistas*: Especies que concentran su actividad en un área bien definida (*Ophioblennius steindachneri*) y que en el caso de algunas (*Microspathodon spp* y *Stegastes spp*) defienden su territorio con mucha agresividad.

*Oportunistas*: Especies que explotan casi cualquier recurso o modo de alimentación, desde el zooplancton hasta la limpieza de otros peces.

*Zooplanctívoros*: Se alimentan del flujo planctónico ya sea directamente en la columna de agua o cerca del sustrato (Chaenopsidae).

*Zoobentívoros*: Se alimentan principalmente de invertebrados bentónicos y en algunos casos de peces.

*Piscívoros*: Aún cuando como juveniles o adultos pequeños se alimentan indistintamente de invertebrados y peces (excepto *Fistularia commersonii*), como adultos se alimentan primordialmente de peces y son los depredadores tope del arrecife.

### Invertebrados

Para los invertebrados, dada la diversidad de los grupos considerados, y dada la carencia de información vasta sobre los hábitos alimenticios de las especies así como sobre su biogeografía, se consideraron dos criterios. Uno taxonómico que en este caso rinde mucha información de tipo ecológico por el diseño corporal de las especies, considerándose el orden o la clase según el caso quedando así trece categorías:

Cnidaria	Hydrozoaria
	Scleractina
	Gorgonacea
Crustacea	Stomatopoda
	Decapoda
Echinodermata	Asteroidea
	Echinoidea
	Ophiuroidea
	Holothuroidea
Mollusca	Bivalva
	Gasteropoda
	Octopoda
Polychaeta	Canalipalpata

Por su parte la caracterización ecológica de las especies considera el tipo de alimentación que presentan, definiéndose en este punto ocho categorías:

*Filtradores*: Se alimentan de elementos suspendidos en la columna de agua, ya sea fito o zooplancton o materia orgánica. Las estrategias son variadas, desde sifones hasta el uso de tentáculos, apéndices o branquias modificadas.

*Detritívoros*: Aprovechan diversas sustancias, desde materia orgánica en descomposición hasta el mucus de los pólipos de los corales. Igualmente las estrategias alimenticias son variadas, desde la ingesta de sedimento (holoturidos) hasta medios más selectivos como los de los decápodos.

*Herbívoros*: Primordialmente explotan los tapetes microalgales aunque algunas especies como los equinodermos pueden consumir macroalgas.

*Bioerosionadores*: Se considera por separado en esta categoría al erizo *Eucidaris thouarsii* por el efecto que tiene sobre el sustrato ya sea coralino o rocoso.

*Omnívoros*: Especies generalistas que consumen desde tapetes microalgales hasta carroña y micro invertebrados.

*Oportunistas*: Se distinguen de los omnívoros en que restringen su abanico de opciones a invertebrados y se sujetan a la disponibilidad ya sea por su limitado desplazamiento (*Neaxius vivesi*) o por sus hábitos generalistas.

*Coralívoros*: Se separó aquí a la estrella *Acanthasters elisii* por tratarse de un depredador casi exclusivo del coral y por el efecto que puede llegar a tener sobre la salud del mismo.

*Zoobentívoros*: Especies que explotan invertebrados de diversos tamaños e incluso hasta peces pequeños (ej. *Conus* spp). Son los máximos depredadores de la comunidad de invertebrados.

## **Análisis Estadísticos**

### Estructura del Hábitat

Para determinar las diferencias en la estructura del hábitat tanto entre los sitios testigo y los sitios objetivo así como entre los tres sitios objetivo, se realizó un análisis de componentes principales considerando, por sitio, el promedio de cobertura de cada uno de los grupos ya mencionados. El análisis se realizó con el paquete estadístico STATISTICA 6 por la ruta de análisis de factores dado que permite rotar los ejes para ajustar el espacio de la gráfica lo más preciso posible y así extraer el máximo de la varianza.

### Peces

Dado que no es el interés principal de este trabajo, evaluar la diversidad específica de los arrecifes, la riqueza específica se evaluó como un primer acercamiento a las comunidades de peces mediante análisis de varianza para determinar las diferencias en el número de especies entre los sitios de muestreo, tanto en general como distinguiendo entre conspicuos, criptobénticos y crípticos. En el caso de la densidad se realizaron análisis de varianza exploratorios para detectar posibles tendencias en la densidad de peces.

Para reforzar los resultados de riqueza específica se generó un índice de variación (Viesca-Lobatón, 2003) el cual relaciona la desviación estándar ( $\sigma$ ) de la abundancia con la misma ( $n$ ) en la ecuación:

$$(1) \frac{\sigma}{n}$$

Este índice, aunado a la frecuencia de ocurrencia de las especies, permite determinar no solo qué tan frecuentes son las especies sino también qué tan constante es su densidad, lo que resulta en una medida indirecta de la estructuración de la comunidad de cada sitio y por ende de su diversidad. Este dato también se utilizó para determinar el conjunto de especies que se utilizarían en el análisis de componentes principales. Para tal caso se



eligieron aquellas especies que estuvieron ubicadas dentro de las quince especies más importantes en al menos uno de los sitios de muestreo (Anexos 1 y 2).

Para determinar la identidad funcional de la comunidad de peces de cada uno de los sitios de muestreo, se realizó un análisis de componentes principales que consideró la densidad de las especies agrupadas combinando los grupos funcionales ya descritos así como las características de tamaño, amplitud de desplazamiento y hábitos de las especies, quedando conformados 12 grupos:

<b>Conspicuos:</b>	<b>Criptobénticos:</b>	<b>Crípticos</b>
Herbívoros	Omnívoros Territorialistas	Zooplancívoros
Omnívoros	Zooplancívoros	Zoobentívoros
Oportunistas	Zoobentívoros	
Zooplancívoros	Piscívoros	
Zoobentívoros		
Piscívoros		

Dado que un análisis de componentes principales realizado a nivel de especies resultaba muy saturado y rendía poca información, para delinear la contribución de las especies en la distinción de los grupos funcionales se realizaron análisis de variancia sobre las especies más relevantes (aquellas determinadas por el índice de variación).

### Invertebrados

Para determinar la riqueza específica se realizaron análisis de varianza de una vía a dos niveles de resolución. Primeramente se analizó la riqueza global; posteriormente se separaron las especies por clase u orden según fuera el caso. Para analizar la abundancia se realizaron análisis de varianza de una vía sobre las especies más relevantes igualmente a partir del índice de variación (Anexos 3 y 4).

Al igual que en el caso de los peces, para reforzar estos resultados, se realizó el índice de variación con la diferencia de que en este caso se utilizó la abundancia en lugar de la

densidad. En cuanto a la estimación de la identidad funcional de la comunidad, las especies se agruparon uniendo el criterio taxonómico y el grupo funcional.

El análisis de componentes principales para este grupo fue más complejo que en el caso de peces pues dependiendo del nivel de agrupación que se utilice, revelan diferentes tendencias. Por lo mismo se realizaron tres análisis; uno con un criterio taxonómico con los trece órdenes o clases ya enlistados antes, otro considerando el grupo funcional de las especies y el tercero combinando ambos criterios.

Tanto para peces como para invertebrados, los análisis de componentes principales se realizaron, a diferencia del realizado para la estructura del hábitat, por la ruta directa de análisis de componentes principales del paquete estadístico Statistica 6; esto debido a que ambas matrices presentaron singularidad (Jambu, 1991). Realizar el ACP por la ruta del análisis de factores tiene la ventaja de que permite rotar los ejes, cosa que no es posible en este caso; sin embargo, dado que la inversión de la matriz es válida solo para el análisis de componentes principales, se eligió este proceso.

## RESULTADOS

### Estructura del Hábitat.

El análisis de componentes principales (Figura 2a y 2b), generó tres vectores ortogonales significativos que explican el 90.24 % de la varianza total (Tabla I). El primer vector (Tabla II) está constituido por el efecto de los balanos y poliquetos (-0.922) y por los sustratos duros (-0.893) que separan, en el extremo negativo del vector, a Punta Diablo de todos los demás sitios, asociados a los tapetes algales (0.704).

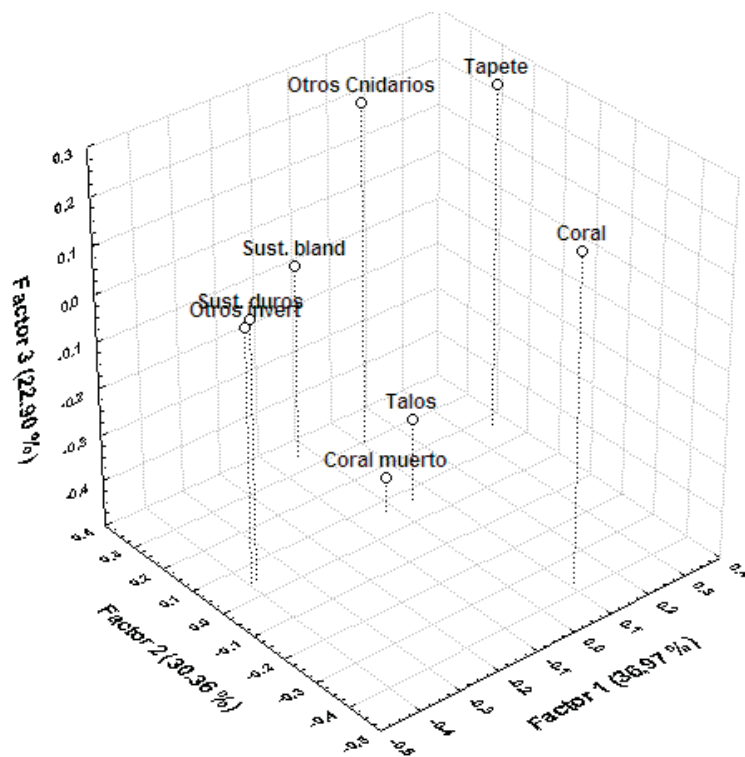
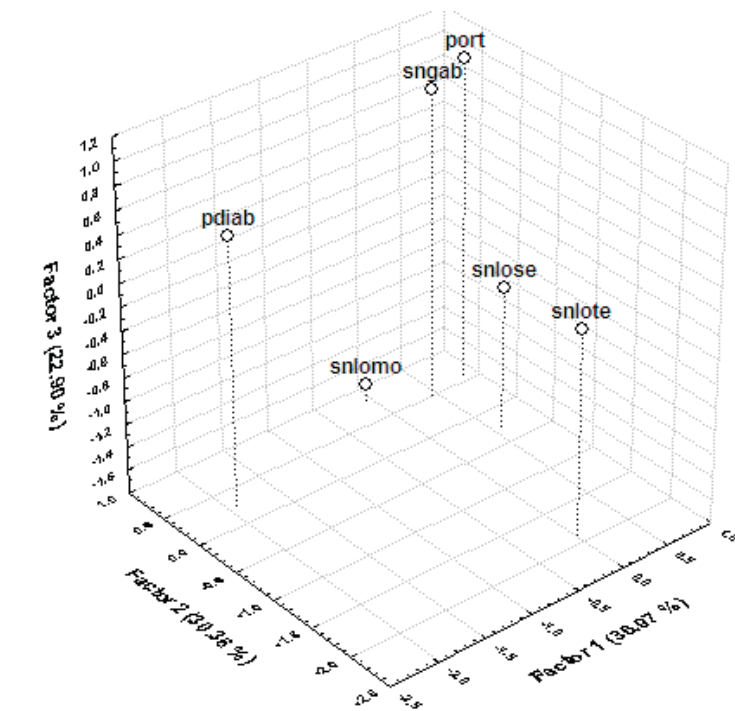
Tabla I. Vectores ortogonales significativos generados en el análisis de componentes principales para la estructura del hábitat. También se muestra la varianza explicada por cada vector así como la varianza acumulada.

	<b>Eigenvalores</b>	<b>% varianza</b>	<b>% var. Acum</b>
<b>1</b>	2.958	36.972	36.972
<b>2</b>	2.429	30.365	67.336
<b>3</b>	1.832	22.900	90.236

Tabla II. Factores significativos en el análisis de componentes principales para la estructura del hábitat. En la parte superior se muestran los pesos de los factores para cada elemento y en la inferior los scores de los factores para cada sitio. En ambos casos aquellos valores que resultaron significativos están sombreados en gris.

	<b>Factor 1</b>	<b>Factor 2</b>	<b>Factor 3</b>
<b>Peso de los factores</b>			
<b>Coral</b>	0.189197	-0.918580	0.334048
<b>Coral muerto</b>	0.148908	0.074601	-0.977804
<b>Otros Cnidarios</b>	0.113350	0.814200	0.564991
<b>Otros invertebrados</b>	-0.922450	0.166508	0.300395
<b>Talos</b>	0.266212	0.097012	-0.769824
<b>Tapete</b>	0.704276	0.468383	0.425034
<b>Sustratos duros</b>	-0.893144	0.183149	0.321526
<b>Sustratos blandos</b>	-0.074536	0.873502	-0.088778
<b>Scores de los factores</b>			
<b>Punta Diablo</b>	-1.91261	0.26620	0.48807
<b>El Portugués</b>	0.87504	0.57504	0.95649
<b>San Gabriel</b>	0.45196	0.50446	0.85413
<b>Sn. Lorenzo Módulos</b>	-0.03955	0.81469	-1.66590
<b>Sn. Lorenzo Secundaria</b>	0.60839	-0.25963	-0.58278
<b>Sn. Lorenzo Testigo</b>	0.01677	-1.90075	-0.05002

El segundo vector está constituido por el coral vivo (-0.916) que distingue a la zona testigo del canal de San Lorenzo en el lado negativo y por los gorgónidos e hidrozoarios (0.814) y los sustratos blandos (0.873) que agrupan ambos, en el sector positivo, a la zona de módulos a San Gabriel y a El Portugués; aislada en este mismo vector queda la



Figuras 2a y 2b. Gráfica de los vectores ortogonales (factores) para el análisis de componentes principales. Figura 2a, arreglo de los sitios en el espacio descrito por los factores según el valor que cada sitio presenta en los mismos. Figura 2b muestra la distribución espacial de los elementos de la estructura del hábitat que conforman los factores, según el valor de los coeficiente que cada elemento tuvo para cada factor. pdiab = Punta Diablo; port = El Portugués; sngab = San Gabriel; snlomo = San Lorenzo Módulos; snlose = San Lorenzo Secundaria; snlote = San Lorenzo Testigo

zona secundaria del canal jalada en parte por la amplia cobertura de coral vivo que aún mantiene pero también influenciada por la cobertura de sustratos blandos; sin embargo este sitio estuvo más cerca del centroide en los tres ejes y no tuvo una afinidad significativa con ninguno de los elementos del hábitat.

Por último, el tercer vector separa a la zona de módulos de El Portugués y San Gabriel y está constituido por la cobertura de coral muerto (-0.978) y la presencia de talos algales (-0.770). Cabe señalar que estos dos últimos sitios quedaron agrupados estrechamente en los tres vectores.

### Riqueza Específica.

#### Peces

Se registraron 103 especies distribuidas en 32 familias y diez géneros (Nelson, 1994) (tabla III). Las familias más importantes son Labridae y Chaenopsidae con ocho especies cada una y Muraenidae, Pomacéntridae y Serranidae con siete (Figura 3).

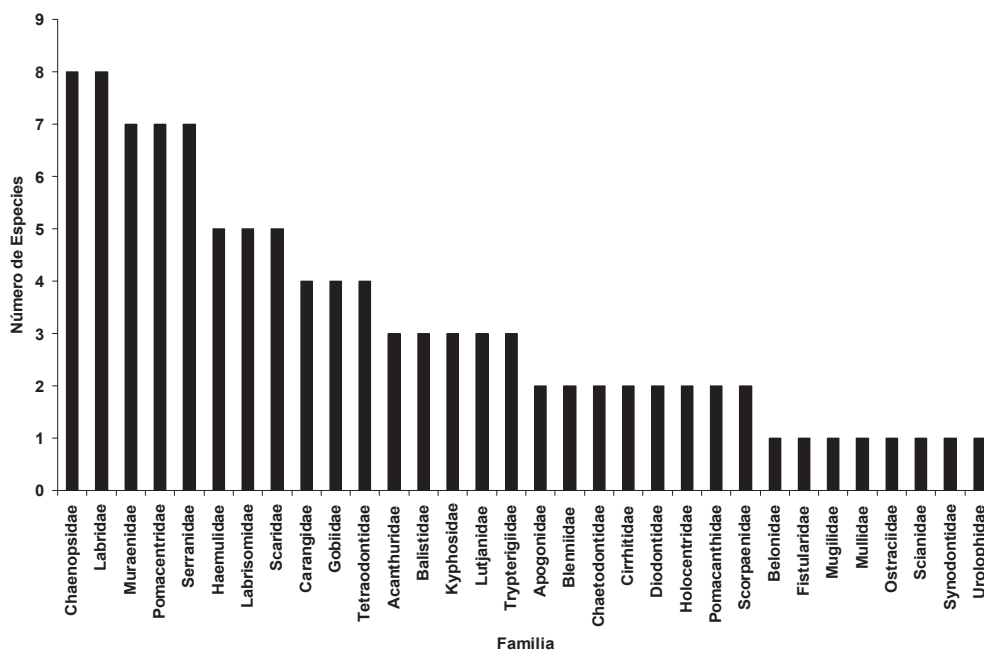


Figura 3. Distribución de la riqueza específica de peces por familia.

Tabla III. Listado específico de peces registrados durante el estudio incluido el grupo funcional y afinidad biogeográfica de cada especie. La columna de biogeografía se refiere al origen biogeográfico de las especies.

ÓRDEN	FAMILIA	ESPECIE	CONSPICUOS	CRÍPTICOS	CRIOBÉNTICOS	BIOGEOGRAFÍA
Rajiformes	Urolophidae	<i>Urobatis concentricus</i>			Zoobentívoro	Cortesiana
Anguilliformes	Muraenidae	<i>Echidna nebulosa</i>		Zoobentívoro		Indopacífico
		<i>Echidna nocturna</i>		Zoobentívoro		Panamáica
		<i>Enchelycore octaviana</i>		Zoobentívoro		Panamáica
		<i>Gymnomuraena zebra</i>			Zoobentívoro	Indopacífico
		<i>Gymnothorax castaneus</i>			Zoobentívoro	Panamáica
		<i>Gymnothorax panamensis</i>		Zoobentívoro		Panamáica
		<i>Muraena lentiginosa</i>			Zoobentívoro	Panamáica
Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus lacertinus</i>		Zoobentívoro		Panamáica
Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	Herbívoro			Circuntropical
Beloniformes	Belontiidae	<i>Tylosurus crocodilus fodiator</i>	Zoobentívoro			Circuntropical
Beryciformes	Holocentridae	<i>Myripristis leiognathus</i>			Zooplantívoro	Panamáica
		<i>Sargocentron suborbitalis</i>			Zoobentívoro	Panamáica
Gasteroesteiformes	Fistularidae	<i>Fistularia commersonii</i>	Piscívoro			Indopacífico
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	<i>Scorpaena plumieri mystes</i>			Zoobentívoro	Panamáica
		<i>Scorpaenodes xyris</i>		Zoobentívoro		Panamáica
	Serranidae	<i>Alphesthes immaculatus</i>			Piscívoro	Panamáica
		<i>Cephalopholis panamensis</i>			Piscívoro	Panamáica
		<i>Epinephelus labriformis</i>			Zoobentívoro	Panamáica
		<i>Mycteroperca rosacea</i>	Piscívoro			Cortesiana
		<i>Paranthias colonus</i>	Zooplantívoro			Panamáica
		<i>Rypticus bicolor</i>		Zoobentívoro		Panamáica
		<i>Serranus psittacinus</i>			Zoobentívoro	Panamáica
	Apogonidae	<i>Apogon pacificus</i>			Zooplantívoro	Panamáica
		<i>Apogon retrosella</i>			Zooplantívoro	Panamáica
	Carangidae	<i>Caranx caballus</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Caranx sexfasciatus</i>	Piscívoro			Indopacífico
		<i>Oligoplites refulgens</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Seriola lalandi</i>	Piscívoro			Circuntropical
	Lutjanidae	<i>Hoplopogon guentherii</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Lutjanus argentiventris</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	Zoobentívoro			Panamáica
	Haemulidae	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Haemulon maculicauda</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Haemulon sexfasciatum</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Haemulon steindachneri</i>	Zoobentívoro			Atlántico
		<i>Microlepidotus inornatus</i>	Zoobentívoro			Californiana
	Scianidae	<i>Pareques A</i>			Zoobentívoro	Panamáica
	Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	Zoobentívoro			Panamáica
	Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>	Omnívoro			Panamáica
		<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	Omnívoro			Panamáica
	Pomacanthidae	<i>Holacanthus passer</i>	Omnívoro			Panamáica
		<i>Pomacanthus zonipectus</i>	Omnívoro			Panamáica
	Kyphosidae	<i>Girella simplicidens</i>	Omnívoro			Cortesiana
		<i>Kyphosus analogus</i>	Omnívoro			Panamáica
		<i>Kyphosus elegans</i>	Omnívoro			Panamáica
	Cirrhitidae	<i>Cirrhitus rivulatus</i>		Zoobentívoro		Panamáica
		<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>			Zoobentívoro	Indopacífico
	Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelli</i>	Zooplantívoro			Panamáica
		<i>Chromis atrilobata</i>	Zooplantívoro			Panamáica
		<i>Microspathodon bairdii</i>			O. Territorialista	Panamáica
		<i>Microspathodon dorsalis</i>			O. Territorialista	Panamáica
		<i>Stegastes acapulcoensis</i>			O. Territorialista	Panamáica
		<i>Stegastes flavilatus</i>			O. Territorialista	Panamáica
		<i>Stegastes rectifraenum</i>			O. Territorialista	Cortesiana
	Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Halichoeres chierchiae</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Halichoeres dispilus</i>	Oportunista			Panamáica
		<i>Halichoeres nicholsi</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Halichoeres notospilus</i>	Zoobentívoro			Panamáica
		<i>Novaculichthys taeniourus</i>	Zoobentívoro			Indopacífico
		<i>Thalassoma grammaticum</i>	Zoobentívoro			Indopacífico
		<i>Thalassoma lucasanum</i>	Oportunista			Panamáica
	Scaridae	<i>Nicholsina denticulata</i>	Herbívoro			Panamáica
		<i>Scarus compressus</i>	Herbívoro			Panamáica
		<i>Scarus ghobban</i>	Herbívoro			Indopacífico
		<i>Scarus perrico</i>	Herbívoro			Panamáica
		<i>Scarus rubroviolaceus</i>	Herbívoro			Indopacífico
	Trypterigiidae	<i>Crocodilichthys gracilis</i>		Zoobentívoro		Cortesiana
		<i>Enneanectes carminalis</i>		Zoobentívoro		Panamáica
		<i>Enneanectes reticulatus</i>		Zoobentívoro		Cortesiana

Tabla III. Listado específico (continuación)

ÓRDEN	FAMILIA	ESPECIE	CONSPICUOS	CRÍPTICOS	CRIOBÉNTICOS	BIOGEOGRAFÍA
	Labrisomidae	<i>Exerpes asper</i>		Zoobentívoro		Cortesiana
		<i>Labrisomus xanti</i>		Zoobentívoro		Cortesiana
		<i>Malacoctenus hubbsi</i>		Zoobentívoro		Cortesiana
		<i>Malacoctenus margaritae</i>		Zoobentívoro		Panamíca
		<i>Paraclinus sini</i>		Zoobentívoro		Cortesiana
	Chaenopsidae	<i>Acanthemblemaria balanorum</i>		Zoobentívoro		Panamíca
		<i>Acanthemblemaria crockeri</i>		Zoobentívoro		Cortesiana
		<i>Acanthemblemaria macrospilus</i>		Zoobentívoro		Mexicana
		<i>Coralliozetus micropes</i>		Zooplancívoro		Cortesiana
		<i>Coralliozetus rosenblatti</i>		Zoobentívoro		Cortesiana
		<i>Coryphopterus urospilus</i>		Zoobentívoro		Panamíca
		<i>Emblemaria hypacanthus</i>		Zooplancívoro		Cortesiana
		<i>Prothememaria bicirris</i>		Zoobentívoro		Panamíca
	Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i>			O. Territorialista	Panamíca
		<i>Plagiotremus azaleus</i>			Piscívoro	Panamíca
	Gobiidae	<i>Chriolepis zebra</i>		Zoobentívoro		Cortesiana
		<i>Elacatinus digueti</i>		Zoobentívoro		Mexicana
		<i>Elacatinus punctulatus</i>		Zoobentívoro		Panamíca
		<i>Lythrypnus dalli</i>		Zoobentívoro		Panamíca
	Acanthuridae	<i>Acanthurus triostegus</i>	Herbívoro			Indopacífico
		<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Herbívoro			Indopacífico
		<i>Prionurus punctatus</i>	Herbívoro			Panamíca
Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	Zooventívoro			Panamíca
		<i>Pseudobalistes naufragium</i>	Zooventívoro			Panamíca
		<i>Sufflamen verres</i>	Zooventívoro			Panamíca
	Ostraciidae	<i>Ostracion meleagris meleagris</i>	Omnívoro			Indopacífico
	Tetraodontidae	<i>Arothron meleagris</i>	Omnívoro			Indopacífico
		<i>Canthigaster punctatissima</i>			Zoobentívoro	Panamíca
		<i>Sphoeroides annulatus</i>	Zooventívoro			Panamíca
		<i>Sphoeroides lobatus</i>	Zooventívoro			Panamíca
	Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i>			Zoobentívoro	Circuntropical
		<i>Diodon hystrix</i>			Zoobentívoro	Circuntropical

Desde el punto de vista biogeográfico, la riqueza específica se distribuye entre siete regiones (Figura 4) donde la región Panamíca aporta el 64% de las especies (66), seguida de las especies endémicas del Golfo de California (14%) y el Indopacífico (13%) con quince y catorce especies respectivamente; el 9% restante se reparte entre las especies de distribución circuntropical (5 especies), las de las provincias Mexicana (2 especies) y Californiana (1 especie) y las originarias del Atlántico (1 especie). Por su parte, en cuanto a la distribución funcional de las especies registradas (Figura 5), los zoobentívoros concentran el 55 % de las especies registradas (57 especies), seguidos muy de lejos por los zooplancívoros con el 12 % (12 spp) mientras que el resto de los grupos tuvieron valores menores al 10 %.

La distribución espacial del promedio de la riqueza específica dentro del área de estudio mostró demasiada variabilidad lo que impidió confirmar las tendencias observadas. Sin embargo, separando las especies en conspicuas, criptobénticas y crípticas los resultados son muy diferentes (Figura 6).

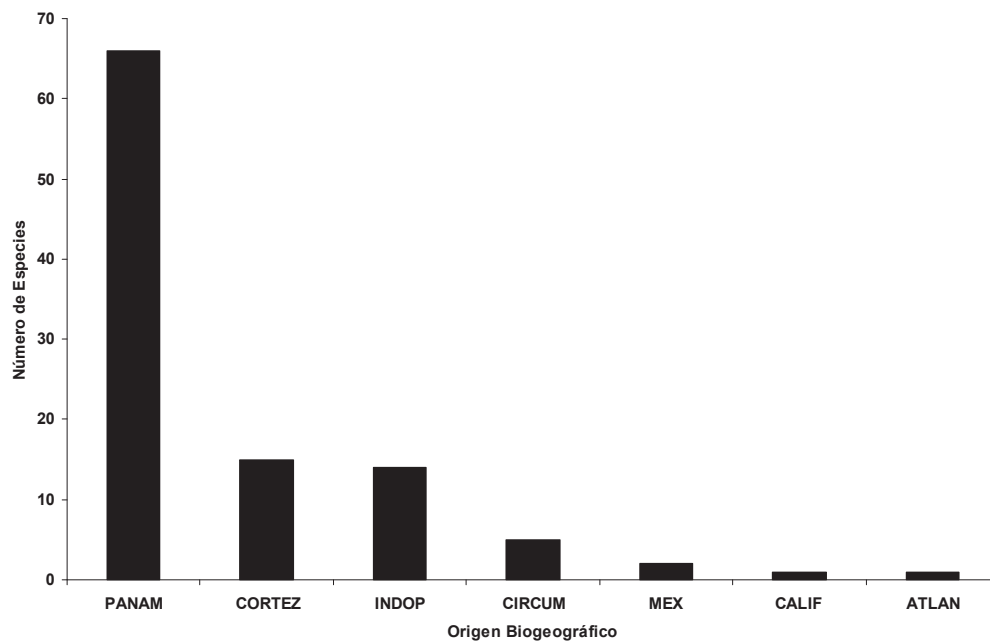


Figura 4. Distribución de la riqueza específica por origen biogeográfico. PANAM = Región Panámica; CORTEZ = Endémica del Golfo de California; INDOP = Originarias del Indopacífico; CIRCUM = Especies distribuidas circuntropicalmente; MEX = Endémicas de la costa Pacífico de México; CALIF = Especies templadas de la región de California; ATLAN = Especies originarias del Caribe.

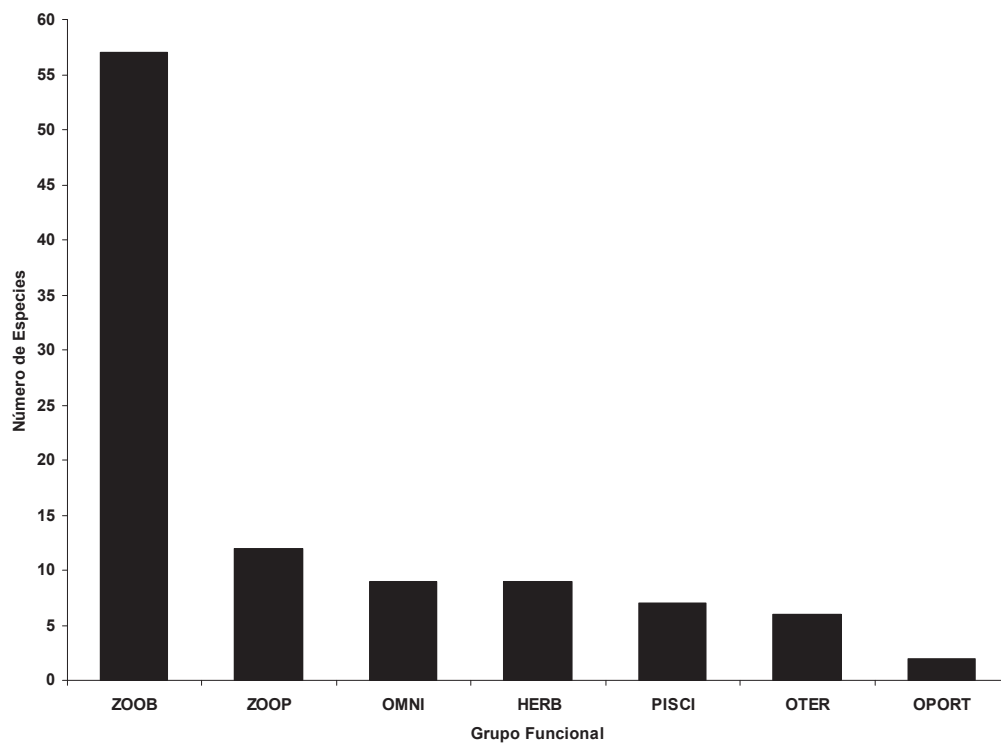


Figura 5. Distribución de la riqueza específica de peces por grupo funcional. ZOOB = Zoobentívoros; OMNI = Omnívoros; HERB = Herbívoros; ZOOP = Zooplanctívoros; PISCI = Piscívoros; OTER = Omnívoros territorialistas; OPORT = Oportunistas.



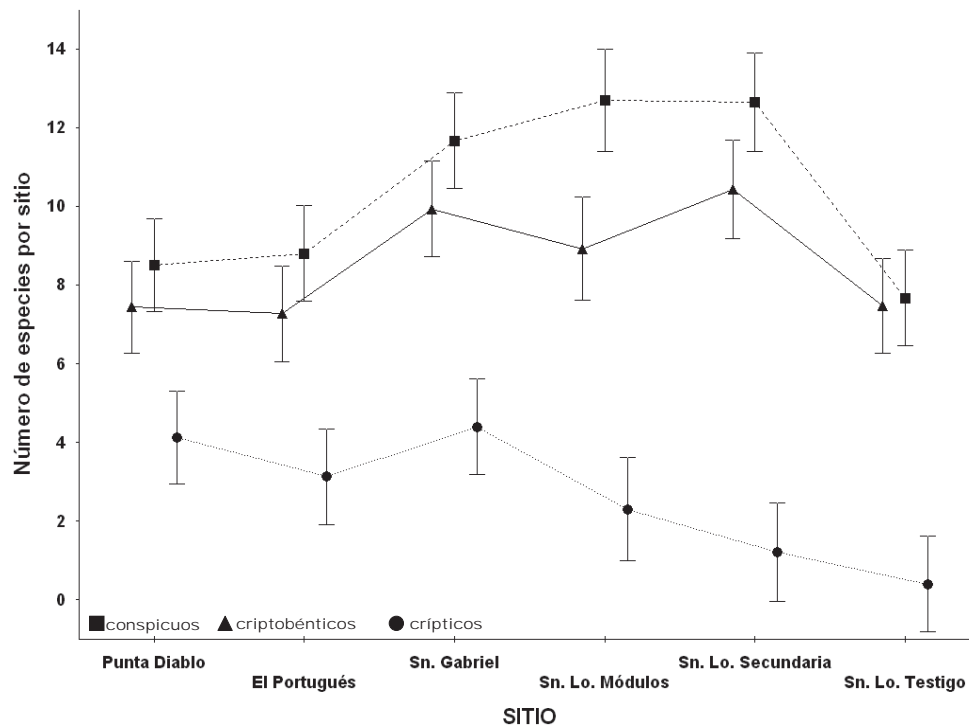


Figura 6. Distribución de la riqueza específica de peces por sitio entre los tres grupos considerados: Conspicuos, criptobénticos y crípticos.

Las especies conspicuas presentaron una riqueza específica significativamente mayor en los sitios impactados de San Lorenzo (módulos y secundaria) y en San Gabriel (tabla IV a). Para los peces criptobénticos solo San Gabriel y la zona secundaria tuvieron una riqueza específica significativamente mayor (tabla IV b). Los peces crípticos presentan una tendencia inversa. Los valores altos de riqueza se mueven, de la zona impactada en San Lorenzo a los tres sitios testigo. Esto implica que la riqueza específica para este grupo fuera significativamente mayor para Punta Diablo y San Gabriel con respecto a los tres sitios de San Lorenzo y para El Portugués solo con respecto a las zonas secundaria y testigo (tabla IV c).

En cuanto a la afinidad de las especies a un sitio en particular, tenemos que los sitios testigo destacan en este rubro por sobre los de San Lorenzo. En total 27 especies fueron registradas exclusivamente entre los tres sitios testigo (El Portugués, Punta Diablo y San Gabriel) por solo nueve de San Lorenzo (Módulos, Secundaria y Testigo) (Anexo 5). 24 especies fueron registradas en un solo sitio (Anexo 6). En este punto resalta San Gabriel

que registró nueve especies exclusivas destacando *Mugil cephalus* con una frecuencia de ocurrencia de poco más del 46 % y una abundancia promedio de 14 individuos por transecto. Además, salvo *Coralliozetus rosenblati* y *Enneanectes carminalis* que tuvieron una frecuencia mayor al 25 % en Punta Diablo, las especies restantes fueron más bien raras.

Tabla IVa-c. Valores de probabilidad ( $p < .001$ ; g. l.= 82) de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica entre los sitios de muestreo separando las especies en criptobénticos (a), conspicuos (b) y crípticos (c). Los valores de las medias se encuentran debajo del código para cada sitio (columnas).

A	SITIO	Especies Conspicuas					
		PDIAB 8.500	PORT 8.800	SNGAB 11.667	SNLOMO 12.692	SNLOSE 12.643	SNLOTE 7.667
San Lorenzo	Punta Diablo		0.999873	0.096705	<b>0.019151</b>	<b>0.015020</b>	0.981752
	El Portugués	0.999873		0.168313	<b>0.036817</b>	<b>0.030041</b>	0.932348
	San Gabriel	0.096705	0.168313		0.966870	0.968583	<b>0.015108</b>
	Módulos	<b>0.019151</b>	<b>0.036817</b>	0.966870		1.000000	<b>0.002562</b>
	Secundaria	<b>0.015020</b>	<b>0.030041</b>	0.968583	1.000000		<b>0.001812</b>
	Testigo	0.981752	0.932348	<b>0.015108</b>	<b>0.002562</b>	<b>0.001812</b>	
B	SITIO	Especies Criptobénticas					
		PDIAB 7.438	PORT 7.267	SNGAB 9.933	SNLOMO 8.923	SNLOSE 10.429	SNLOTE 7.467
San Lorenzo	Punta Diablo		0.999908	<b>0.011565</b>	0.406220	<b>0.002086</b>	1.000000
	El Portugués	0.999908		<b>0.005603</b>	0.285094	<b>0.001002</b>	0.999800
	San Gabriel	<b>0.011565</b>	<b>0.005603</b>		0.786460	0.985865	<b>0.013052</b>
	Módulos	0.406220	0.285094	0.786460		0.390997	0.428944
	Secundaria	<b>0.002086</b>	<b>0.001002</b>	0.985865	0.390997		<b>0.002363</b>
	Testigo	1.000000	0.999800	<b>0.013052</b>	0.428944	<b>0.002363</b>	
C	SITIO	Especies Crípticas					
		PDIAB 4.125	PORT 3.133	SNGAB 4.400	SNLOMO 2.308	SNLOSE 1.214	SNLOTE 0.400
San Lorenzo	Punta Diablo		0.498681	0.996557	<b>0.040549</b>	<b>0.000167</b>	<b>0.000124</b>
	El Portugués	0.498681		0.229134	0.749224	<b>0.018205</b>	<b>0.000200</b>
	San Gabriel	0.996557	0.229134		<b>0.011127</b>	<b>0.000130</b>	<b>0.000124</b>
	Módulos	<b>0.040549</b>	0.749224	<b>0.011127</b>		0.469046	<b>0.026991</b>
	Secundaria	<b>0.000167</b>	<b>0.018205</b>	<b>0.000130</b>	0.469046		0.730431
	Testigo	<b>0.000124</b>	<b>0.000200</b>	<b>0.000124</b>	<b>0.026991</b>	0.730431	

Para las especies comunes para dos y tres sitios destacan *Haemulon maculicauda* y *H. steindachneri*; aunque solo fueron registradas en dos sitios de San Lorenzo y solamente una vez por sitio, tuvieron abundancias de 4000 y 700 individuos respectivamente. Por otro lado existen especies que si bien no fueron exclusivas de uno u otro grupo de sitios si presentan una tendencia en su ocurrencia, como *Labrisomus xanti* que, aunque fue registrada en la zona de módulos y en El Portugués, en este último ocupa el noveno

lugar de acuerdo al índice de variación mientras que en la zona de módulos no figura entre las importantes. Por último resalta *Halichoeres dispilus* que habiéndose registrado en El Portugués, Punta Diablo y Zona Secundaria en los dos primeros fue rara mientras que en El Portugués tuvo el octavo lugar por su frecuencia.

### Invertebrados

Se registró un total de 86 especies de macro invertebrados (tabla V) donde los tres principales grupos son el phylum Mollusca que condensa al 33 % de las especies (28 spp) seguido la clase Crustacea (22 spp) y el phylum Echinodermata (22 spp), ambas con el 27 % respectivamente quedando muy lejos Cnidaria (7 spp) con el 9 % (Figura 7).

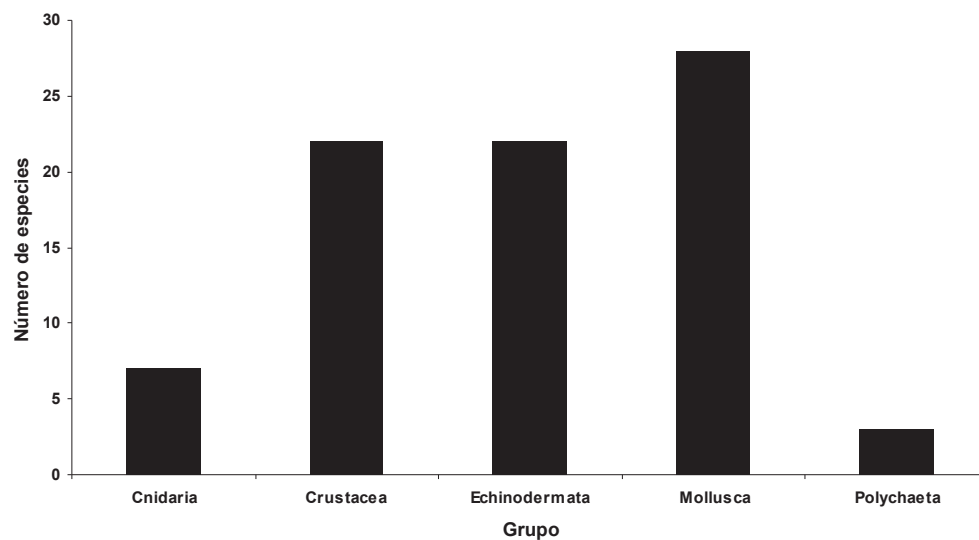


Figura 7. Distribución de la riqueza específica de invertebrados en los cinco grupos objetivo.

Tabla V. Listado específico de invertebrados registrados durante el estudio incluido el grupo funcional. Se incluye la movilidad de la especie (móviles = M o sésiles = S) y el grupo funcional (FILT = filtradores; DETR = detritívoros; HERB = herbívoros; BIOE = bioerosionadores; OMNI = omnívoros; OPOR = oportunistas; CORAL = coralívoros; ZOOB = zoobentívoros).

GRUPO	CLASE	ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	MOVILIDAD	ALIMENTACIÓN		
Cnidaria	Hydrozoa	Hydroida	Plumulariidae	<i>Aglaophenia dieguensis</i>	S	FILT		
			Gorgoniidae	<i>Leptogorgia rigida</i>	S	FILT		
	Anthozoa	Gorgonacea	Plexauridae	<i>Muricea</i> sp.	M	OMNI		
				<i>Pacifigorgia</i> sp.	S	FILT		
			Scleractinia	Agariciidae	<i>Pavona gigantea</i>	S	FILT	
				Poritidae	<i>Porites panamensis</i>	S	FILT	
Annelida	Polychaeta	Canalipalpata	Dendrophyllidae	<i>Tubastrea coccinea</i>	S	FILT		
			Sabellidae	sabellido	S	FILT		
			Serpullidae	serpulido	S	FILT		
				<i>Spirobranchius giganteus</i>	S	FILT		
			Bivalvia	Veneroida	Chamidae	<i>Chama buddiana</i>	S	FILT
				Mytiloidea	Mytilidae	<i>Mytilus</i> sp.	M	FILT
	Ostreoida	Spondylidae		<i>Spondylus calcifer</i>	S	FILT		
	Mollusca	Gastropoda	Anaspidea	Aplysiidae	<i>Pinctada mazatlanica</i>	S	FILT	
					<i>Pinna rugosa</i>	S	FILT	
					<i>Pteria sterna</i>	S	FILT	
			Neogastropoda	Veneridae	Aplysiidae	<i>Chione tumens</i>	S	FILT
						<i>Aplysia</i> sp.	M	HERB
						<i>Aplysia vaccaria</i>	M	HERB
				Fissurellidae	Aplysiidae	<i>Fissurella gemmata</i>	M	HERB
						<i>Comus princeps</i>	M	ZOOB
<i>Hexaplex</i> sp.						M	OMNI	
Columbellidae	Aplysiidae	<i>Muricanthus nigrilus</i>		S	FILT			
		<i>Muricanthus</i> sp.		M	OMNI			
		<i>Pyrene strombiformis</i>		M	OMNI			
		Coralliophilidae		<i>Quoyula madreporarum</i>	M	DETR		
		Cypraeidae		<i>Cypraea</i>	M	OMNI		
		Turritellidae		turritelido	M	FILT		
Nudibranchia	Chromodorididae	<i>Hypselodoris agassizii</i>	M	ZOOB				
		<i>Roboastra tigris</i>	M	ZOOB				
		<i>Hypselodosris californiensis</i>	M	ZOOB				
		Triophidae	<i>Tamja abdere</i>	M	ZOOB			
			<i>Tamja eliora</i>	M	ZOOB			
		Patellogastropoda	Acmaeidae	<i>Acmaea</i> sp. 1	M	HERB		
<i>Acmaea</i> sp. 2	M			HERB				
<i>Colisella acutapex</i>	M			HERB				
Cephalopoda	Sacoglossa	Elysiidae	<i>Tridachiella diomedea</i>	M	ZOOB			
			Octopoda	Octopodidae	<i>Octopus bimaculatus</i>	M	ZOOB	

Tabla V. Listado específico de invertebrados (Continuación).

GRUPO	CLASE	ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	MOVILIDAD	ALIMENTACIÓN			
Crustacea	Malacostraca	Decapoda	Alpheidae	<i>Alpheus lottini</i>	M	DETR			
			Axiidae	<i>Neaxius vivesi</i>	S	OPOR			
			Cryptochiridae	<i>Hapalocarcinus marsupialis</i>	S	FILT			
			Diogenidae	<i>Aniculus elegans</i>	M	OMNI			
				<i>Calcinus californiensis</i>	M	DETR			
			Majidae	májido	M	OMNI			
				<i>Stenorhynchus debilis</i>	M	DETR			
			Paguridae	pagúrido no ident.	M	OMNI			
				<i>Pagurus c.f. lepidus</i>	M	OPOR			
			Palaemonidae	<i>Brachycarpus biunguiculatus</i>	M	DETR			
				<i>Harpiliopsis depressus</i>	M	DETR			
				<i>Harpiliopsis spinigera</i>	M	DETR			
				<i>Palaemonella holmesi</i>	M	OMNI			
				<i>Periclimenes soror</i>	M	FILT			
				Porcellanidae	<i>Petrolisthes glasselli</i>	M	FILT		
					<i>Petrolisthes</i> sp.	M	FILT		
			Portunidae	<i>Cronius ruber</i>	M	ZOOB			
			Xanthidae	<i>Eriphia squamata</i>	M	OMNI			
				<i>Heteractea lunata</i>	M	OMNI			
				<i>Liomera cintimana</i>	M	OMNI			
				<i>Trapezia ferruginea</i>	M	DETR			
				Gonodactylus spp	M	ZOOB			
			Echinodermata	Asteroidea	Stomatopoda	Gonodactylidae	<i>Gonodactylus</i> spp	M	ZOOB
					Forcipulatida	Heliasteridae	<i>Heliaster cubinigi</i>	M	DETR
					Spinulosida	Acanthasteridae	<i>Acanthaster elisii</i>	M	CORAL
						Echinasteridae	<i>Echineaster tenuispina</i>	M	DETR
						Mithrodiidae	<i>Mithrodia bradleyi</i>	M	DETR
				Valvatida	Ophiasteridae	<i>Linckia columbiae</i>	M	DETR	
					<i>Pentacaster cumingi</i>	M	DETR		
					Ophiasteridae	<i>Pharia pyramidata</i>	M	DETR	
					<i>Phataria unifascialis</i>	M	DETR		
					Echinoidea	Arbacioida	Arbaciidae	<i>Arbacia incisa</i>	M
				Cidaroida		Cidaridae	<i>Euclidaris thoursii</i>	M	BIOE
Diadematoidea	Diademataidae	<i>Diadema mexicana</i>		M		HERB			
Echinoida	Echinometridae	<i>Echinometra vanbrunti</i>		M		BIOE			
Temnopleuroidea	Toxopneustidae	<i>Toxopneustes roseus</i>		M		HERB			
Holothuroidea	Apodida	Synaptidae		<i>Euapta godefroyi</i>	M	DETR			
		Aspidochirotida	Holothuriidae	<i>Holothuria impatiens</i>	M	FILT			
Ophiuroidea	Ophiurida	Stichopodidae	<i>Isostichopus fuscus</i>	M	DETR				
		Ophiocomidae	<i>Ophiocoma aethiops</i>	M	OMNI				
		<i>Ophiocoma alexandrii</i>	M	OMNI					
		Ophiodermatidae	<i>Ophioderma panamense</i>	M	OMNI				
		Ophiotrichidae	<i>Ophiotrix spiculata</i>	M	OMNI				

San Gabriel y Punta Diablo tuvieron la mayor riqueza específica con respecto a los demás sitios; aunque para Punta Diablo la diferencia no fue significativa con respecto a la zona testigo (Figura 8; tabla VI).

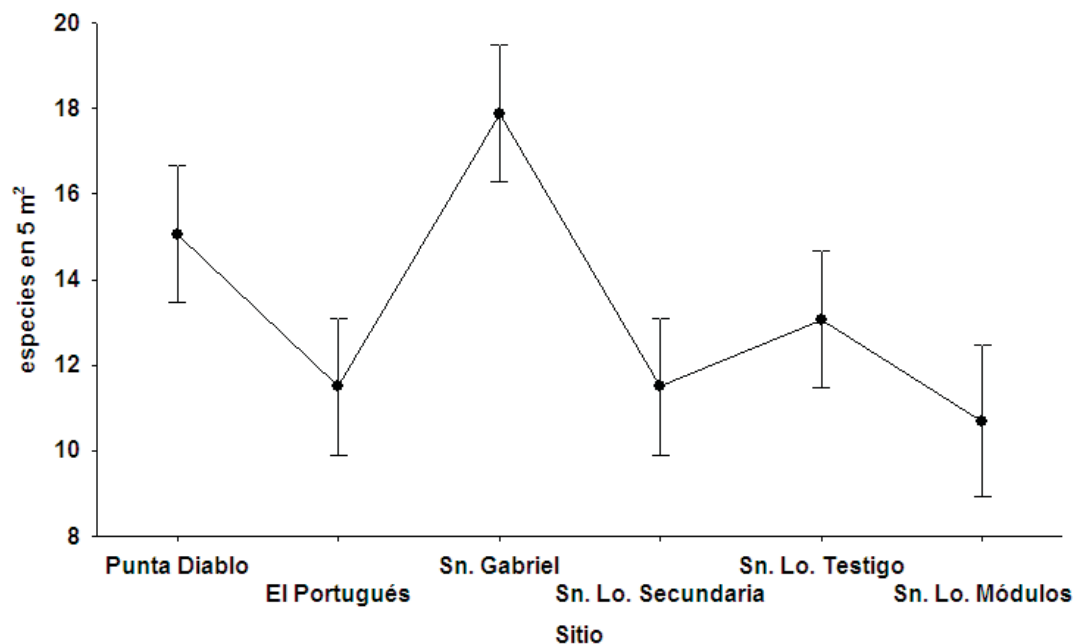


Figura 8. Gráfico de las diferencias en la riqueza específica de invertebrados en los sitios de muestreo de la bahía de La Paz. Diferencias estadísticamente significativas se encontraron entre San Gabriel y El Portugués ( $p < 0.001$ ) y las tres zonas del arrecife de San Lorenzo (Secundaria:  $p < 0.001$ ; Testigo:  $p < 0.001$ ; Módulos:  $p < 0.001$ ), así como entre Punta Diablo y El Portugués ( $p < 0.05$ ) y las zonas Secundaria y de Módulos de San Lorenzo (ambas:  $p < 0.05$ ).

Tabla VI. Valores de probabilidad ( $p < .001$ ; g. l.= 87) de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de invertebrados entre los sitios de muestreo.

SITIO	PDIAB 15.062	PORT 11.500	SNGAB 17.875	SNLOMO 11.500	SNLOSE 13.063	SNLOTE 10.692
<b>Punta Diablo</b>		<b>0.028312</b>	0.145496	<b>0.028312</b>	0.500298	<b>0.010775</b>
<b>El Portugués</b>	<b>0.028312</b>		<b>0.000126</b>	1.000000	0.744292	0.987796
<b>San Gabriel</b>	0.145496	<b>0.000126</b>		<b>0.000126</b>	<b>0.000925</b>	<b>0.000125</b>
<b>San Lorenzo Módulos</b>	<b>0.028312</b>	1.000000	<b>0.000126</b>		0.744292	0.987796
<b>Secundaria</b>	0.500298	0.744292	<b>0.000925</b>	0.744292		0.424916
<b>Testigo</b>	<b>0.010775</b>	0.987796	<b>0.000125</b>	0.987796	0.424916	

Separando las especies por grupo taxonómico, solo se consideran los crustáceos, equinodermos y cnidarios pues los moluscos no tuvieron diferencias significativas, ni agrupados ni por clase, mientras que para los poliquetos ya se mencionó la atenuante

metodológica que presenta (cabe mencionar que en la metodología que se siguió, en el proyecto general, para la clase Polychaeta y la cual no fue incluida se registraron 72 especies).

Para los crustáceos (Figura 9; tabla VII) El Portugués y la zona secundaria de San Lorenzo son los sitios con menor riqueza específica mientras que Punta Diablo tuvo los valores más altos. Destacan los valores de la zona testigo y la zona de módulos de San Lorenzo que contrario a la tendencia general en cuanto a riqueza específica, tuvieron valores relativamente altos.

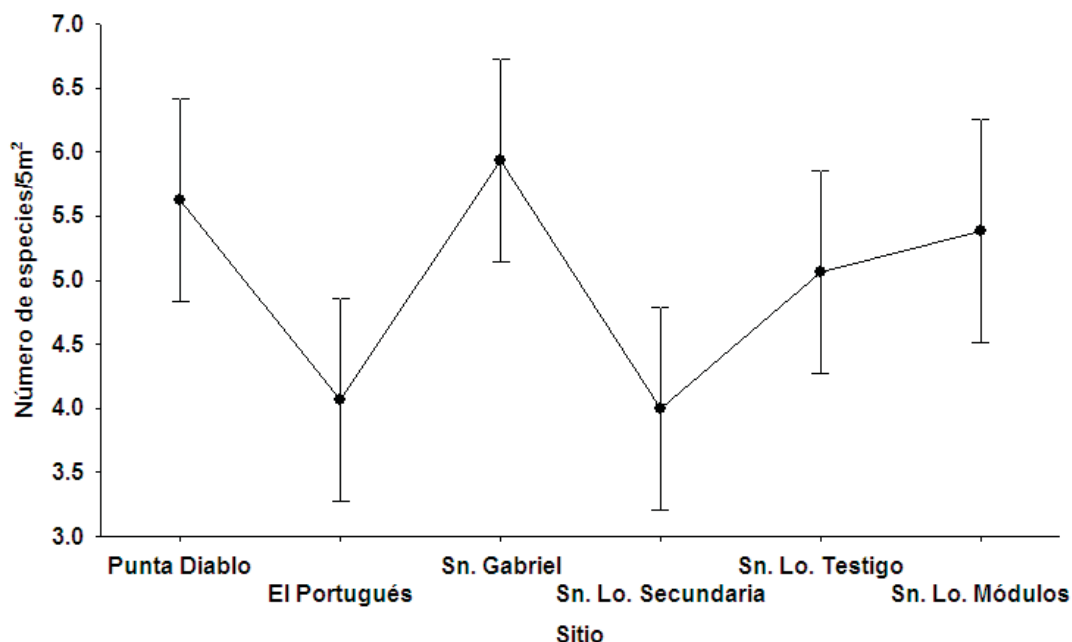


Figura 9. Gráfico de la riqueza específica de **crustáceos** en los sitios de muestreo de la bahía de La Paz. San Gabriel mostró el valor más alto de riqueza específica pero sólo resultó significativo en relación a El Portugués y la zona Secundaria de San Lorenzo.

Tabla VII. Valores de probabilidad ( $p < .05$ ; g. l.= 87) de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de crustáceos entre los sitios de muestreo.

SITIO	Crustáceos					
	PDIAB 5.625	PORT 4.062	SNGAB 5.581	SNLOMO 4.000	SNLOSE 5.062	SNLOTE 5.384
<b>Punta Diablo</b>		0.061113	0.999440	<b>0.045560</b>	0.909661	0.998804
<b>El Portugués</b>	0.061113		<b>0.024454</b>	0.999998	0.461369	0.265497
<b>San Gabriel</b>	0.999440	<b>0.024454</b>		<b>0.017631</b>	0.749538	0.981499
<b>San Lorenzo Módulos</b>	<b>0.045560</b>	0.999998	<b>0.017631</b>		0.391850	0.219402
<b>San Lorenzo Secundaria</b>	0.909661	0.461369	0.749538	0.391850		0.995000
<b>San Lorenzo Testigo</b>	0.998804	0.265497	0.981499	0.219402	0.995000	

En el caso de los equinodermos (Figura 10: tabla VIII), los asteroideos tienen una presencia más bien generalizada y sin ninguna tendencia. Para los equinoideos, San Gabriel vuelve a ser el sitio con mayor riqueza específica mientras que El Portugués y la

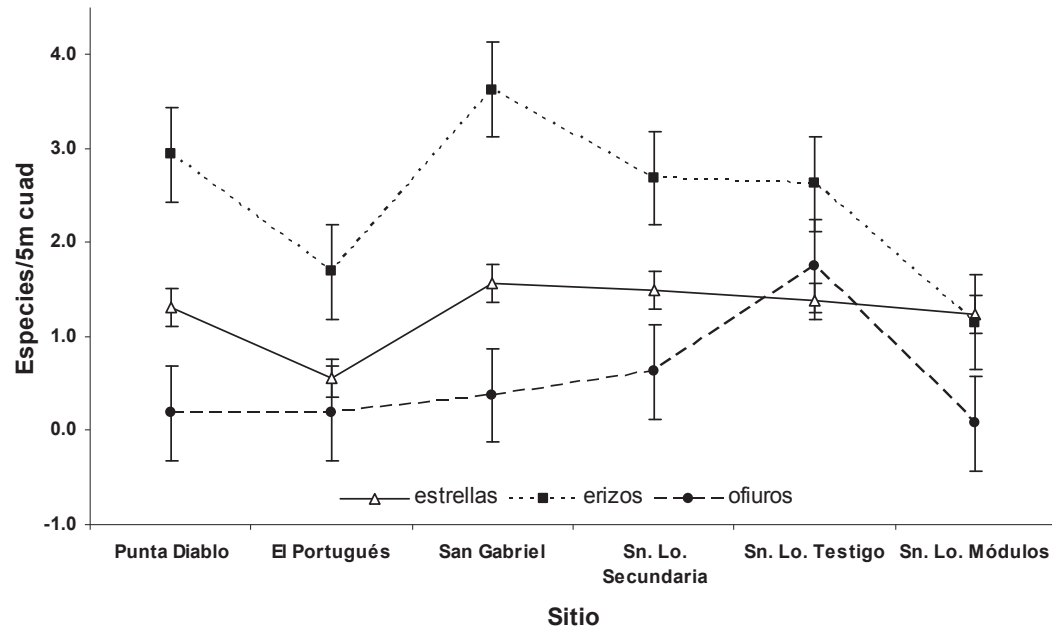


Figura 10. Diferencias en la riqueza específica por sitio de las tres clases de equinodermos.

Tabla VIII. Valores de probabilidad ( $p < .001$ ;  $g. l. = 87$ ) de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de erizos y ofiuros entre los sitios de muestreo.

SITIO	Erizos					
	PDIAB 2.937	PORT 1.687	SNGAB 3.625	SNLOMO 2.687	SNLOSE 2.625	SNLOTE 1.154
Punta Diablo		0.007426	0.369550	0.979657	0.946986	0.000316
El Portugués	0.007426		0.000126	0.057416	0.089283	0.740941
San Gabriel	0.369550	0.000126		0.089283	0.057416	0.000123
San Lorenzo Módulos	0.979657	0.057416	0.089283		0.999976	0.002193
San Lorenzo Secundaria	0.946986	0.089283	0.057416	0.999976		0.003695
San Lorenzo Testigo	0.000316	0.740941	0.000123	0.002193	0.003695	
SITIO	Ofiuros					
	PDIAB 0.187	PORT 0.187	SNGAB 0.375	SNLOMO 0.625	SNLOSE 1.750	SNLOTE 0.077
Punta Diablo		1.000000	0.945886	0.298679	0.000123	0.996875
El Portugués	1.000000		0.945886	0.298679	0.000123	0.996875
San Gabriel	0.945886	0.945886		0.836632	0.000123	0.790962
San Lorenzo Módulos	0.298679	0.298679	0.836632		0.000130	0.179285
San Lorenzo Secundaria	0.000123	0.000123	0.000123	0.000130		0.000123
San Lorenzo Testigo	0.996875	0.996875	0.790962	0.179285	0.000123	



zona de módulos son los sitios más pobres. El caso extremo son los ofiuroideos donde la zona testigo de San Lorenzo tuvo la mayor riqueza de especies muy separado de los demás sitios que no presentaron diferencias entre ellos. Los holotúridos, dada su baja riqueza específica no presentaron ninguna tendencia.

En el caso de los cnidarios (Figura 11; tabla IX) se hace una clara distinción entre los sitios del canal de San Lorenzo y los sitios testigos, teniendo siempre, los primeros, valores más bajos que los últimos. Para los hidrozoarios destacan. San Gabriel y El Portugués sobre los demás sitios. Con los corales scleractinos las diferencias son aún más contrastantes. Los tres sitios testigo tuvieron riquezas significativamente mayores que los tres sitios de San Lorenzo. Dentro de los tres primeros destaca Punta Diablo que incluso tuvo diferencias significativas con El Portugués. Por último para los gorgonidos las diferencias no son tan claras y solo destaca significativamente San Gabriel de las zonas secundaria y testigo.

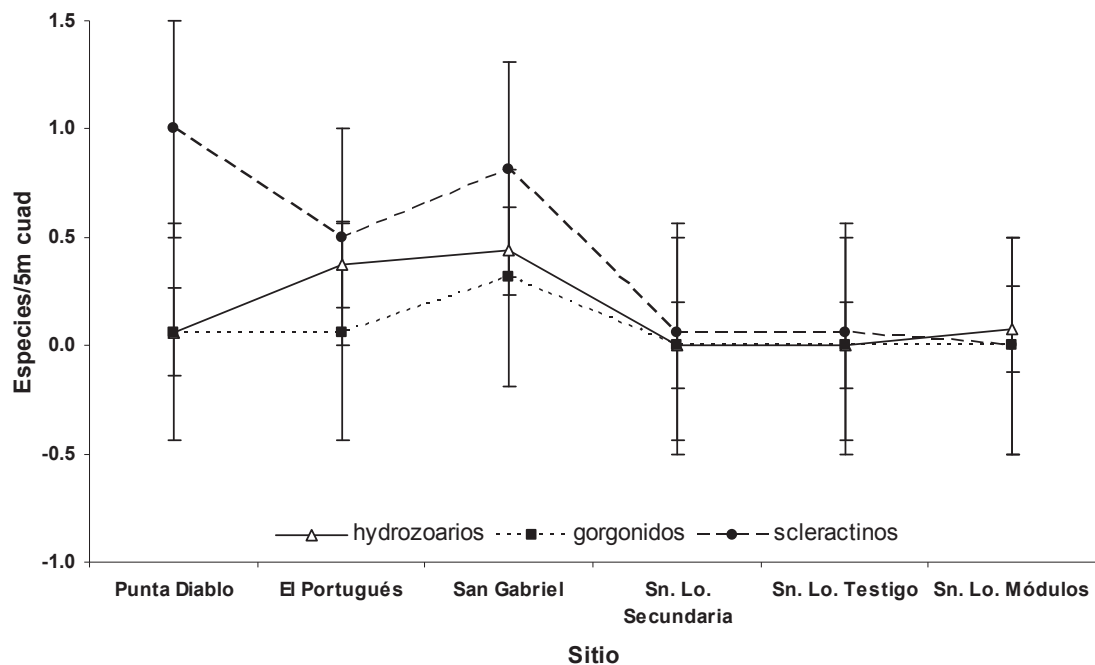


Figura 11. Diferencias en la riqueza específica por sitio de las tres clases de cnidarios.

Tabla IX. Valores de probabilidad ( $p < .001$ ; g. l.= 87) de la prueba Post Hoc de Tuckey para tamaños de muestra diferentes para la diferencia de medias de la riqueza específica de scleractinos, hydrozoarios y gorgonidos entre los sitios de muestreo.

SITIO		Scleractinos					
		PDIAB 1.000	PORT 0.500	SNGAB 0.812	SNLOMO 0.062	SNLOSE 0.062	SNLOTE 0.000
San Lorenzo	Punta Diablo		0.004139	0.721132	0.000123	0.000123	0.000123
	El Portugués	0.004139		0.186069	0.017704	0.017704	0.013200
	San Gabriel	0.721132	0.186069		0.000125	0.000125	0.000127
	Módulos	0.000123	0.017704	0.000125		1.000000	0.998258
	Secundaria	0.000123	0.017704	0.000125	1.000000		0.998258
	Testigo	0.000123	0.013200	0.000127	0.998258	0.998258	
SITIO		Hydrozoarios					
		PDIAB 0.062	PORT 0.375	SNGAB 0.437	SNLOMO 0.000	SNLOSE 0.000	SNLOTE 0.076
San Lorenzo	Punta Diablo		0.092429	0.022817	0.994707	0.994707	0.999998
	El Portugués	0.092429		0.994707	0.022817	0.022817	0.207814
	San Gabriel	0.022817	0.994707		0.004485	0.004485	0.071353
	Módulos	0.994707	0.022817	0.004485		1.000000	0.991386
	Secundaria	0.994707	0.022817	0.004485	1.000000		0.991386
	Testigo	0.999998	0.207814	0.071353	0.991386	0.991386	
SITIO		Gorgonidos					
		PDIAB 0.062	PORT 0.062	SNGAB 0.312	SNLOMO 0.000	SNLOSE 0.000	SNLOTE 0.000
San Lorenzo	Punta Diablo		0.004139	0.721132	0.000123	0.000123	0.000123
	El Portugués	0.004139		0.186069	0.017704	0.017704	0.013200
	San Gabriel	0.721132	0.186069		0.000125	0.000125	0.000127
	Módulos	0.000123	0.017704	0.000125		1.000000	0.998258
	Secundaria	0.000123	0.017704	0.000125	1.000000		0.998258
	Testigo	0.000123	0.013200	0.000127	0.998258	0.998258	

## Identidad funcional

### Peces

Dada la naturaleza de los datos cuya matriz presentó singularidad lo que impide realizar el análisis por la ruta de análisis de factores (lo que permite rotar los ejes), el programa automáticamente emplea el inverso generalizado de la matriz. En el análisis se generaron cuatro vectores ortogonales significativos que en conjunto explican el 96.51 % de la varianza (Tabla X).

Tabla X. Vectores ortogonales significativos generados en el análisis de componentes principales para la densidad de los grupos funcionales de especies de peces. También se muestra la varianza explicada por cada vector así como la varianza acumulada.

	<b>Eigenvalores</b>	<b>% varianza</b>	<b>% var. Acum</b>
<b>1</b>	4.430	36.920	36.920
<b>2</b>	3.474	28.948	65.867
<b>3</b>	2.343	19.524	85.391
<b>4</b>	1.188	9.900	95.291

Sobre el plano de los factores uno y dos (Figura 12), que en conjunto explican el 65.71% de la varianza se pueden apreciar cuatro arreglos comunitarios bien definidos. San Gabriel y Punta Diablo conforman el primero de estos arreglos que se distingue sobre el primer factor mientras que los otros tres lo hacen sobre el segundo; El Portugués quedando solo y dos más, dentro del cuadrante negativo de los vectores conformado uno por las zonas testigo y secundaria y el otro por los módulos en solitario. Aunque son cuatro vectores significativos, se utilizaron solo los dos primeros en la explicación de los resultados pues realizan una explicación coherente de los datos con una mínima subjetividad (Tabla XI).

Tabla XI. Factores del análisis de componentes principales para los grupos funcionales de peces que fueron considerados. En la parte superior se muestran los coordinados de los factores para cada grupo funcional y en la inferior los coordinados de los factores para cada sitio. En ambos casos aquellos valores que resultaron significativos están sombreados en gris.

<b>GRUPO</b>	<b>Factor 1</b>	<b>Factor 2</b>
	<b>Coordinados de los factores en las variables</b>	
Conspicuos Herbívoros	0.688	0.071
Conspicuos Herbívoros	0.234	0.228
Conspicuos Oportunistas	-0.879	-0.171
Conspicuos Piscívoros	0.096	-0.778
Conspicuos Zoobetívoros	-0.284	-0.763
Conspicuos Zooplactívoros	0.863	0.135
Crípticos Zoobentívoros	0.975	0.133
Crípticos Zooplactívoros	0.903	-0.109
Criptobénticos Piscívoros	0.092	0.879
Criptobénticos Zoobentívoros	-0.442	-0.036
Criptobénticos Zooplanctívoros	-0.497	0.800
Criptobénticos Omnívoros Territorialistas	-0.281	0.859
<b>SITIO</b>	<b>Coordinados de los factores para los sitios</b>	
Punta Diablo	2.320	-0.718
El Portugués	-1.186	2.969
San Gabriel	3.039	0.665
Sn. Lorenzo Módulos	-1.079	-2.751
Sn. Lorenzo Secundaria	-1.849	0.010
Sn. Lorenzo Testigo	-1.244	-0.175

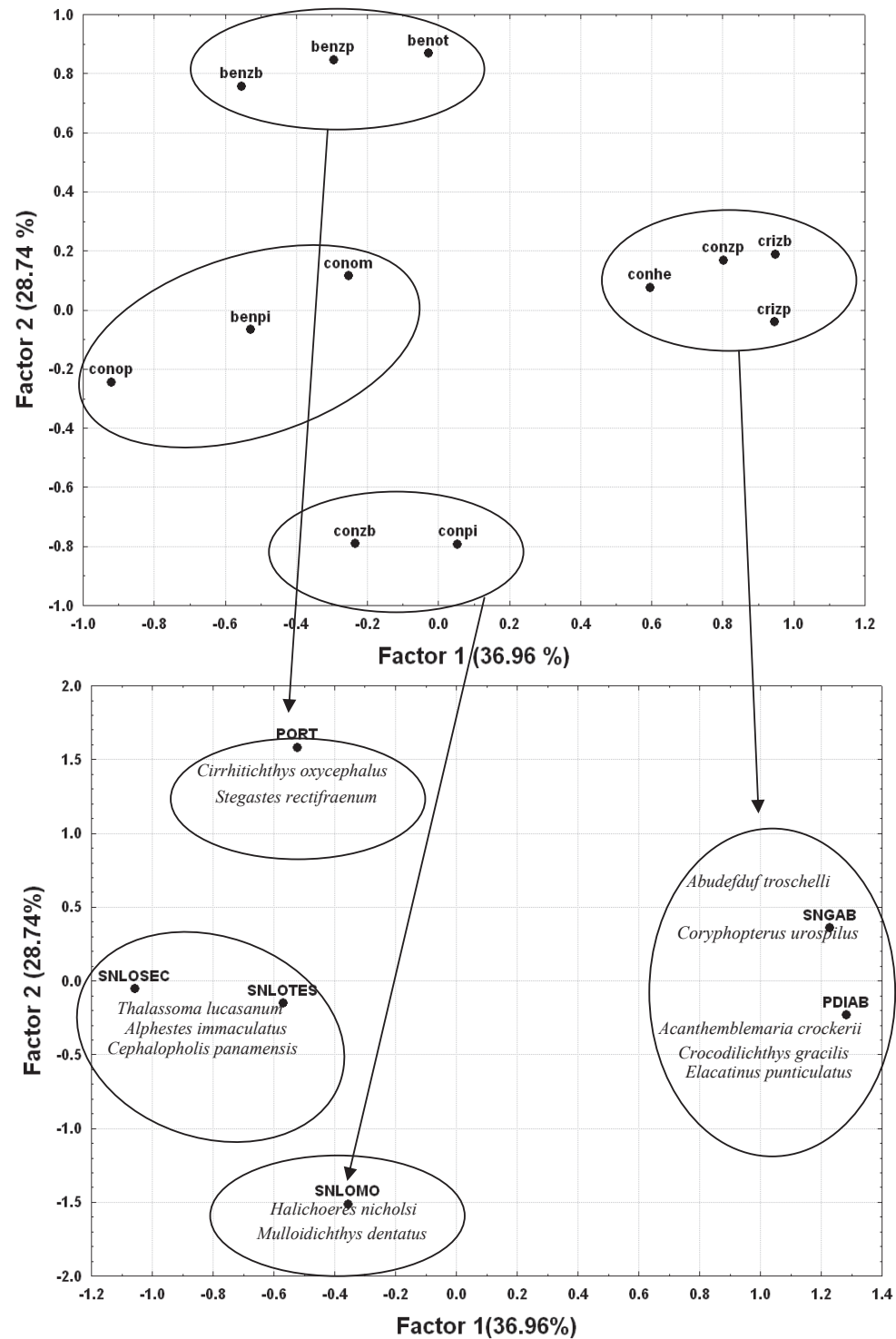


Figura 12. Gráficas del análisis de componentes principales para los grupos funcionales de peces. Arriba: Distribución de los grupos funcionales según los coordenados de los factores para las variables. Abajo: Distribución de los sitios según los coordenados de los factores para los casos. Los círculos separan los grupos funcionales que describen los sitios; junto a los sitios se muestran las especies que más contribuyen en cada sitio. Código de los grupos funcionales: ben = criptobénticos; con = conspicuos; cri = crípticos; he = herbívoros; op = oportunistas; ot = omnívoros territorialistas; pi = piscívoros; zb = zoobentívoros; zp = zooplantívoros. Sitios: PDIAB = Pta. Diablo; PORT = El Portugués; SNGAB = Sn. Gabriel; SNLO = Sn. Lorenzo (MO = módulos; SEC = secundaria; TES = testigo):

El primer vector está definido principalmente en el sector positivo. De acuerdo a los coordenados de los factores, está constituido por los crípticos zoobentívoros (0.947) y zooplancívoros (0.946) y conspicuos zooplancívoros (0.801) en el extremo positivo mientras que en el negativo del vector solo los conspicuos oportunistas (-0.922) fueron significativos (Figura 12). En este vector se distinguen claramente Punta Diablo y San Gabriel del lado positivo, influenciados fuertemente por la mayor densidad de *Abudefduf troschelii* (Para los valores de densidad de las especies mencionadas en esta sección, ver anexo 6) en San Gabriel así como la marcada dominancia de las especies de peces crípticos tanto en San Gabriel (*Coriphopterus urosphilus*) como en Punta Diablo (*Acanthemblemaria crockerii*, *Crocodilichthys gracilis* y *Elacatinus punctulatus*); mientras que del lado negativo quedan los cuatro sitios restantes. En este, solo se distingue la zona secundaria al conformar el extremo negativo del vector, debido a la influencia de los oportunistas de los que solo *Halichoeres dispilus*; tuvo diferencias significativas en su densidad siendo esta mayor en El Portugués.

El segundo vector está constituido por los conspicuos zoobentívoros (-0.79) y piscívoros (-0.79) del lado negativo y por los omnívoros territorialistas (0.869) y los criptobéticos zooplancívoros (0.848) y zoobentívoros (0.759). En este vector la mayor contribución al modelo es de El Portugués del lado positivo y de la zona de módulos en el negativo. La relación de los omnívoros territorialistas con El Portugués se debe a la mayor densidad de *Stegastes rectifraenum* en El Portugués, aun a pesar de que el resto de las especies dentro del grupo tuvieron mayor densidad en sitios como los módulos (*S. flavilatus* y *Ophioblennius steindacheri*) o San Gabriel (*Microspathodon dorsalis*); el mismo caso se presenta con la contribución de los criptobéticos zoobentívoros donde *Cirrhitichthys oxycephalus* tuvo una mayor densidad en El Portugués mientras que el resto de las especies más relevantes del grupo tuvieron mayor presencia en otros sitios. En el extremo negativo destaca la zona de módulos por la contribución de los zoobentívoros impulsada por las densidades significativamente mayores de *Halichoeres nicholsi* y *Mulloidichthys dentatus* en los módulos. Por otro lado resulta extraña la contribución de los piscívoros conspicuos dado que la densidad que presenta este grupo no es significativamente mayor a la de otros sitios por lo que parece más un artificio de los datos probablemente causado por el menor número de réplicas que se realizan en

este sitio pues dada la extensión del área solo caben tres réplicas, contra las cuatro que se realizan en el resto de los sitios.

### Invertebrados

De los tres análisis realizados, el que más información aporta es en el que se agruparon ambos criterios (taxonómico y funcional). Este análisis generó cinco vectores ortogonales significativos, sin embargo dado que el aporte de los dos últimos no es claro solo se emplearon los primeros tres (Tabla XII; Figura 13); el gráfico que muestra la distribución de los grupos funcionales resultó demasiado saturada por la cantidad de grupos que presenta por lo que no se incluyó en las figuras); estos vectores en conjunto explican el 76 % de la varianza total.

Tabla XII. Vectores ortogonales significativos generados en el análisis de componentes principales para la densidad de los grupos funcionales de invertebrados. También se muestra la varianza explicada por cada vector así como la varianza acumulada.

<b>Eigenvalores</b>	<b>% varianza</b>	<b>% var. Acum</b>
<b>1</b>	6.234	32.810
<b>2</b>	5.183	60.088
<b>3</b>	3.022	75.993

El primer vector separa en el extremo positivo a San Gabriel y a Punta Diablo mientras que el negativo agrupa a las zonas secundaria y testigo de San Lorenzo, dejando a la zona de módulos y a El Portugués aislados. Los grupos que contribuyen mayormente en el cuadrante positivo son prácticamente todos los moluscos, tanto bivalvos (0.78) como gasterópodos (detritívoros: 0.84; filtradores: 0.78; herbívoros: 0.95) y los gorgónidos (0.92) mientras que solo los gasterópodos zoobentívoros (0.72) contribuyen en sentido opuesto (Tabla XIII). Llama la atención que en este caso, no hay una contribución clara de alguna especie en particular para los gorgónidos, bivalvos y gasterópodos herbívoros pues no hubieron diferencias significativas en las abundancias de las mismas. En el caso de los gasterópodos herbívoros, solo *Quoyula madreporarum* tuvo una contribución significativa dentro de su grupo al ser más abundante en San Gabriel (Para las diferencias en la abundancia de invertebrados ver anexo 8), aunque solo con respecto a la zona testigo en San Lorenzo. Por parte de los gasterópodos filtradores, su

contribución está determinada por la clara influencia de los turrítelidos que fue la segunda especie de invertebrados más abundante y una de las dos que conforman este

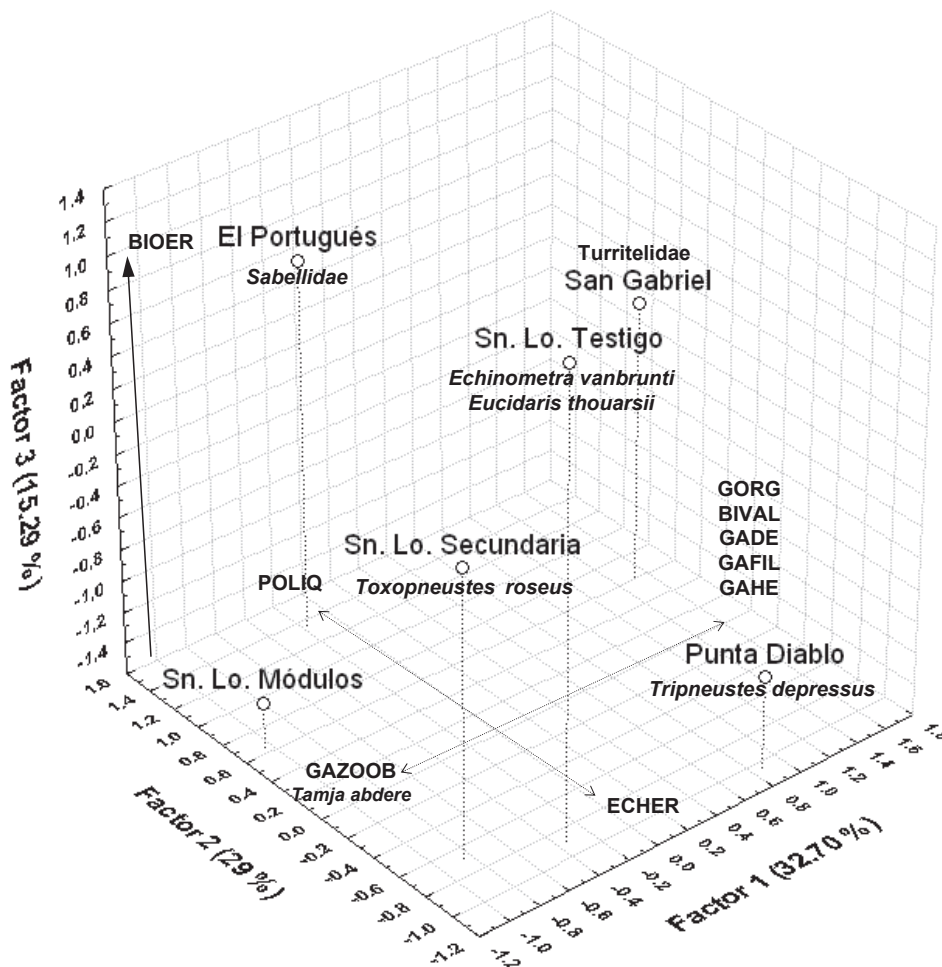


Figura 13. Gráfica de los vectores ortogonales (factores) generados en el análisis de componentes principales para las especies de invertebrados agrupadas según el grupo taxonómico y funcional combinado. Muestra la distribución de los sitios en el espacio de la gráfica según los coordenados de los factores para cada vector. El sector positivo del primer vector está definido por los gorgónidos (GORG), bivalvos (BIVAL) y gasterópodos detritívoros (GADE), filtradores (GAFIL) y herbívoros (GAHE); el sector negativo se define por la influencia de los gasterópodos zoobentívoros (GAZOOB). El eje dos está definido por los equinoideos herbívoros (ECHE) en el sector negativo y por los poliquetos en el positivo. El tercer eje está definido en el sector positivo, principalmente, por los bioerosionadores

grupo; la misma resultó significativamente más abundante en San Gabriel con respecto a todos los sitios con excepción de El Portugués. Para los gasterópodos zoobentívoros solo *Tamja abdere* resultó significativamente más abundante en los módulos con respecto a los tres sitios testigo (Punta Diablo, Portugués y San Gabriel). Dados los errores metodológicos ya comentados en la zona de módulos, habrá que tomar estos datos con reserva; sin embargo cabe aclarar que esta especie es frecuentemente

observada en toda la zona de módulos, tanto en los mismos como en los espacios abiertos circundantes, incluso no solo esta, sino otras especies de opistobranquios por lo que al menos en este punto, es probable que estos resultados no estén muy lejanos de la realidad.

En el segundo vector la distinción más clara es en el sector positivo que deja a El Portugués aislado, asociado a los poliquetos, los gasterópodos omnívoros (ambos 0.8) y los hidrozoarios (0.82). En cuanto a especies, destacan solo los sabélidos para los poliquetos que fueron significativamente más abundantes en El Portugués que en los demás sitios. En el sector negativo la zona testigo y la secundaria se mantiene agrupados junto con Punta Diablo, asociados a los holotúridos detritívoros (0.71) pero principalmente a los equinoideos herbívoros (0.74), sobretodo *Echinometra vanbrunti* que resultó más abundante en la zona testigo; *Toxopneustes roseus* en la zona secundaria y *Tripneustes depressus* para Punta Diablo. Por último, es en el tercer vector donde la zona testigo se distingue más claramente del resto de los sitios asociado a los equinoideos bioerosionadores; en este caso *Eucidaris thouarsii* (bioerosionador) que fue significativamente más abundante en este sitio que en los demás.



Tabla XIII. Factores del análisis de componentes principales para los grupos funcionales de invertebrados que fueron considerados. En la parte superior se muestran los coordinados de los factores para cada grupo funcional y en la inferior los coordinados de los factores para cada sitio. En ambos casos aquellos valores que resultaron significativos están sombreados en gris.

<b>GRUPO</b>	<b>Factor 1</b>	<b>Factor 2</b>	<b>Factor 3</b>
<b>Coordinados de los factores para las variables</b>			
Asterorideos Detritívoros	0.369	-0.726	-0.162
Bivalvos Filtradores	0.828	0.396	0.294
Poliquetos Filtradores	0.591	0.764	0.211
Decápodos Detritívoros	0.303	-0.147	0.010
Decápodos Filtradores	0.581	-0.707	-0.002
Decápodos Omnívoros	0.282	-0.294	-0.895
Decápodos Oportunistas	0.164	0.668	0.570
Equinoideos Bioturbadores	0.007	-0.437	0.564
Equinoideos Herbívoros	0.738	-0.601	0.058
Equinoideos Omnívoros	-0.246	-0.656	0.285
Gasterópodos Detritívoros	0.816	0.028	-0.105
Gasterópodos Filtradores	0.795	0.448	0.138
Gasterópodos Herbívoros	0.940	-0.041	-0.188
Gasterópodos Zoobentívoros	-0.730	-0.341	-0.257
Holoturoideos Detritívoros	0.519	-0.742	-0.070
Holoturoideos Filtradores	-0.490	0.319	-0.779
Hydrozoarios Filtradores	0.310	0.752	-0.463
Ofiuroideos Omnívoros	-0.364	-0.459	0.570
Scleractinos Filtradores	0.683	-0.359	-0.231
<b>Coordinados de los factores para los sitios</b>			
<b>SITIO</b>			
Punta Diablo	2.315	-2.398	-1.018
El Portugués	0.102	3.420	1.702
San Gabriel	3.621	0.833	-0.261
Sn. Lorenzo Módulos	-2.498	1.484	-2.765
Sn. Lorenzo Secundaria	-2.075	-1.642	0.572
Sn. Lorenzo Testigo	-1.465	-1.696	1.770

## DISCUSIÓN

### **Estructura del Hábitat.**

El hecho de que Punta Diablo se distinga de los demás sitios dada su topografía es congruente considerando que es el único sitio cuya estructuración está dada en el plano vertical, mientras que los demás sitios al ser arrecifes de barrera o costeros, se estructuran horizontalmente. Esto restringe el área de muestreo a la meseta que se forma en la parte superior de la pared que está constreñida por la línea de costa. Por otro lado, al ser el sitio más somero, el área considerada en los censos incluye una porción de la zona intermareal que queda expuesta frecuentemente durante regímenes de marea muy amplios, lo cual impide la formación de tapetes microalgales favoreciendo así la presencia de balanos (Raimondi, 1988). Todo lo anterior explica el hecho de que tanto los sustratos duros como la presencia de balanos hayan separado a Punta Diablo, en el análisis de componentes principales, de los demás sitios de muestreo. Este resultado sugiere que la profundidad, aún cuando no fue considerada como una variable en este estudio ya que todos los arrecifes muestreados son someros, sí tiene una influencia en la estructura del sustrato y es por ello que representa el primer factor de distinción a nivel estructural en lo tocante al hábitat.

Tratándose de ambientes coralinos, resulta obvio que sea la cobertura de coral vivo la que genere la siguiente separación entre los sitios de muestreo, aislando a la zona testigo en el canal de San Lorenzo, que presentó una cobertura promedio de coral vivo de 97%. Un aspecto interesante de este sitio que contrasta con la literatura en general sobre arrecifes coralinos es el bajo relieve que presenta el arrecife dada la baja heterogeneidad estructural del género *Pocillopora*. Esto podría estar comprometiendo el reclutamiento de nuevos corales pues para las larvas es más fácil reclutarse sobre superficies verticales y rugosas (Loch et al, 2002). Si bien la rugosidad del coral es evidente a nivel de la colonia misma (microescala), a nivel del arrecife entero (mesoescala) es mínima por lo que la captura de larvas desde el plancton podría ser mínima y podría asumirse que el mantenimiento de la estructura del arrecife depende en mayor proporción del crecimiento de las colonias existentes.

Si la cobertura de coral representa un extremo del segundo eje del análisis, era de esperarse que el sitio con menor cobertura de coral (la zona de módulos) representara el extremo opuesto de este vector, donde los sustratos blandos son el elemento más importante junto con los hidrozoarios. Los sustratos blandos describen a la zona de módulos mientras que la combinación de ambos se relaciona con los sitios restantes (San Gabriel, El Portugués y la zona secundaria).

En realidad la zona secundaria no tuvo una correlación significativa con ninguno de los atributos considerados en el análisis; se podría decir que representa el centroide del mismo. Sin embargo el daño es evidente pues dichos resultados sugieren una cobertura promedio de todos los componentes del sustrato de los arrecifes estudiados lo cual contrasta con el estado original de esta área si tomamos en cuenta que era similar a la zona testigo.

El estado actual de esta zona permite visualizar dos posibles escenarios de recuperación de acuerdo con Nyström y Folke (2001). Ellos determinan que el nivel de resiliencia de un ecosistema está determinado por el grado de redundancia funcional (diversidad) que posea a diferentes escalas. Bajo un régimen ambiental tan fluctuante, la resiliencia podrá mantenerse mientras que las especies dominantes declinan o desaparecen y son substituidas por especies funcionalmente equivalentes. Por el contrario, cuando el número de grupos funcionales equivalentes es reducido, la capacidad de un ecosistema de regresar al estado de equilibrio inicial después de un disturbio se ve comprometida llevando al mismo a un estado de dominancia alterno. Desde esta perspectiva, la restauración de la zona secundaria queda comprometida dada la baja diversidad funcional de los corales hermatípicos pues no existen especies equivalentes a *Pocillopora* en nuestra región. Ese estado alterno de dominancia que mencionan estos autores puede vislumbrarse con la evidente presencia de tapetes microalgales que crecen sobre el coral muerto.

Estos mismos autores hablan de la memoria ecológica de los ecosistemas. Este concepto se refiere a la composición y distribución de los organismos y su interacción

espaciotemporal; son tres los elementos interactuantes. 1) El legado biológico y estructural que comprende las especies y patrones así como las estructuras inertes y los corales que persisten en el área sujeta a un impacto. 2) El vínculo móvil; corresponde a las especies que se desplazan pasiva (larvas) o activamente (adultos). 3) El área de soporte que incluye aquellos ambientes arrecifales y no arrecifales (manglares, pastos etc.) que proveen al elemento móvil. Contrario a lo anterior, esta perspectiva ofrece un escenario más optimista pues los tres elementos de la memoria ecológica del arrecife de San Lorenzo muestran signos muy positivos para la zona secundaria. Como se pudo apreciar en el análisis de componentes principales tanto para la estructura del hábitat como para la identidad funcional, la zona secundaria mantiene un legado biológico significativo donde muchos de los grupos funcionales originales mantienen una relevancia similar en esta zona con respecto a la testigo. Por otro lado el vínculo móvil es fuerte pues el área es contigua a la zona testigo por lo que también se estaría asegurando el área de soporte.

Respecto a los arrecifes artificiales de la zona de módulos, son dos los principales atributos que una estructura utilizada como debe tener para cumplir eficazmente con su objetivo: 1) que sean altos y dispuestos en un eje vertical y 2) que posean una alta heterogeneidad estructural, es decir que cuenten con numerosos espacios internos de diferente tamaño (Rilov y Benayahu, 1998). En este sentido los módulos instalados en la zona de impacto cumplen, en lo que respecta al diseño con estos requisitos. Aún cuando la altura de los módulos es apenas de 1.5 m, dado el bajo relieve del arrecife circundante, aunado al amplio espacio de arena que queda entre los módulos, se destacan visiblemente sobre el paisaje, incluso, con mala visibilidad su sombra, para el ojo humano es distinguible aproximadamente a unos diez metros de distancia. Por otro lado, la disposición espacial que tienen los 30 módulos en relación a la dirección de las corrientes predominantes, podría significar que tienen una alta capacidad de intercepción para el flujo larval proveniente del plancton. En cuanto al aporte de espacios internos que provee es en realidad mínimo en cuanto al diseño como tal, sin embargo la cementación de corales vivos en la parte superior, así como los espacios que se han formado bajo la base de los módulos producto de la remoción de arena por las corrientes o por los peces mismo, incrementa la complejidad en este sentido.

Un tercer atributo, relacionado no con la estructura de los módulos con que se integran los arrecifes, sino con la disposición y el diseño final del arrecife parece tener una influencia mayor en el éxito del arrecife en la generación de biomasa (Brock y Norris, 1989). En este punto, el arrecife artificial de San Lorenzo no cumple con esto ya que la concentración de los módulos es mínima pues están separados entre si como mínimo más de un metro de distancia por lo que no generan la complejidad estructural secundaria (disposición espacial) que otros diseños presentan (Brock et al, 1985).

Desde esta perspectiva y considerando la definición de restauración hecha por Hawkins y colaboradores (1999) mencionada en la parte introductoria de este trabajo, se prevé que la capacidad de restauración que aportan los módulos es modesta, al menos con la presente cobertura que tienen. En realidad se podría hablar más de un esfuerzo de mitigación (Foster et al, 1994) pues el área provista por los módulos es mínima con respecto al área afectada por el impacto. Por lo tanto para pensar en realmente restaurar esa sección del arrecife debería incrementarse el número de módulos instalados y más próximos unos de otros.

En el último vector San Gabriel y El Portugués quedan agrupados separándose de la zona secundaria. Lo interesante de estos dos sitios es que siempre estuvieron cercanamente agrupados en los tres vectores lo que sugiere que, a partir de las variables que se consideraron para describir los hábitats, no se detectan diferencias. En este caso se da por una correlación negativa con la presencia de coral muerto y talos macroalgales. Al no presentar ninguna correlación directa con ningún elemento del hábitat, se puede inferir que ninguno es dominante, lo que habla de la alta heterogeneidad de estos sitios.

## **Riqueza específica**

### *Peces*

La transformación de las comunidades asociadas al arrecife de San Lorenzo es apreciable desde la misma distribución de su ictiofauna. El punto de referencia, la baja riqueza específica de la zona testigo, responde, por un lado, a la baja heterogeneidad ambiental que presenta el arrecife que conlleva una baja diversidad de espacios disponibles para un abanico amplio de especies ecológicamente diversas (Chabanet et al, 1997). De manera análoga, la alteración física sufrida por la zona impactada, vino acompañada de una alteración ecológica al incorporar espacios nuevos (como sustratos arenosos y de roca) así como un relieve batimétrico más complejo (tanto por el tamaño de los módulos como por la desaparición de parches de coral de distinto tamaño). Este cambio no solo favorece la presencia de nuevas especies por si solo, además abre espacios para otros grupos biológicos que a la vez representan mayor diversidad de recursos alimenticios y por ende genera nuevos nichos ecológicos (Hutchinson, 1957).

Por otro lado Jones y Syms (1998) y Syms y Jones (2000), explorando la respuesta de las comunidades de peces asociados a arrecifes de coral, a diferentes niveles de disturbio, demostraron que niveles intermedios de impacto físico sobre la estructura del arrecife, que a su vez, no conlleva la desaparición de la comunidad íctica, genera, en el corto y mediano plazo un incremento en la diversidad debido a la integración de sustratos nuevos. Estos autores mencionan además que las especies más afectadas en estos niveles de impacto, suelen ser las especialistas, con una afinidad muy estrecha con el coral; dado que en nuestra región no se presentan especies con dichas características, sino más bien, especies generalistas, es de esperarse que la comunidad no resienta drásticamente la alteración, al menos en cuanto a la riqueza específica. Tal es el caso de ambas zonas de impacto. La zona secundaria mantiene buena parte de sus atributos físicos al conservar la matriz coralina mientras que la incorporación de los arrecifes artificiales en la zona de módulos resulta en la integración de estructuras que superan en algunos aspectos la calidad del arrecife circundante en cuanto a la heterogeneidad estructural que aportan.

El elemento en particular que comparten las dos zonas impactadas, con respecto a la zona testigo es la apertura de espacios de arena la cual favorece el acceso a la comunidad intersticial que a su vez promueve la presencia de especies como *Mulloidichthys dentatus* o *Halichoeres nicholsi*, especies muy abundantes en la zona de módulos (Anexo 6) y características de zonas de arena adyacentes a ambientes arrecifales que, en el caso de la primera, dada su estrategia alimenticia, representa un especialista con un nicho ecológico bien definido (Gosline, 1984). *M. dentatus*, si bien se ha observado en la zona testigo, solo ocurre en raras ocasiones y nunca alimentándose o buscando alimento sino aparentemente en tránsito. También fueron favorecidas por la presencia de superficies de arena, *Serranus psittacinus*, *Haemulon steindachneri*, y *Sphoeroides annulatus* que son zoobentívoros que frecuentan las zonas arenosas adyacentes a los arrecifes y que en este caso tienen frecuencias altas dentro de las zonas impactadas.

Los herbívoros, en este caso especies de la familia Scaridae, también son recurrentes en la zona impactada, atraídas por el crecimiento de tapetes microalgales sobre los fragmentos de coral muerto, sobretodo en la zona secundaria. Un claro ejemplo de la explotación de nichos nuevos es la presencia del omnívoro territorialista *Stegastes flavilatus*, ecológicamente homóloga de *S. rectifraenum* pero desplazada por esta última en la mayoría de los ambientes arrecifales de la Bahía. Esta especie se presenta en San Lorenzo en zonas expuestas y probablemente de menor calidad para la formación de nidos, siendo que los sitios de mejor calidad estas están acaparadas por *S. rectifraenum* (endémica del Golfo de California). Este desplazamiento ha sido documentado en otras especies de este género donde la presencia de la especie más dominante limita la presencia de sus congéneres (Robertson, 1996).

La influencia de los módulos, por su parte, es muy notoria, sobretodo para peces crípticos pues por un lado, la presencia de superficies de roca (flancos de los módulos) permite la fijación de poliquetos y balanos, que redundan en la presencia de especies de la familia Chaenoposidae que utilizan los tubos que construyen estas especies, para refugiarse y que de otra forma no podría habitar la zona (Buchheim y Hixon, 1992). Así mismo, la cavidad central de los módulos permite la acumulación de arena favoreciendo

la presencia de *Coryphopterus urosphilus* que se encuentra muy ligada a espacios de arena cercanos a cuevas, grietas y extraplomados de roca.

Este componente de la ictiofauna de los módulos es particularmente importante ya que previamente se ha reportado que la colonización de arrecifes artificiales se da por especies que conforman las comunidades de ambientes adyacentes (Coll et al, 1998). Los peces crípticos como conjunto resultaron significativamente escasos en el arrecife no impactado (Figura 6; tabla III c) por lo que su presencia tan significativa en los módulos habla de que estas estructuras están capturando una porción del aporte larval proveniente del plancton que de otra forma no se quedaría en la zona.

Por otro lado, analizando los listados específicos de los trabajos revisados en materia de estructura del hábitat y su relación con la riqueza específica, se pudo observar que la consideración de especies de peces crípticos en dichos trabajos es nula (Harman et al, 2003) o mínima (Jenkins & Wheatley, 1998; Holbrook et al, 2002). Esto confirma que las metodologías utilizadas en este tipo de estudios sesgan los resultados hacia los peces conspicuos (Ackerman & Bellwood, 2000), lo cual queda confirmado al comparar los listados específicos de estos estudios y el presente trabajo en el cual, junto con las familias típicamente diversas como Labridae o Pomacentridae, con las cuales se coincide con los trabajos ya mencionados, destacan otras familias de peces crípticos como Chaenopsidae, una familia endémica de ambas cosas del continente americano (Nelson, 1994), Muraenidae y Labrisomidae. El componente de especies de peces crípticos que es tan relevante en la ictiofauna del Golfo de California en general (Thomson y Gilligan, 1983), como lo refleja este estudio, representa un punto de divergencia en los estudios de ecología de peces realizados en otras partes del mundo; si bien no estrictamente desde el punto de vista biológico, si desde el punto de vista metodológico.

Contrario a lo que ocurre con la zona de módulos, la diferencia entre la zona testigo y la secundaria, estriba principalmente en el incremento de la densidad y en menor medida en la frecuencia de ocurrencia y riqueza de las especies. Esto quiere decir que se trata de especies características de ambas zonas, que no fueron atraídas por la transformación



del arrecife pero que, siendo especies generalistas, con la capacidad de explotar diversos recursos alimenticios, encuentran favorable la mayor disponibilidad de estos en la zona impactada por lo que se concentran en la misma. El caso más claro de esto es *Bodianus diplotaenia* que tiene un incremento de apenas 7.5 % en su frecuencia de ocurrencia en la zona secundaria con respecto a la testigo pero que sin embargo duplicó su densidad. Casos similares, con incrementos de 25 % aproximadamente pero con incrementos en su densidad mayores al 100 % son: *Cephalopholis panamensis*, *Diodon holacanthus*, *Pareques* spp A, *Thalassoma grammaticum*. En el caso de *C. panamensis* pero sobretodo de *P. especie A*, además de la mayor variedad de recursos alimenticios, su mayor presencia en la zona secundaria podría deberse a la mayor disponibilidad de refugio pues mientras que *C. panamensis* pasa la mayor parte del tiempo oculta en oquedades y cuevas dentro del coral, *P. spp A.* es un depredador nocturno que permanece oculto durante el día (Nakai et al, 2001). La presencia de *D. holacanthus* está relacionada principalmente con la protección contra la corriente que ofrece la irregularidad del terreno generada por el colapso de parches de coral que genera una especie de valles rodeados de barreras de coral que aminoran la intensidad de esta. El ejemplo más evidente de esto es *Canthigaster punctatissima*; la diferencia en frecuencia y densidad de esta especie entre la zona testigo y la secundaria es de 60 % y 100 % respectivamente. Esta especies siempre fue registrada bordeando las paredes de coral que franquean los valles ya descritos y nunca se presentó en espacios abiertos ni sobre el coral. Por otro lado son dos especies las que distinguen a la zona testigo de las otras dos, ambas caracterizadas como frecuentes: *Gymnothorax castaneus* y *Chaetodon humeralis*. Estas especies confirman los dos elementos distintivos de la zona secundaria con respecto a las otras dos: *G. castaneus* es un depredador críptico que consume peces y macroinvertebrados bentónicos y *C. humeralis* es un omnívoro que se alimenta de tapetes microalgales principalmente y que no está diseñado para enfrentar corrientes muy intensas.

Como puede apreciarse, todos los elementos antes mencionados y que generan la presencia de las especies ya descritas, son elementos emergentes con la transformación del arrecife producto del accidente y que no podrían presentarse en el arrecife prístino dada la especificidad de los recursos en el mismo.

### Invertebrados

Desde la perspectiva más general, que agrega a todos los grupos taxonómicos, la riqueza de especies de invertebrados muestra una tendencia similar a la observada en el análisis de la ictiofauna críptica. San Gabriel y Punta Diablo se distinguen, claramente de los demás sitios, con la diferencia, en el caso de los invertebrados, de que la zona testigo tuvo valores más altos que las dos zonas impactadas y que El Portugués.

Un punto interesante que requerirá mayor exploración es el hecho de que en estos dos grupos, donde la afinidad con las características del hábitat es evidente, presentan arreglos específicos muy diferentes en sitios estructuralmente muy similares como son El Portugués y San Gabriel. Esto seguramente obedezca a que las variables ambientales consideradas en el análisis de la estructura de hábitat no fueron las adecuadas o no fueron suficientes para describir los sitios de tal manera que indicaran el tipo de relación del hábitat con todas las especies. Es claro que para generar argumentos concluyentes en este primer acercamiento se deberán realizar estudios de escala fina en dos líneas: 1) La dinámica trófica de la macrofauna bentónica en ambientes arrecifales (incluidos peces e invertebrados) y 2) la descripción de la estructura del hábitat con variables de micro y macro escala.

La falta de diferencias en la riqueza de especies de moluscos en la zona de estudio difiere de lo observado en otras regiones. Considerando solo elementos ambientales comparables con los encontrados en la región, Zuschin y colaboradores (2001) son los únicos que reportan una relación entre la diversidad de moluscos con elementos topográficos y tipos de sustrato, mientras que la mayoría de trabajos relacionan patrones de distribución de especies con factores ambientales –comparables con los ambientes arrecifales locales – que no fueron considerados en nuestra metodología como la turbidez (Kay & Switzer, 1974) o la profundidad (Sheppard, 1984).

Lo más probable es que antes que una explicación ecológica, la aparente irrelevancia que tiene el hábitat sobre la riqueza específica de moluscos se deba más a otras

cuestiones de carácter metodológico que serán discutidas en la sección correspondiente más adelante. Máxime cuando se ha documentado la relevancia, en particular, de bivalvos incrustantes en ambientes coralinos (Nogueira, 2003), habiendo sido observados en nuestra región pero para cuyo registro es necesario romper el coral. Por otro lado, la mayoría de las especies de gasterópodos son nocturnas por lo que cabría esperar, no solo un incremento en la riqueza específica realizando censos nocturnos, sino también tendencias más claras en la relación de este grupo con el hábitat.

En cuanto al reflejo del impacto sufrido por la comunidad, poco se puede decir desde la perspectiva de los moluscos. Solo la presencia de los nudibranchios del género *Tambja*, casi exclusivamente, en las zonas testigo y secundaria apunta a la apertura de nichos previamente inaccesibles ya que estas especies se alimentan principalmente de briozoarios (Cartè y Faulkner, 1985), que fueron observados colonizando rápidamente superficies recién abiertas (datos no publicados).

El caso de los crustáceos decápodos resulta interesante ya que es un grupo muy diverso tanto funcionalmente como en número de especies. Presenta un grupo de especies simbiotas obligados o muy afines a *Pocillopora* (Kropp y Birkeland, 1981; Pereyra, 1998); *Neaxius vivesi* por su parte es una especie asociada a parches arenosos y el resto, son especies generalistas. Es oportuno recordar que los resultados de la zona de módulos no se pueden considerar íntegramente ya que como se mencionó en el apartado de metodología, se censó solo la superficie sobre los módulos y no todo el sustrato, de tal suerte que los datos están sobreestimando la realidad. Por esto tenemos tres sitios con riquezas específicas altas. San Gabriel y Punta Diablo, principalmente con especies generalistas y asociadas a *Pocillopora* y la zona testigo de San Lorenzo con los simbiotas obligados de *Pocillopora* y las especies que frecuentan el mismo como *Stenorhynchus debilis* o las especies del género *Petrolistes* (Pereyra, 1998).

Si asumimos que la corrección de los datos en la zona de módulos, implicaría una disminución en la riqueza específica de decápodos (que sería lo más probable), entonces podríamos percibir - al menos una tendencia - que la cobertura de coral si tiene una influencia sobre la presencia de este taxón. La zona secundaria, si bien no

significativamente, tuvo la menor riqueza de decápodos contrastando con los valores de la zona testigo. Esto sugiere que el componente de especies de simbioses obligados de *Pocillopora* es muy relevante en la diversidad específica de decápodos en la región (Black y Prince, 1983) y la transformación del arrecife en la zona impactada tuvo un efecto negativo en la misma.

En el caso de los equinodermos, la riqueza específica de asteroideos no muestra ninguna tendencia y solo evidencia la pobre representación que tienen en El Portugués pues en el resto de los sitios no mostraron diferencias. Por su parte los holoturoideos dada con cuatro especies, era de esperarse que no hubiera diferencias significativas en el número de especies. Lo que sí llama la atención es que *Holothuria impatiens* solo se registró en la zona de módulos. Se trata de una especie sedentaria que permanece la mayor parte del tiempo oculta bajo rocas o corales y es común que se encuentren varios organismos bajo la misma estructura (James, 2001).

La riqueza específica de erizos refleja dos contrapuntos en relación al hábitat. Por un lado, la baja riqueza que presentan en El Portugués sugiere que la heterogeneidad ambiental no explica exclusivamente los valores de riqueza específica de un sitio en particular, pues teniendo El Portugués una estructura ambiental equiparable a la de San Gabriel, su riqueza específica es mucho menor. El punto de la heterogeneidad ambiental contrasta con la percepción que se tiene de que los ambientes costeros tienen una menor heterogeneidad ambiental en relación a ambientes similares ubicados en islas (Benedetti-Cecchi et al, 2003). Por otro lado, en lo tocante a la riqueza específica, la explicación más razonable, es lo expuesto por el principio de biogeografía insular en el ambiente marino documentado por Thomson y Gilligan (1979) para peces arrecifales. Estos autores argumentan que en los ambientes marinos la teoría del equilibrio en zoogeografía insular (McArthur & Wilson, 1963) funciona a la inversa que en tierra; los ambientes insulares, en el mar presentan una mayor riqueza y complejidad comunitaria que las zonas costeras debido a la dinámica oceanográfica principalmente. Por otro lado, confirman la relación que existe entre la complejidad del hábitat y la riqueza específica al presentar, todos los sitios (exceptuando El Portugués) una mayor riqueza que la zona de módulos. Esto se confirma con la ausencia de *Tripneustes depressus* de

la zona de San Lorenzo y su presencia en los otros sitios. *T. depressus* es un herbívoro que se alimenta principalmente de tapetes algales por lo que la ausencia de estos en el arrecife de San Lorenzo restringe su presencia; salvo de la zona de módulos donde si se ha observado, más no sobre los módulos sino en el fondo arenosos. Su presencia no solo en los módulos sino en la zona secundaria sería lógica si se considera que, particularmente en esta última, la cobertura de tapetes algales es muy basta dada la cantidad de sustrato duro disponible por la muerte del coral. Sin embargo su ausencia podría deberse a que no son colonizadores tempranos de ambientes coralinos (Días-Castañeda y Almeda-Jauregui, 1999) y es de esperarse que comiencen a aparecer con el tiempo.

Por último, los ofiuroideos son el grupo que más afinidad mostró hacia los arrecifes coralinos. La riqueza específica de este grupo distingue significativamente a la zona testigo de San Lorenzo de los demás sitios de muestreo. Si bien son solo cuatro especies de ofiuros las que se registraron en la zona, es por la alta frecuencia de ocurrencia que presentó la zona testigo que se distingue de los demás. Incluso *Ophiotrix spiculata* solo se registró en San Lorenzo y con mayor frecuencia de ocurrencia en la zona testigo que en los módulos y la zona secundaria. Por otro lado *Ophiocoma alexandrii*, si bien una especie rara, solo se presentó en Punta Diablo y San Gabriel lo que sugiere una cierta diversidad ecológica dentro del grupo.

### **Identidad Funcional**

Para el análisis de los aspectos comunitarios de los arrecifes estudiados se eligió el concepto de identidad funcional, partiendo de la hipótesis de que esta perspectiva, complementada con la estructura del hábitat es un mejor descriptor de la dinámica del ecosistema que la estructura del hábitat o la composición específica de las comunidades individualmente. Esto se confirmó al comparar los resultados de los tres análisis de componentes principales. Por otro lado es un concepto integrador que permite minimizar distinciones taxonómicas para dar mayor relevancia a la perspectiva ecológica de las especies, de tal forma que no hay distinciones artificiales. Es, a mi modo de ver, la relevancia fundamental de la biodiversidad, por encima de la relevancia

de las especies mismas. Es por esto que en este apartado se integran los tres elementos de discusión que previamente se venían manejando por separado (hábitat, invertebrados y peces).

Por el contrario, la mayoría de los estudios teóricos sobre dinámica funcional de comunidades manejan la diversidad funcional desde la perspectiva de las especies exclusivamente (Petchey y Gaston, 2002; Naeem y Wright, 2003) y consideran la heterogeneidad ambiental solo como un promotor de la diversidad específica residente (Scwick y Ackerly, 2005). Lo ideal es que, si se pretende analizar la diversidad funcional, se consideren variables ambientales que favorecen aquellos atributos de los ecosistemas involucrados directamente con la disponibilidad de los recursos que definen los grupos funcionales (Bonsdorff y Pearson, 1999; Heino, 2005). En este sentido, si tomamos en cuenta que en la Bahía de La Paz el recurso a partir del cual están estructuradas las comunidades es primordialmente el plancton (Viesca-Lobatón, 2003), evidentemente atributos como corrientes oceánicas y productividad primaria serían un primer descriptor obligado para determinar la relación entre la identidad funcional y la estructura de los hábitats. Taniguchi y Tokeshi (2004) incluso resaltan que la relación entre la complejidad del hábitat y la diversidad de macro invertebrados riparios varía según la temporada y la disponibilidad de recursos. Desde la perspectiva que propone este trabajo, es posible delinear la identidad funcional de cada uno de los arrecifes estudiados, describiendo las comunidades en función de los recursos que las definen aún cuando estos no sean cuantificados.

Empezaremos por definir los elementos en común para después ir delineando las diferencias. El común denominador, como ya se mencionó, es el recurso planctónico. En el caso de Punta Diablo y San Gabriel su influencia se detecta tanto en la fauna conspicua (*Abudefduf troschelii*) como en la ligada al bentos (peces: *Acanthemblemaria crockeri*; invertebrados: *Spirobranchius giganteus* y los gorgónidos en general). Además un elemento distintivo de San Gabriel es la presencia de un fitoplanctívoro, *Mugil cephalus* (Mugilidae) que tuvo una densidad significativamente mayor en este sitio ( $p < 0.001$ ; g. l. = 82). Salvo, probablemente *M. cephalus* cuya presencia podría estar ligada a la cercanía de los manglares (obs. pers.), la relación de estas especies tiene

más que ver con sus requerimientos de hábitat que con una mayor abundancia del recurso. Aparentemente sucede lo contrario con el canal de San Lorenzo donde el hábitat tan homogéneo ofrece pocas opciones para un conjunto de especies diverso. Sin embargo el recurso planctónico está ahí y no se desperdicia; es explotado por especies sobretodo de peces ya sean especializados (*Myripristis leiognathus*) o generalistas (*Cirrhitichthys oxycephalus*, *Stegastes rectifraenum*, *Thalassoma lucasanum*). Además, hay un par de especies zooplanctívoras conspicuas, también de peces que tienen una distribución generalizada en toda el área de estudio (*Chromis atrilobata* y *Paranthias colonus*) con lo cual se evidencia la relevancia del zooplancton en toda la bahía de La Paz.

La herbivoría es otro recurso que sugiere características distintivas para cada sitio. La zona testigo está caracterizada por los erizos bioerosionadores *Echinometra vanbrunti* y *Eucidaris thouarsii* (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999; Carreiro-Silva y McClanahan, 2001), mientras que la secundaria se caracteriza por un erizo herbívoro asociado a sustratos blandos que consume algas coralinas, *Toxopneustes roseus* (James, 2000). Punta Diablo por su parte se caracteriza por la presencia de un erizo asociado a sustratos rocosos, *Tripneustes depressus* (Vařtilingon et al, 2003). San Gabriel por otro lado muestra una ligera preferencia por parte de los peces herbívoros vágiles más característicos de la región, los peces loro (Scaridae).

Por último, aspectos relacionados con el microhábitat delinean, a partir de las especies, detalles finos de la identidad funcional de los arrecifes. Las especies asociadas a sustratos blandos intercalados con parches de arrecifes (peces: *Halichoeres dispilus*, *H. nicholsi* y los poliquetos sabélidos [Bell, 1982; Pandolfi y Robertson, 1998]) y peces asociados a ambientes someros de rocas medianas (*Labrisomus xanti*) distinguen a El Portugués por un lado mientras que aquellas asociadas a espacios de arena abiertos (*Mulloidichthys dentatus*), a la zona de módulos por el otro. Por otro lado la segregación tan clara de las especies más relevantes de peces crípticos entre los dos sitios que se caracterizaron por la presencia de este grupo así como sus requerimientos de hábitat tan bien definidos (Punta Diablo: *Acanthemblemaria crockeri* [Buchheim y Hixon, 1992]; *Crocodilichthys gracilis* y *Enneanectes reticulatus* [Herler et al, 1999] y San Gabriel

(*Coryphopterus urosphilus* [Luckhurst y Luckhurst, 1978]), sugiere la relevancia del microhábitat en la estructuración de la fauna del bentos.

El análisis del efecto del hábitat sobre las especies en la micro escala prácticamente se concentran mayoritariamente, en peces, en relaciones muy particulares a nivel de especie como los estudios clásicos de territorialismo en pomacétridos (Robertson, 1996; Bay et al, 2001; Cheney y Côté, 2003); o en etapas definidas del ciclo de vida de especies utilizando hábitats igualmente muy específicos como fosas de marea en la etapa juvenil (Faria y Almada, 2001); y en peces crípticos como Gobiidae (Herler et al, 1999) y Gobiesocidae (Hofrichter y Patzner, 2000) que dado su tamaño y hábitos, la relación que guardan con el micro hábitat es más evidente. Aquellos autores que han ido más allá, intentando determinar patrones ambientales en procesos ecológicos de arreglos de especies más complejos, han podido generar información en torno a la relación con el micro hábitat y que ha permitido la descripción de la relación que guarda este con el diseño de grupos funcionales de peces crípticos (Porchazka, 1998; Depczynski y Bellwood, 2004).

Para invertebrados mucha de la literatura que maneja directamente el concepto de micro hábitat se concentra en ambientes riparios donde el micro hábitat se define generalmente a partir de la protección contra la corriente e incluso de variaciones en la misma (Jowett y Richardson, 1990; Lancaster, 2000; Brooks et al, 2005). En ambientes marinos sin embargo, se ha determinado la influencia que tienen, no solo las variables ambientales de micro escala, sino también la interacción de estas, en la variabilidad de los arreglos específicos en ambientes complejos como los sustratos de bloques inter y submareales (Chapman, 2002). Esta interacción en variables de micro escala en los componentes del sustrato fue expuesta también por Barnes (2001) que maneja el concepto de espacio secundario en arrecifes de coral; el espacio secundario es el generado por el tipo de crecimiento de los corales mientras que un espacio secundario efímero, es el generado por la disponibilidad de valvas vacías de ostras. La interacción entre la disponibilidad y dispersión de las valvas así como la profundidad fue determinante en la riqueza taxonómica de especies colonizando dichos espacios y la variabilidad en la importancia del espacio primario, secundario y secundario efímero.



Este recuento del trabajo realizado en atención a la relación del micro hábitat con las comunidades asociadas a diversos ambientes muestra claramente la gran diversidad de elementos que pueden considerarse y que de hecho llegan a tener un efecto sobre la ecología de las especies. La clara relevancia de elementos ambientales, desde los más generales como cobertura de algas o rugosidad del sustrato, hasta muy particulares como las conchas vacías del caracol *Strombus gigas* (Wilson et al, 2005) evidencian que la relación del hábitat con la fauna bentónica en su conjunto, desde peces criptobénticos hasta peces crípticos e invertebrados no puede ser medida en escalas gruesas; si además consideramos el cambio ontogenético en el uso del hábitat que algunas especies de peces conspicuos presentan a lo largo de su ciclo de vida (Harmelin-Vivien et al, 1995; Mendoza-Bustamante, 2002), entonces la relevancia del micro hábitat podría extenderse a toda la comunidad arrecifal.

A la luz de los resultados del presente estudio, la identidad funcional, presumiblemente, permite una descripción más fácil y precisa de la estructura del hábitat que el análisis físico del mismo pues la abundancia y distribución de las especies y el conocimiento de sus características biológicas y ecológicas (tipo de alimentación, requerimientos de hábitat, origen biogeográfico) son suficientes para describir la identidad funcional de la comunidad mientras que una descripción física requiere un número demasiado grande de variables que probablemente resulte inviable manejar. Esto es más relevante considerando la complejidad de la comunidad misma particularmente en ecosistemas tan complejos como los arrecifes (Bondsford y Pearson, 1999; Doves et al, 2000; García-Charton y Pérez-Ruzafa, 2001; Fishelson, 2003).

### **Afinidad Biogeográfica de la Identidad Funcional en Arrecifes de Coral**

A partir de la discusión de los resultados sobre la identidad funcional de los arrecifes objeto de este estudio surgen cuestionamientos sobre la identidad funcional de los arrecifes coralinos en la región o probablemente del POT que serán manejados en forma de hipótesis la cual será reforzada con una revisión de la literatura, aunque queda claro que para su análisis es necesario un estudio empírico a fondo. De acuerdo a los

resultados de este trabajo, se pudo observar que la estructuración de las comunidades asociadas, en particular, al arrecife coralino de San Lorenzo – que se podría considerar como un arrecife coralino estrictamente - no solo a nivel funcional, sino a nivel taxonómico también, no es estrictamente ecológica sino también biogeográfica, por lo que se podría hablar que los arrecifes coralinos poseen una huella evolutiva (imprinting) a partir de la cual se estructuran a nivel de biocenosis independientemente de la región en que se generen o del acervo específico disponible.

Este razonamiento tiene su fundamento por una lado en la riqueza específica de los sitios muestreados donde la proporción de especies procedentes del Indopacífico es del 13 %, apenas por debajo del 14 % que acumularon las especies endémicas del Golfo de California; solo una de las especies de origen Indopacífico (*Caranx sexfasciatus*) no fue muestreada en la zona de San Lorenzo; por el contrario, en muestreos subsiguientes en la zona testigo de San Lorenzo, fuera de los intereses del presente trabajo, se observaron otras tres especies también del Indopacífico exclusivamente en este sitio (*Cantherhines dumerilii*, *Stethojulis bandanensis*, *Zanclus cornutus*) mientras que el número de especies endémicas no se ha incrementado (datos no publicados). Esta ocurrencia de especies del Indopacífico contrasta con otros trabajos en ambientes arrecifales no coralinos dentro de esta región (Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Rodríguez-Romero, 2005) donde la frecuencia de especies del Indopacífico es menor. El caso de los invertebrados es similar con el erizo *Eucidaris thouarsii* que definió al arrecife de San Lorenzo o los decápodos simbiontes asociados a *Pocillopora* como *Alpheus lotinni* entre otras.

Esto es a nivel de especie, sin embargo a nivel de género es donde el argumento de la huella evolutiva toma relevancia. Desde una perspectiva global, la relevancia ecológica del género *Thalassoma* en nuestra región de estudio, sorprendentemente, concuerda con patrones de relevancia funcional en tres regiones distintas del mundo (La Gran Barrera de Arrecifes en Australia, la Polinesia Francesa y el Caribe) descrita por Bellwood y colaboradores (2002) basándose en la morfología de las aletas. La dominancia de las especies de este género (independientemente de la diversidad que presenten) en ambientes con intensa energía oceanográfica, es constante a escalas globales. El caso de

*T. lucassanum* podría ligar al Golfo de California a dicho patrón biogeográfico. Este ejemplo sustenta la aplicación del mismo razonamiento para *Alphestes immaculatus* y *Cephalopholis panamensis*. *Alphestes* es un género originado probablemente en el Atlántico (Craig, 2004) mientras que *Cephalopholis*, dada la diversidad que presenta y acorde con la teoría de centros de origen de biodiversidad (Briggs, 2000) probablemente es originario del Indopacífico. En el mismo sentido de *Thalassoma*, *Cephalopholis* independientemente de la nula diversidad que presenta en el POT, en ambientes coralinos es uno de los depredadores dominantes del bentos al igual que en el Caribe y el Indopacífico (Nakai et al, 2001; Beukers-Stewart y Jones, 2004), por sobre otras especies más ampliamente distribuidas en esta región. Podría ser el caso que en ambientes atípicos o poco representativos de una región biogeográfica, como son los arrecifes coralinos en el POT, ciertos atributos adaptativos ancestrales, fijados en las especies a nivel de género, redunden en una mayor competitividad de las mismas originadas en dichos ecosistemas en contraste a las especies, por así decirlo, locales, cuyo origen evolutivo es ajeno a los mismos. Por su parte *Alphestes*, si bien es un género pequeño, resulta interesante que en nuestra área de estudio y en regiones como Loreto (Viesca-Lobatón, 2003) *A. immaculatus* no destaque en diversos ambientes arrecifales rocosos mientras que en arrecifes coralinos de la misma región sea de los depredadores predominantes.

### **Producción vs. Atracción**

Dado que uno de los objetivos de este trabajo es evaluar la eficiencia de un sistema arrecifal artificial, la discusión de los resultados obtenidos en consecuencia permean al debate existente sobre el carácter productor o atrayente que tienen los arrecifes artificiales en materia de biomasa de peces. A la luz de estos resultados se puede apreciar que 1) este debate ha sido conducido exclusivamente considerando especies conspicuas y de interés comercial y en menor medida sobre especies criptobénticas, dejando fuera totalmente el componente críptico así como otros grupos taxonómicos (Neves-Santos & Costa-Monteiro, 1998) 2). De igual manera no se describe la relación entre los arrecifes artificiales y la respuesta ecológica de las especies más representativas de las comunidades naturales y 3) No se considera la zona de influencia

(ecotonos) que se generan con la inclusión de los arrecifes. De ahí la importancia que remarcan Carr y Hixon (1997) de hacer comparaciones entre arrecifes artificiales y naturales para determinar, objetivamente, el efecto de los primeros. Por otro lado el concepto de atracción es un poco estrecho pues solo considera el movimiento de individuos adultos de un arrecife natural a uno artificial adyacente (Bohnsack, 1989) y no considera la atracción de especies atípicas con respecto a los arrecifes naturales próximos.

Es de esperarse entonces – dado que difícilmente un arrecife artificial imita perfectamente las características estructurales de uno natural – que cada componente de la comunidad reaccione de manera diferente a la modificación del ambiente. Desde esta perspectiva, como bien lo mencionan Carr y Hixon (1997) la atracción y la producción de biomasa no son mutuamente excluyentes sino que son los dos extremos del intervalo dentro del cual responden todas las especies. Por ejemplo, de las seis especies que en ambos sitios aparecen como típicas, cinco muestran menores abundancias promedio en la zona de módulos que en la zona testigo de las cuales una, *Cirrhictichys oxycephalus* es una especie criptobéntica territorialista con un mínimo desplazamiento, lo que sugiere que la biomasa que presenta en la zona de módulos fue capturada del aporte larval lo cual inclina la balanza hacia la producción. Las otras cuatro (*Abudefduf troschelii*, *Chromis atrilobata*, *Holacanthus passer* y *Thalassoma lucassanum*) son especies conspicuas con gran desplazamiento que, dada la cercanía de las dos zonas, fácilmente podrían desplazarse de una zona a otra por lo que podría decirse que se trata de una biomasa compartida por ambos sitios.

En el caso de *Stegastes rectifraenum* la zona de módulos representa una mayor disponibilidad de hábitat para los juveniles cuyas preferencias difieren a las de los adultos quienes ocupan los sitios óptimos para anidación (Cheney y Côté, 2003). La situación de *S. flavilatus* es similar pues en la zona de módulos, donde tuvo una abundancia significativamente mayor en comparación con los demás sitios, encuentra espacios adecuados para satisfacer sus requerimientos de hábitat sin competir con *S. rectifraenum* (Bay et al, 2001). En este punto podría entonces hablarse de producción de biomasa; para los juveniles de *S. rectifraenum* una vez que lleguen a la etapa adulta y

sean capaces de competir por el espacio con los individuos ya establecidos en las zonas óptimas, se integrarán al arrecife prístino; por su parte *S. flavilatus* de no ser por la zona de módulos no se presentaría en San Lorenzo.

Hay siete especies más que resultaron típicas en la zona de módulos a la vez que en la zona testigo tuvieron una presencia menos importante. Estas especies pueden separarse en dos grupos: Aquellas cuya presencia está directamente relacionada con la presencia de los módulos de concreto (*Acanthemblemaria crockerii*, *Canthigaster punctatissima*, *Coryphopterus urosphilus* y *Ophioblennius steindachnerii*) y aquellas cuya presencia se genera por la apertura de espacios de arena producto del impacto (*Mulloidichthys dentatus*, *Scarus ghobban* y *Serranus pscittacinus*).

Del primer grupo solo podría hablarse con certeza de producción para las dos especies crípticas (*A. crockerii* y *C. urosphilus*) por la ya discutida relación que tienen con los poliquetos y balanos que se fijan a las superficies de los módulos. Para *O. steindachnerii* y *C. punctatissima* son especies que sí se registran en la zona testigo pero que por lo que las ventajas alternas que presentan los módulos como la protección contra las corrientes para *C. punctatissima* y la disponibilidad de superficies sin coral que permitan la formación de tapetes microalgales en cuanto a *O. steindachnerii*, además de la reducida superficie que a la vez estos alcanzan, estas especies tienden a agregarse mientras que en la zona testigo están más dispersas por lo que es difícil distinguir entre agregación o producción.

En el segundo grupo, por ejemplo *Mulloidichthys dentatus* formaba grandes agregaciones del lado protegido de los módulos donde permanecían estáticos, mientras que para alimentarse se disgregaban en grupos menores y se distribuyen por toda la zona impactada. El mismo comportamiento desplegó *Haemulon maculicauda*; la única vez que se registró en la zona fue una agregación de alrededor de 4000 individuos que permanecían estáticos en la zona protegida de los módulos. Esta especie no es característica de los ambientes coralinos y ni si quiera es común en los ambientes arrecifales de la Bahía de La Paz; por otro lado, la permanencia de esta agregación fue muy corta, tal vez de algunos días solamente; podría pensarse entonces que su presencia

en la zona fue fortuita y muy probablemente influenciada por los módulos a manera de punto de descanso.

Así como el debate sobre producción contra atracción deja fuera a la ictiofauna bentónica, el caso de los invertebrados es similar. Existen reportes tanto de la baja colonización de invertebrados hacia arrecifes artificiales de distintos diseños (Frazer y Lindberg, 1994; Golani y Diamant, 1999) como de lo contrario (Foster et al, 1994) pero la mayoría de los trabajos se centran en los procesos de sucesión de las especies (Pamituan et al, 1994; Relini et al, 1994) por lo que nada se puede decir sobre este debate respecto a los invertebrados. Sin embargo Svane y Petersen (2001) afirman categóricamente que independientemente del efecto atrayente o productor de los arrecifes artificiales sobre la ictiofauna, la generación de arreglos de especies sésiles, con la consiguiente formación de un sustrato natural, es innegable por lo que desde esta perspectiva el aporte dichas estructuras es relevante. En este sentido, la aportación de los módulos de San Lorenzo es significativa, aún sin considerar a los corales cementados durante la instalación de los módulos, pues la riqueza de especies de poliquetos es alta (datos no publicados) y está enteramente ligada a la superficie de concreto libre de coral.

### **Análisis de la metodología**

Primeramente hay que distinguir el tipo de problemáticas que se detectaron en la metodología seguida en el estudio y las consiguientes modificaciones que se plantean. Por un lado están los errores de ejecución de la metodología planteada. Este tipo de errores no requieren una modificación de fondo, simplemente verificar que previo al trabajo en campo se tenga claramente entendida la ejecución de la metodología por parte de todo el equipo humano. Este punto no sería necesario mencionarlo si no hubiera afectado los resultados; concretamente en los invertebrados. Al solo considerar el área sobre los módulos para realizar los censos, se sobreestimó tanto la riqueza como la densidad de especies asociadas a estos, como los simbioses obligados y especies frecuentemente asociadas a *Pocillopora*, mientras que las especies asociadas a los espacios de arena abierta que circundan los módulos fueron significativamente

subestimados, en particular especies de erizos y ofiuros. Además la presencia de algunas especies de asteroideos y bivalvos podría haber sido ignorada dada su afinidad a la arena. Este error ya fue corregido y los muestreos en curso y el análisis de los datos recabados en el mismo revelarán las diferencias entre ambos años.

Por otro lado, partiendo de los resultados de este trabajo, se prevén una serie de modificaciones a la metodología que consideran dos puntos principalmente: Uno tocante a la estimación de la riqueza específica y otro al análisis y determinación de la estructura del hábitat.

Respecto a la riqueza específica, se obseró que aún cuando el esfuerzo de muestreo es suficiente en cuanto a la replicación estadística así como en lo referente a la representatividad espacial que se tiene de cada uno de los sitios, varias especies que fueron observadas durante el trabajo subacuático, no necesariamente eran registradas en los transectos. Dado que el interés es determinar el número de especies presentes en la zona (valor ecológico) y no las que se registran en los censos (valor estadístico) se vio la necesidad de realizar buceos donde se peine toda la extensión del sitio y se registren todas las especies tanto de peces como de invertebrados que se observen. Si el número de especies registradas fuera de los transectos es muy alto entonces se tendría que revisar el tamaño de muestra o el tamaño de la unidad de muestreo. Por otro lado podría determinarse, desde el punto de vista funcional, el nivel de redundancia que presenta cada sitio.

En un análisis más específico, la metodología que se emplea para los censos de invertebrados parece inadecuada de cara a los resultados obtenidos. De acuerdo con otros estudios (Zuschin et al, 2001; Bouchet et al, 2002), para estimar exhaustivamente la riqueza específica de moluscos son necesarias técnicas de muestreo exhaustivas debido a la diversidad de microhábitats crípticos que explota estas especies. Las metodologías usadas por estos investigadores van desde cuadrantes desplegados sobre un vector hasta la utilización de aspiradoras. Por lo tanto, considerando las capacidades materiales y humanas de este proyecto lo más viable es emplear cuadrantes donde no solo se revise

la superficie sino que se penetre en los sedimentos y se realicen colectas para la identificación en laboratorio.

Otro punto que convendrá afinar en lo tocante al área de San Lorenzo, es el trabajo sobre la zona testigo. Durante los muestreos ya realizados, frecuentemente se trabajó cerca de la zona de contacto entre las dos zonas impactadas. Esto podría estar generando un artificio en los datos pues sobretodo en el caso de las especies móviles, dado que la distinción entre ambas zonas no es clara, las especies cuya presencia fue generada por la modificación del ambiente, pueden transitar sobre ambas zonas dentro de la zona de transición de ambas. Por esto, en los subsiguientes muestreos se pondrá mayor cuidado en que los censos visuales de peces e invertebrados se realicen a una distancia considerable de la zona impactada (50 m aproximadamente).

Para poder tener un panorama cuantitativo de la estructuración espacial de los sitios, sería conveniente determinar la extensión y distribución de todos los elementos y delimitarlos dentro de un perímetro que considere también el ecotono. Esto permitiría, mediante sistemas de información geográfica, realizar modelos espaciales que representen fidedignamente la estructura física de los arrecifes.

Otro parámetro ambiental que no se ha considerado en este primer ciclo es la corriente. Además del ya conocido efecto de las corrientes sobre la dinámica larval en los arrecifes (Leis y McCormick, 2002) y el flujo de plancton hacia los arrecifes (Leichter et al; 1998; Sebens et al, 1998). Se pudo observar que sobretodo en el canal de San Lorenzo, la velocidad de la corriente es determinante en el comportamiento y abundancia de algunas especies (las más abundantes) y que podría ser el factor que distinga a un sitio de otro en cuanto a la diversidad específica. Por ejemplo, en el caso de las zonas de módulos y secundaria, se pudo observar algunas especies buscando refugio en estas áreas; en el caso de la zona de módulos, se registraron agregaciones muy abundantes de especies que son raras en los ambientes coralinos de la región como *Haemulon steindachneri* que se ubicaba en el extremo del grupo de módulos opuesto a la corriente. Por otro lado, dado que es intención del proyecto determinar algunos patrones de recolonización del coral y otros elementos del bentos, la velocidad de corriente podría



ser un elemento importante en el análisis de la tasa de recuperación de los corales en lo relacionado al aporte larval.

En la actualidad, con la disponibilidad de los sistemas de información geográfica, se pueden generar modelos batimétricos georreferenciados que resulten en una imagen de la distribución espacial de los microhábitats de cada sitio; sin embargo, para construir dichos modelos, hace falta otro tipo de información que no se ha estado colectado debido a que no estaba prevista en la metodología. Por un lado no se ha estimado la rugosidad de la superficie; además aunque la profundidad no se tomó en cuenta en un inicio, al parecer el perfil batimétrico es también relevante en materia de heterogeneidad ambiental. Ambas variables permitirán corroborar la idea de que, independientemente de la diversidad de elementos estructurales que se tengan, la disposición tridimensional de los mismos, es tanto o más importante para algunas especies que el tipo de sustrato en si (Almany, 2004; Gratwicke y Speight, 2005).

Por otro lado el método por el cual se ha estado estimando la cobertura, también deja de lado otros elementos de considerable relevancia que no están determinados por el tipo grueso de sustrato (el tipo de cobertura) sino por la forma y disposición de cada elemento y que tienen mayor influencia en la estructuración de las comunidades biológicas asociadas (Chabanel et al, 1997; Nuñez-Lara & Arias-González, 1998; Harman et al, 2003; Gratwicke & Speight, 2005). Incluso, en algunos casos se ha reportado que las afinidades de las especies de peces hacia características del hábitat se generan más por el componente estructural que por el tipo de superficie (Jenkins & Wheatley, 1998). La variedad en las superficies determinará la presencia solo de aquellas especies que dependen de estas para su alimentación o en el remoto caso en que dicha superficie sea agresiva para las mismas – como algunos cnidarios. Por lo tanto, si tomamos en cuenta que el 61 % de las especies de peces son zoobentívoros generalistas y solo el 21 % está ligado a recursos algales, evidentemente el tipo de superficie que presente el arrecife no es tan relevante. Por otro lado, las especies crípticas y criptobénticas constituyen poco más de la mitad de la riqueza específica (51%); para estas, la disponibilidad de grietas y oquedades el tipo de rocas la cantidad y disposición de coral etc. son elementos determinantes para su presencia o ausencia.

Estas variables estaban consideradas en el planteamiento original de la metodología sin embargo por diversas razones no se ejecutaron.

Para medir la rugosidad del sustrato se han revisado diferentes metodologías que varían tanto en complejidad como en correlación de los resultados obtenidos con la abundancia de las especies. El método de la cadena, si bien no fue el que más correlación mostró, se consideró adecuado, además de ser el más sencillo de implementar (McCormick, 1994).

## CONCLUSIONES

### Estado de la zona impactada.

1. El choque del buque tanque tuvo un efecto significativo en la integridad de la porción del arrecife que recibió el impacto. El impacto fue más severo sobre las comunidades bentónicas, aunque se percibe en todos los niveles. Funcionalmente el área pasó de ser una zona dominada por zooplanctívoros conspicuos primordialmente a una presencia más relevante de zoobentívoros asociados a sustratos arenosos.
2. La zona secundaria es un ambiente impactado, que conserva una parte sustancial de sus características físicas y biológicas originales y donde el grado de transformación producto del choque generó la apertura de espacios nuevos así como una oferta de recursos tanto para las especies “nativas”, que siguen siendo la mayoría y que en la mayoría de los casos solo presentan incrementos tanto en su frecuencia de ocurrencia como en su abundancia, como para las especies que fueron atraídas y que posiblemente no se registraban con anterioridad en la zona. Desde el punto de vista funcional conserva, de igual forma prácticamente todos sus atributos aunque se puede percibir un ligero incremento en la actividad de herbívoros como las especies de la familia Scaridae y el erizo *Toxopneustes roseus*.

### Identidad Funcional.

3. Todos los sitios, dada su significativa cobertura de coral con respecto a otros ambientes arrecifales de la bahía y del Golfo de California en general, permiten describirlos como ambientes coralinos, lo menos, hasta arrecifes de coral verdaderos como es el caso de San Lorenzo. Desde esta perspectiva se pudo apreciar que todos los sitios mantienen una estructura funcional inherente a los recursos que proveen los corales. Dicha identidad funcional podría tener un origen evolutivo por encima del nivel de especie donde los taxa originados en

ambientes coralinos mantienen cierta adaptabilidad que las posiciona competitivamente por sobre otras especies originadas en ambientes diferentes a los coralinos, independientemente de ser más dominantes en una escala regional. Al mismo tiempo cada sitio tiene un elemento funcional característico acorde con su ubicación geográfica y condiciones ambientales locales ajenas al componente coralino.

4. Dado el conocimiento que se tiene sobre los hábitos de las especies y su relación con el hábitat, la identidad funcional resulta un método más factible para la descripción de la estructura del hábitat ya que desde esta perspectiva, el número de variables a considerar es menor que desde la perspectiva de la estructura física propiamente.

#### **Producción vs. Atracción.**

5. El efecto atrayente o productor de los arrecifes coralinos ni es general para todas las especies ni es mutuamente excluyente. Las especies de peces crípticas y criptobénticas así como los invertebrados son más susceptibles a presentar una mayor producción de biomasa mientras que las especies de peces conspicuos que utilizan los arrecifes áreas de paso probablemente estén del lado de la atracción.

#### **Análisis de la Metodología.**

6. Este estudio permitió no solo revisar la metodología originalmente planteada para verificar que se estuviera ejecutando conforme a lo pretendido en los objetivos de la misma sino que se pudo evaluar el efecto que su incorrecta aplicación tuvo sobre los datos obtenidos. Además, la incorporación de nuevas evaluaciones y observaciones permitirán complementar la información que se está obteniendo de tal manera que más que una metodología se pueda generar un protocolo aplicable en otros escenarios.

## **BIBLIOGRAFÍA**

Aburto-Oropeza, M.O. & E.F. Balart. 2001. **Community Structure of Reef Fishes in Several Habitats of a Rocky Reef in the Gulf of California.** *Marine Ecology*. 22(4): 283-305.

Ackerman, J.L. & D.R. Bellwood. 2000. **Reef Fish Assemblages: A Re-evaluation Using Enclosed Rotenote Stations.** *Marine Ecology Progress Series*. 206: 227-237.

Acosta, C.A., D.N. Robertson. 2002. **Diversity in Coral Reef Fish Communities: the Effects of Habitat Patchiness Revisited.** *Marine Ecology Progress Series*. 227: 87-96.

Almany, G. R. 2004. **Does Increased Habitat Complexity Reduce Predation and Competition in Coral Reef Fish Assemblages?.** *Oikos*. 106: 275-284.

Álvarez-Borrego, S. and J. R. Lara-Lara. 1991. The Physical Environment and Primary Productivity of the Gulf of California. 555-567 pp. En: "The Gulf and Peninsular Province of the Californias" J. P Dauphin y G. E. Ness (Eds). **Monographs of the American Association of Petrology and Geology.**

Alvarez-Hernández, J.M. 2003. **Trophic Model of a Fringing Coral Reef in the Southern Mexican Caribbean.** *Fisheries Center Research Report*. 11(6): 227-235.

Arreola-Robles, J. L. and J. F. Elorduy-Garay. 2002. Reef Fish Diversity in the Region of La Paz, Baja California Sur, Mexico. **Bulletin of Marine Science**. 70(1): 1-18 pp.

Arias-González, J.E. 1998. **Trophic Models for Protected and Unprotected Coral Reef Ecosystems in the South of the Mexican Caribbean.** *Journal of Fish Biology*. 53(A): 236-255.

Aronson, R.B. & D.W. Swanson. 1997. **Disturbance and Recovery from Ship Groundings in the Florida Keys National Marine Sanctuary**. Dauphin Island Sea Lab Tech Rep 97-002, National Undersea Research Center-University of North Carolina.

Bak, R.M.P. & Criens, S.R. 1981. **Survival after Fragmentation of the Colonies of *Madracis miriabilis*, *Acropora palmata* and *A. cervicornis* (Scleractina) and the Subsequent Impact of a Coral Disease**. Proc 4<sup>th</sup> Int Coral Reef Symp. 2: 221-228

Balart, E. 2001. **Evaluación del Impacto sobre Fondos Marinos Coralinos Producido por el Encallamiento del Buque-Tanque Lázaro Cárdenas, al Sur de la Isla Espíritu Santo, Baja California Sur**. Informe Técnico. 18 pp.

Balart, E.F. & A. Ortega-Rubio. 2004. **Proyecto CT001: Programa de Monitoreo de la Restauración de Arrecife Coralino Afectado por el Buque Tanque Lázaro Cárdenas II, Baja California Sur, y de las Comunidades Arrecifales de la Región del Parque de Loreto, Baja California Sur**. Segundo Informe de Actividades al Consejo Nacional para la Biodiversidad. 52 pp.

Balart, E.F. & A. Ortega-Rubio. 2005. **Proyecto CT001: Programa de Monitoreo de la Restauración de Arrecife Coralino Afectado por el Buque Tanque Lázaro Cárdenas II, Baja California Sur, y de las Comunidades Arrecifales de la Región del Parque de Loreto, Baja California Sur**. Segundo Informe de Actividades al Consejo Nacional para la Biodiversidad. 83 pp.

Barnes, D.K.A. 2001. **The Contribution of Secondary Space to Benthic Taxon Richness of a Coral Reef: Colonization of *Dendrostroma frons* (Mollusca)**. Marine Ecology. 22(3): 189-200.

Bay, L.K., G.P. Jones, M.I. McCormick. 2001. **Habitat Selection and Aggression as Determinants of Spatial Segregation among Damselfish on a Coral Reef**. Coral Reefs. 20: 289-298.

Bell, S. S. 1982. **On the Population Biology and Meiofaunal Characteristics of *Manayunkia aestuarina* (Polychaeta: Sabellidae: Fabricinae) from a South Carolina Salt Marsh.** *Estuaries*. 14:215–221.

Bellwood, D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton & A. Hoey. 2002. **Assembly Rules and Functional Groups at Global Biogeographic Scales.** *Functional Ecology*. 16: 557-562.

Benedetti-Cecchi, L., E. Maggi, I. Bertocci, S. Vaselli, F. Micheli, G.C. Osio & F. Cinelli. 2003. **Variation in Rocky Shore Assemblages in the Northwestern Mediterranean: Contrasts between Islands and the Mainland.** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 293: 193-215.

Bernhardt S.P. & L.R. Griffin. **An Evaluation of Image Analysis at Benthic Sites Based on Color Segmentation.** *Bulletin of Marine Science*. 69(2): 639-653.

Beukers-Stewart, B. D., G. P. Jones. 2004. **The Influence of Prey Abundance on the Feeding Ecology of Two Piscivorous Species of Coral Reef Fish.** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 299: 155-184.

Black, R. & J. Prince. 1983. **Fauna Associated with the Coral *Pocillopora damicornis* at the Southern Limits of its Distribution in Western Australia.** *Journal of Biogeography*. 10: 135-152

Bohnsack, J.A. 1989. **Are High Densities of Fishes at Artificial Reefs the Result of Habitat Limitation or Behavioral Preference?** *Bulletin of Marine Science*. 44(2): 631-645.

Bonsdorf, E. & T. H. Pearson. 1999. **Variation in the Sublittoral Macrozoobenthos of the Baltic Sea along Environmental Gradients: A Functional-group Approach.** *Australian Journal of Ecology*. 24: 312-326.

Booth, D. & G. A. Beretta. 2002. **Changes in a Fish Assemblage after a Coral Bleaching Event.** *Mar Ecol Prog Ser.* 245: 205–212.

Bouchet, P., P. Lozouet, P. Maestrati & V. Heros. 2002. **Assessing the Magnitude of Species Richness in Tropical Marine Environments: Exceptionally High Numbers of Mollusks at a New Caledonia Site.** *Biological Journal of the Linnean Society.* 75:421-436.

Briggs, J.C. 1974. *Marine zoogeography.* McGraw-Hill, New York.

Brock, R. E., R. M. Buckley & R. A. Grace. 1985. **An Artificial Reef Enhancement Program for Nearshore Hawaiian.** 317-337 pp. En: “Artificial Reefs: Marine and Freshwater Applications” D’Itri, F.M. (Ed.) Lewis Publishers, Inc. EUA.

Brock, R. E. & J. E. Norris. 1989. **An Analysis of the Efficacy of Four Artificial Reef Designs in Tropical Waters.** *Bulletin of Marine Science.* 44(2): 934-941.

Brooks, A.J., T. Haeusler, I. Reinfelds & S. Williams. 2005. **Hydraulic Microhabitats and the Distribution of Macroinvertebrate Assemblages in Riffles.** *Freshwater Biology.* 50: 331-344.

Bruckner, A.W. & R.J. Bruckner. 2001. **Condition of Restored *Acropora palmate* Fragments off Mona Island, Puerto Rico: 2 Years after the Fortuna Reef ship Grounding.** *Coral Reefs.* 20:235-243.

Buchheim, J. R. & M. A. Hixon. 1992. **Competition for Shelter Holes in the Coral-reef Fish *Acanthemblemaria spinosa* Metzelaar.** *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 164: 45-54.



- Carreiro-Silva, M. & T. R. McClanahan. 2001. **Echinoid Bioerosion and Herbivory on Kenyan Coral Reefs: The Role of Protection from Fishing.** *Journal of experimental Marine Biology and Ecology.* 262: 133-153.
- Carriquiry, J. D., A. L. Cupúl-Magaña, F. Rodríguez-Zaragoza & P. Medina-Rosas. 2001. **Coral Bleaching Mortality in the Mexican Pacific during the 1997-98 El Niño Event and Prediction from a Remote Sensing Approach.** *Bulletin of Marine Science.* 69(1): 237-249.
- Cartè, B. & D.J. Faulkner. 1985. **Role of Secondary Metabolites in Feeding Associations between a Predatory Nudibranch, two Grazing Nudibranchs, and a Bryozoan.** *Journal of Chemical Ecology.* 12(3): 795-804.
- Chabanet, P., H. Ralambondrainy, M. Amanieu, G. Faure, R. Galzin. 1997. **Relationships Between Coral Reef Substrata and Fish.** *Coral Reefs,* 16: 93-102.
- Chapman, M.G. 2002. **Patterns of Spatial and Temporal Variation of Macrofauna under Boulders in a Sheltered Boulder Field.** *Austral Ecology.* 27:211-228.
- Cinner, J.E. & R.B. Pollnac. 2004. **Poverty, Perceptions and Planning: Why Socioeconomics Matter in the Management of Mexican Reefs?.** *Ocean and Coastal Management.* 47: 479-493.
- Clark, S. & A.J. Edwards. 1999. **An Evaluation of Artificial Reef Structures as Tools for Marine Habitat Rehabilitation in the Maldives.** *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems.* 9: 5-21.
- Clarke, R. D., E. J. Buskey, K. C. Marsden. 2005. **Effects of Water Motion and Prey Behavior on Zooplankton Capture by Two Coral Reef Fishes.** *Marine Biology.* 146: 1145-1155.

Coll, J., J. Montana, O. Reñones, A. García-Rubies & I. Moreno. 1998. **Influence of Substrate and Deployment Time on Fish Assemblages on an Artificial Reef at Formentera Island (Balearin Islands, Western Mediterranean)**. *Hydrobiologia*. 385: 139-152.

Cortés, J. 1997. **Biology and Geology of Coral Eastern Pacific Coral Reefs**. *Coral Reefs*. 16: 39-46.

Craig, M. T., P. A. Hastings & D. J. Pondella II. 2004. **Speciation in the Central American Seaway: The Importance of Taxon Sampling in the Identification of Trans-Isthmian Geminate Pairs**. *Journal of Biogeography*. 31: 1085-1091.

D’Croz, L. & D. R. Robertson. 1997. **Coastal Oceanographic Conditions Affecting Coral Reefs on Both Sides of the Isthmus of Panama**. *Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium*. 2: 2053-2058.

Depczynski, M. & D. R. Bellwood. 2003. **The Role of Cryptobenthic Reef Fishes in Coral Reef Trophodynamics**. *Marine Ecology Progress Series*. 256: 183–191.

Depczynski, M. & D. R. Bellwood. 2004. **Microhabitat Utilization Patterns in Cryptobenthic Coral Reef Fish Communities**. *Marine Biology*. 145: 455-463.

Díaz-Castañeda, V. & C. Almeda-Jauregui. 1999. **Early Benthic Organism Colonization on a Caribbean Coral Reef (Barbados, West Indies): A Plate Experimental Approach**. *Marine Ecology*. 20(3-4):197-220.

Dowes, B.J., P.S. Lake, E.S.G. Schreiber & A. Glaister. 2000. **Habitat Structure, Resources and Diversity: The Separate Effects of Surface Roughness and Macroalgae on Stream Invertebrates**. *Oecologia*. 123: 569-581.

Fagerstrom, J.A. 1991. **Reef-Building Guilds and a Checklist for Determining Guild Membership. A New Approach**. *Coral Reefs*. 10(1): 47-52.

Faria C. & V. Almada. 2991. **Microhabitat Segregation in Three Rocky Intertidal Fish Species in Portugal: Does it Reflect Interspecific Competition?**. Journal of Fish Biology. 58: 145-159.

Ferreira, C.E.L., J.E.A. Gonçalves & R. Coutinho. 2001. **Community Structure of Fishes and Habitat Complexity on a Tropical Rocky Shore**. Environmental Biology of Fishes. 61: 353-369

Fishelson, L. 2003. **Coral land Fish Biocenosis: Ecological Cells gradually Maturing Complexity, Species Composition and Energy Turnover**. Environmental Biology of Fishes. 68: 391-405.

Fong, P. & D. Lirman. 1995. **Hurricane Cause Population Expansion of the Branching Coral *Acropora palmata* (Scleractina): Wound Healing and Growth Patterns of Asexual Recruits**. Mar Ecol. 16: 317-355.

Foster, K. L., F. W. Steimle, W. C. Muir, R. K. Kropp & B. E. Conlin. 1994. **Mitigation Potential of Habitat Replacement: Concrete Artificial Reef in Delawer Bay -Preliminary Results**. Bulletin of Marine Science. 55(2-3): 783-795.

Fulton, C. J., D. R. Bellwood, P. C. Wainwright. 2001. **The Relationship between Swimming Ability and Habitat Use in Wrasses (Labridae)**: Marine Biology. 139: 25-33.

Galván-Magaña, F., L.A. Abitia-Cárdenas, J. Rodríguez-Romero, H. Pérez-España y H. Chávez-Ramos. 1996. **Lista Sistemática de los Peces de la Isla Cerralvo, Baja California Sur, México**. Ciencias Marinas. 22(3): 295-311.

García-Charton, J.A. & A. Pérez-Ruzafa. 2001. **Spatial Pattern and the Habitat Structure of a Mediterranean Rocky Reef Fish Local Assemblage**. Marine Biology. 138: 917-934.

Gleason, D.F., D.A Brazeau & D. Munfus. 2001. **Can Self-fertilizing Coral Species be Used to Enhance Restoration of Caribbean Reefs ?** Bulletin of Marine Science. 69(2) :933-943.}

Glynn, P. 2001. **A Collection of Studies on the Effects of the 1997-98 El Niño-Southern Oscillation Even on Corals and Coral Reefs in the Eastern Tropical Pacific: Preface.** Bulletin of Marine Science. 69(1): 1-4.

Glynn, P., L.R. Almodovar, J. González. 1964. **Effects of Hurricane Edith on Marine Life in La Parguera, Puerto Rico.** Caribb J Sci. 4: 335-345

Glynn, P. & J.S. Ault. 2000. **A Biogeographic Analysis and Review of the Far Eastern Pacific Coral Region.** Coral Reefs. 19:1-23.

Gosline, W.A. 1984. **Structure, Function, and Ecology in the Goatfishes (Family Mullidae).** Pacific Science. 38(4): 312-323.

Gratwicke, B. & M.R. Speight. 2005. **The Relationship between Fish Species Richness, Abundance and Habitat Complexity in a Range of Shallow Tropical Marine Habitats.** Journal of Fish Biology. 66: 650-667.

Harman, N., E.S. Harvey & G.K. Kendrick. 2003. **Differences in Fish Assemblages from Different Reef Habitats at Hamelin Bay, South-Western Australia.** Marine and Freshwater Research. 54: 177-184.

Harmelin-Vivien, M. L. and Y Bouchon-Navaro. 1981. **Trophic Relationships Among Chaetodontid Fishes in the Gulf of Aquaba (Red Sea).** Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Vol. 2. 537-544 pp.

Harmelin-Vivien M.L., J.G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabé, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc, G. Lasserre, **Evaluation Visuelle des**

**Peuplements et Populations de Poissons: Méthodes et Problèmes**, Rev. Ecol. (Terre Vie) 40 (1985) 467–539.

Harmelin-Vivien, M.L., J.G. Harmelin & V. Leboulleux. 1995. **Microhabitat Requirements for Settlement of Juvenile Sparid Fishes on Mediterranean Rocky Shores**. Hydrobiologia. 300-301(1): 309-320.

Hawkins, S. J., J. R. Allen & S. Bray. 1999. **Restoration of Temperate Marine and Coastal Ecosystems: Nudging Nature**. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 9: 23-46.

Heemstra, P.C. and J.E. Randall, 1993. **Groupers of the World (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An Annotated and Illustrated Catalogue of the Grouper, Rockcod, Hind, Coral Grouper and Lyretail Species Known to Date**. FAO Species Catalogue. Vol. 16. FAO Fish. Synop. 125(16): 382 p.

Heino, J. 2005. **Functional Biodiversity of Macroinvertebrate Assemblages along Major Ecological Gradients of Boreal Headwater Streams**. Freshwater Biology. 50: 1578-1587.

Herler, J., R.A. Patzner, H. Ahnelt & H. Hilgers. 1999. **Habitat Selection and Ecology of Two Speleophilic Gobiid Fishes (Pisces: Gobiidae) from the Western Mediterranean Sea**. Marine Ecology. 20(1): 49-62.

Highsmith, R.C. 1982. **Reproduction by Fragmentation in Corals**. Marine Ecology Progress Series. 7:207-226

Hobson, E. S. 1991. **Trophic Relationships of Fishes Specialized to Feed on Zooplankters above Coral Reefs**. 69-95 pp. En: The Ecology of Reef Fishes. Sale, P. F (Ed.). Academic Press. 754 pp.

Holbrook, S.J., A.J. Brooks & R.J. Schmitt. 2002. **Variation in Structural Attributes of Patch-Forming Corals and in Patterns of Abundance of Associated Fishes.** Marine and Freshwater Research. 53:1045-1053.

Holden, H. & E. LeDrew. 2001. **Effects of the Water Column on Hyperspectral Reflectance of Submerged Coral Reef Features.** Bulletin of Marine Science. 69(2): 685-699.

Hofrichter, R. & R.A. Patzner. 2000. **Habitat and Microhabitat of Mediterranean Clingfishes (Teleostei: Gobiesociformes: Gobiesocidae).** Marine Ecology. 21(1): 41-53.

Hutchinson, G. E. (1957). **Concluding remarks.** Cold Spring Harbor Symposium. Quantitative Biology 22, 415–427.

Jaap, W.C. 2000. **Coral Reef Restoration.** Ecological Engineering. 15:345-363 pp.

Jambu, M. 1991. **Exploratory and Multivariate Data Analysis.** Statistical Modeling and Decision Science Series, Academic Press.

James, D.B. 2001. **Twenty Sea Cucumbers from Seas around India.** ICLARM Quartely. 24 (1 & 2): 4-8.

James, D. W. 2000. **Diet, Movement, and Covering Behavior of the Sea Urchin *Toxopneustes roseus* in Rhodolith Beds in the Gulf of California, México.** Marine Biology. 137: 913-923.

Jenkins, G.P. & M.J. Wheatley. 1998. **The Influence of Habitat Structure on Nearshore Fish Assemblages in a Southern Australian Embayment: Comparison of Shallow Seagrass, Reef-Algal and Unvegetated Sand Habitats, with Emphasis on their Importance to Recruitment.** Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 221: 147-172.

Jokiel, P. L., E. K. Brown, A. Friedlander, S. K. Rodgers & W. R. Smith. **Hawai'i Coral Reef Assessment and Monitoring Program: Spatial Patterns and Temporal Dynamics in Reef Coral Communities.** Pacific Science. 58(2): 159-174.

Jones, G.P. & C. Syms. 1998. **Disturbance, Habitat Structure and the Ecology of Fishes on Coral Reefs.** Australian Journal of Ecology. 23: 287-297.

Jowett, I.G., J. Richardson. 1990. **Microhabitat Preferences of Benthic Invertebrates in a New Zealand River and the Development on In-stream Flow-habitat Models for *Deleatidium* spp.** New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 24: 19-30.

Kay, E. A., M.F. Switzer. 1974. **Molluscan Distribution Patterns in Fanning Island Lagoon and a Comparison of the Mollusks of the Lagoon and the Seaward Reefs.** Pacific Science. 28(3): 275-295.

Kramer, P., P. Richards-Kramer, E. Arias-González & M. McField. 2000. **Status of Coral Reefs of Northern Central America: México, Belize, Guatemala, Honduras, Nicaragua and El Salvador.** En "Status of Coral Reefs of the World: 2000, Wilkinson, C. (Ed.). Australian Institute of Marine Science. Australia. 287-313.

Kropp, R.K. & C. Birkeland. 1981. **Comparison of Crustacean Associates of *Pocillopora verrucosa* from a High Island and an Atoll.** Proceedings of the 4<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium. 2: 627-632.

Lancaster, J. 2000. **Geometric Scaling of Microhabitat Patches and their Efficacy as Refugia during Disturbance.** Journal of Animal Ecology. 69: 442-457.

Leichter, J.J., G. Shellenbarger, S.J. Genovese & S.R. Wing. 1998. **Breaking Internal Waves on a Florida (USA) Coral Reef: a Plankton Pump at Work?.** Marine Ecology Progress Series. 166: 83-97.

Leis, J. M. & McCormick, M. I. (2002). **Behavior, Dispersal, Growth and Metamorphosis of the Pelagic Larvae of Coral Reef Fishes.** In Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem (Sale, P. F., ed.), pp. 171-200. San Diego, CA: Academic Press.

Lieske, E. & R. Myers. 1998. **Peces de Arrecifes Coralinos del Indo-Pacífico y Caribe.** Ed. Omega. España. 399 pp.

Lirman, D. 2000. **Fragmentation in the Branching Coral *Acropora palmate* (Lamarck): Growth, Survivorship and Reproduction of Colonies and Fragments.** Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 251: 41-57.

Lirman, D. & P. Fong. 1997b. **Patterns of damage to the Branching Coral *Acropora palmata* following Hurricane Andrew: Damage and Survivorship of Hurricane-generated Asexual Recruits.** J Coast Res. 13: 67-72.

Lirman, D., P. W. Glynn, C. Baker & G. E. Leyte-Morales. 2001. **Combined Effect of Three Sequential Storms on the Huatulco Coral Reef Tract, Mexico.** Bulletin of Marine Science. 69(1): 267.

Lirman, D. & M. W. Miller. 2003. **Modeling and Monitoring Tools to Assess Recovery Status and Convergence Rates between Restored and Undisturbed Coral Reef Habitats.** Restoration Ecology. 11 (4), 448-456.

Loch, K., W. Loch, H. Schuhmacher & W. R. See. 2002. **Coral Recruitment and Regeneration on a Maldivian Reef 21 Months after the Coral Bleaching Event of 1998.** Marine Ecology. 23(3): 219-236.

Luckhurst, B. E. & K. Luckhurst. 1978. **Analysis of the Influence of Substrate Variables on Coral Reef Fish Communities.** Marine Biology. 49: 317-323.



Macarthur, R. H. & E. O. Wilson. 1963. **Equilibrium Theory of Insular Zoogeography**. *Evolution*.17:373–387.

McCormick, M. I. 1994. **Comparison of Field Methods for Measuring Surface Topography and their Associations with a Tropical Reef Fish Assemblage**. *Marine Ecology Progress Series*. 112: 87-96.

Mendoza-Bustamante, J. A. 2002. **Aspectos Ecológicos del Reclutamiento de la Cabrilla Sardinera *Mycteroperca rosacea* Streets, 1877 (Pisces: Serranidae) en Camas de Sargazo, San Juan de la Costa, B.C.S, México**. Tesis de Licenciatura. UABCS. 54 pp.

Mikkelsen, P.M. & J. Cracraft. 2001. **Marine Biodiversity and the Need for Systematic Inventories**. *Bulletin of Marine Science*. 69(2): 525-534.

Naeem, S. & J.P. Wright. 2003. **Disentangling Biodiversity Effects on Ecosystem Functioning: Deriving Solutions to a Seemingly Insurmountable Problem**. *Ecology Letters*. 6: 567-579.

Nagelkerken, I., G. van der Velde and C. de la Morinière. 2001. **Fish Feeding Guilds along a Gradient of Biotopes and Coral Reef Depth Zones**. *Aquatic Ecology*. 35: 73-86.

Nelson, J.S., 1994. **Fishes of the World**. Third edition. John Wiley & Sons, Inc. E.U.A. 600 p.

Neves-Santos, M. & C. Costa-Monteiro. 1998. **Comparison of the catch and fishing yield from an artificial reef system and neighbouring areas off Faro (Algarve, south Portugal)**. *Fisheries Research*. 39:55-65

- Nogueira, J. M. M. 2003. **Fauna Living in Colonies of *Mussismilia hispida* (Verrill) (Cnidaria: Scleractinia) in Four South-eastern Brazil Islands.** Brazilian Archives of Biology and Technology. 46(3): 421-432.
- Núñez-Lara & Arias-González. 1998. **The Relationship between Reef Fish Community Structure and Environmental Variables in the Southern Mexican Caribbean.** Journal of Fish Biology. 53(a): 209-221.
- Nyström, M. & C. Folke. 2001. **Spatial Resilience of Coral Reefs.** Ecosystems. 4: 406-417.
- Pamintuan, I.S., P.M. Alino, E.D. Gomez & R.N. Rollon. 1994. **Early Succession Patterns of Invertebrates in Artificial Reefs Establishes at Clear and Silty Areas in Boliano Pangasian, Northern Philippines.** Bulletin of Marine Science. 55(2-3): 867-877.
- Pandolfi, J.M. & D. R. Robertson. 1998. **Roles of Worms in Reef-building.** Coral Reefs. 17: 120.
- Patzner, R.A. 1999. **Habitat Utilization and Depth Distribution of Small Cryptobenthic Fishes (Blenniidae, Gobiesocidae, Gobiidae, Tripterygiidae) in Ibiza (Western Mediterranean Sea).** Environmental Biology of Fishes. 55: 207-214.
- Pearson, R.G. 1981. **Recovery and Recolonization of Coral Reefs.** Marine Ecology Progress Series. 4: 105-122.
- Petchey, O.L. & K.J. Gaston. 2002. **Functional Diversity (FD), Species Richness and Community Composition.** Ecology Letters. 5: 402-411.
- Petersen, D. & R. Tollrian. 2001. **Methods to Enhance Sexual Recruitment for Restoration of Damaged Reefs.** Bulletin of Marine Science. 69(2):989-1000.

Pereyra-Ortega, T.R. 1998. **Cangrejos Anomuros y Braquiuros (Crustacea: Decapoda) Simbiontes del Coral *Pocillopora elegans*, de Los Islotes, Baja California Sur, México.** Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 79 pp.

Pondella II, D. J., B. E. Gintert, J. R. Cobb & L. G. Allen. 2005. **Biogeography of the Nearshore Rocky-reef Fishes at the Souther and Baja California Islands.**Journal of Biogeography. 32: 187-201.

Prochazka, K. 1998. **Spatial and Trophic Partitioning in Cryptic Fish Communities of Shallow Subtidal Reefs in False Bay, South Africa.** Environmental Biology of Fishes. 51: 201-220.

Raimondi, P. T. 1988. **Rock Type Affects Settlement, Recruitment, and Zonation of the Barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbury.** Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 123(3): 253-267.

Randall, J.E., G. R. Allen & R. C. Steene. 1996. **Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea.** University of Hawai'i Press. EUA. 557 pp.

Reaser, J. K., R. Pomerance & P. O. Thomas. 2000. **Coral Bleaching and Global Climate Change: Scientific Findings and Policy Recommendations.** Conservation Biology. 14 (5): 1500-1511.

Relini, G., N. Zamboni, F. Tixi & G. Torchia. 1994. **Patterns of Sessile Macrobenthos Community Development on an Artificial Reef in the Gulf of Genoa (Northwestern Mediterranean).** Bulletin of Marine Science. 55(2-3): 745-763.

Reyes-Bonilla, H. 2001. **Effects of the 1997-98 El Niño-Southern Oscillation on Coral Communities of the Gulf of California, Mexico.** Bulletin of Marine Science. 69(1): 251-266.

Reyes-Bonilla, H. & L. E. Calderon-Aguilera. 1999. **Population Density, Distribution and Consumption Rates of Three Corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico.** *Marine Ecology*. 20(3-4): 347-353.

Rilov, G. & Y. Benayahu. 1998. **Vertical Artificial Structures as an Alternative Habitat for Coral Reef Fishes in Disturbed Environments.** *Marine Environmental Research*. 45(4-5): 431-451.

Roberts, C.M., C.J. McClean, J.E.N. Veron, J.P. Hawkins, G.R. Allen, D.E. McAllister, C.G. Mittermeier, F.W. Schueler, M. Spalding, F. Wells, C. Vynne, T.B. Werner. 2002. **Marine Biodiversity Hotspots and Conservation Priorities for Tropical Reefs.** *Science*. 295: 1280-1284.

Robertson, D.R. 1996. **Interspecific Competition Controls Abundance and Habitat Use of Territorial Caribbean Damsel Fishes.** *Ecology*. 77(3): 885-899.

Robertson, D. R. & G. A. Allen. 2002. **Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: Un Sistema de Información.** Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Panamá.

Rodríguez-Romero, J., A. F. Muhlia-Melo, F. Galván-Magaña, F. J. Gutierrez-Sánchez & V. Gracia-López. 2005. **Fish Assemblages around Espiritu Santo Island and Espiritu Santo Seamount in the Lower Gulf of California, Mexico.** *Bulletin of Marine Science*. 77(1): 33-50.

Rogers, C.S. & V.H. Garrison. 2001. **Ten Years after the Crime: Lasting Effects of Damage from a Cruise Ship Anchor on a Coral Reef in St. John, U.S. Virgin Islands.** *Bulletin of Marine Science*. 69(2): 793-803.

Sala, E., O. Aburto-Oropeza, M. Reza, G. Paredes, L.G. López-Lemus. 2004. **Fishing-down Coastal Food Webs in the Gulf of California.** *Fisheries*. 29(3): 19-25.

Samways, M.J. 2000. **A Conceptual Model of Ecosystem Restoration Triage Based on Experiences from Three Remote Oceanic Islands.** Biodiversity and Conservation. 9:1073-1083.

Santamaría-Del Ángel, E., S. Álvarez-Borrego & F. E. Muller-Karger. 1994. **Gulf of California Biogeographic Regions Based on Coastal Zone Color Scanner Imagery.** J. Geophys. Res. 99: 7411-7421.

Schwick, D.W. & D.D. Ackerly. 2005. **Limiting Similarity and Functional Diversity along Environmental Gradients.** Ecology Letters. 8: 272-281.

Sebens, K.P., S.P. Grace, B. Helmuth, E.J. Maney Jr & J.S. Miles. 1998. **Water Flow and Prey Capture by Three Scleractinian Corals, *Madracis miriabilis*, *Montastrea cavernosa* and *Porites porites* in a Field Enclosure.** Marine Biology. 131: 347-360.

Sheppard, A.L.S. 1984. **The Molluscan Fauna of Chagos (Indian Ocean) and an Analysis of its Broad Distribution Patterns.** Coral Reefs. 3: 43-50

Spieler, R.E., D.S. Gilliam & R.L. Sherman. **Artificial Substrate and Coral Reef Restoration: What Do We Need to Know to Know What We Need?.** Bulletin of Marine Science. 69(2): 1013-1030.

Spurgeon J.P.G. & U. Lindahl. 2000. **Economics of Coral Reef Restoration.** In: H.S.J. Cesar (Ed.). Collected Essays on the Economics of Coral Reefs. CORDIO, Kalmar University, Sweden. p. 125-136.

Svane, I. & J. K. Petersen. 2001. **On the Problems of Epibioses, Fouling and Artificial Reefs, a Review.** Marine Ecology. 22(3): 169-188.

Syms, C. & G. Jones. 2000. **Disturbance, Habitat Structure, and the Dynamics of a Coral-Reef Fish Community.** Ecology. 81(10): 2714-2729.

- Taniguchi, H. & M. Tokeshi. 2004. **Effect of Habitat Complexity on Benthic Assemblages in a Variable Environment.** 49: 1164-1178.
- Thomson, D., & M. R. Gilligan. 1983. **The Rocky-shore Fishes.** In: "Island Biogeography in the Sea of Cortez" Case, T. J. & M. L. Cody (Ed). pp. 98-129. Univ. of California Press.
- Vaïtilingon D., R. Rasolofonirina & M. Jangoux. 2003. **Feeding Preferences, Seasonal Gut Repletion Indices, and Diel Feeding Patterns of the Sea Urchin *Tripneustes gratilla* (Echinodermata: Echinoidea) on a Coastal Habitat off Toliara (Madagascar).** Marine Biology. 143: 451-458.
- Viesca-Lobatón, C. 2003. **Cambios Temporales en la Estructura de la Comunidad de Peces de Arrecifes Rocosos en la Parte Sur-occidental del Golfo de California.** Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 75 pp.
- Zuschin, M., J. Hohenegger & F.F. Steininger. 2001. **Molluscan Assemblages on Coral Reefs and Associated Hard Substrata in the Northern Red Sea.** Coral Reefs, 20:107-116.

## ANEXOS

Anexo 1. Tabla del valor global y por sitio del índice de variación para las 31 especies de peces más importantes según el mismo índice.

Especie	Orden Global	Punta Diablo	El Portugués	San Gabriel	Sn. Lorenzo		
					Módulos	Secundaria	Testigo
<i>Stegastes rectifraenum</i>	0.0062	0.0242	0.0309	0.0194	0.0463	0.0348	0.0263
<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	0.0090	0.0415	0.0352	0.0517	0.0545	0.0331	0.0390
<i>Canthigaster punctatissima</i>	0.0110	0.0265	0.0461	0.0317	0.0529	0.0387	0.0754
<i>Thalassoma lucasanum</i>	0.0116	0.0273	0.0251	0.0572	0.0642	0.1022	0.0429
<i>Diodon holocanthus</i>	0.0127	0.0612	0.0807	0.0722	0.1029	0.0441	0.0712
<i>Holacanthus passer</i>	0.0145	0.0539	0.0501	0.0468	0.0407	0.0395	0.1170
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0.0162	0.0692	0.0804	0.1149	0.0556	0.0837	0.1042
<i>Cephalopholis panamensis</i>	0.0165	0.0847	0.1325	0.0940	0.0976	0.0663	0.0597
<i>Coryphopterus urosphilus</i>	0.0167	0.0493	0.0606	0.0400	0.1958	0.0738	0.2582
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0.0170	0.0923	0.0808	0.0548	0.0658	0.1022	0.0445
<i>Serranus psittacinus</i>	0.0177	0.0738	0.1109	0.1026	0.0473	0.0892	
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	0.0178	0.1813	0.2582	0.0851	0.0514	0.0733	0.0952
<i>Abudefduf troschelii</i>	0.0187	0.0791	0.1564	0.0472	0.1622	0.1424	0.1123
<i>Fistularia commersonii</i>	0.0188	0.1032	0.1759	0.1144	0.0835	0.1080	0.1054
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0.0188	0.0757	0.1380	0.1869	0.0650	0.0750	
<i>Chromis atrilobata</i>	0.0197	0.1345	0.1064	0.1291	0.1747	0.0858	0.0790
<i>Epinephelus labriformis</i>	0.0200	0.1708	0.1280		0.0865	0.1132	0.0614
<i>Acanthemblemaria crockeri</i>	0.0208	0.0526	0.1201	0.0887	0.1609	0.2673	
<i>Stegastes flavilatus</i>	0.0233	0.1720	0.0914	0.1296	0.0536	0.1357	0.1869
<i>Gymnothorax castaneus</i>	0.0260		0.2582	0.0987	0.2774	0.0810	0.1633
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0.0269		0.0840	0.1380	0.1030	0.1419	
<i>Crocodilichthys gracilis</i>	0.0278	0.0644	0.1628	0.1461	0.1739		0.2582
<i>Myripristis leiognathus</i>	0.0288		0.2582	0.1058		0.1022	0.1110
<i>Mulloidichthys dentatus</i>	0.0337	0.1384	0.1869	0.1692	0.1700	0.0897	0.2582
<i>Elacatinus punctulatus</i>	0.0341	0.0936	0.1759	0.0673	0.2423	0.1816	
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0.0344			0.1201	0.0813	0.1117	0.1308
<i>Labrisomus xanti</i>	0.0353		0.0800		0.1878		
<i>Microspathodon dorsalis</i>	0.0354	0.1198	0.2582	0.0892		0.2673	0.2582
<i>Halichoeres dispilus</i>	0.0377	0.2237	0.0799			0.2064	
<i>Thalassoma grammaticum</i>	0.0383	0.2145	0.0586	0.0515	0.0543	0.0520	0.0469
<i>Alphesthes immaculatus</i>	0.0447	0.1113	0.1869	0.0791	0.0925	0.1388	0.0575

Anexo 2. Tabla del orden global y por sitio que tienen las 31 especies de peces más importantes según el índice de variación

Especie	Orden Global	Punta Diablo	El Portugués	San Gabriel	Sn. Lorenzo		
					Módulos	Secundaria	Testigo
<i>Stegastes rectifraenum</i>	1	1	2	1	2	2	1
<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	2	4	3	7	8	1	2
<i>Canthigaster punctatissima</i>	3	2	4	2	5	3	10
<i>Thalassoma lucasanum</i>	4	3	1	9	10	18	3
<i>Diodon holocanthus</i>	5	8	11	11	20	5	9
<i>Holacanthus passer</i>	6	7	5	4	1	4	17
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	7	10	10	26	9	12	13
<i>Cephalopholis panamensis</i>	8	14	22	17	19	7	7
<i>Coryphopterus urospilus</i>	9	5	7	3	46	9	30
<i>Bodianus diplotaenia</i>	10	15	12	8	12	19	4
<i>Serranus psittacinus</i>	11	11	18	20	3	14	97
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	12	37	63	13	4	8	12
<i>Abudefduf troschelii</i>	13	13	27	5	35	33	16
<i>Fistularia commersonii</i>	14	19	31	25	14	20	14
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	15	12	23	55	11	10	89
<i>Chromis atrilobata</i>	16	25	17	30	39	13	11
<i>Epinephelus labriformis</i>	17	32	21	79	15	23	8
<i>Acanthemblemaria crockeri</i>	18	6	20	14	31	46	46
<i>Stegastes flavilatus</i>	20	35	15	31	6	28	26
<i>Gymnothorax castaneus</i>	22	73	50	18	52	11	22
<i>Halichoeres nicholsi</i>	23	79	14	34	21	31	72
<i>Crocodilichthys gracilis</i>	25	9	29	38	38	71	31
<i>Myripristis leiognathus</i>	26	89	54	21	88	17	15
<i>Mulloidichthys dentatus</i>	33	27	38	46	37	15	37
<i>Elacatinus punctulatus</i>	34	17	30	10	49	36	61
<i>Lutjanus argentiventris</i>	36	83	86	28	13	21	18
<i>Labrisomus xanti</i>	37	82	9	86	43	84	77
<i>Microspathodon dorsalis</i>	38	22	52	15	86	55	35
<i>Halichoeres dispilus</i>	42	42	8	84	76	45	71
<i>Thalassoma grammacum</i>	44	41	6	6	7	6	5
<i>Alphestes immaculatus</i>	53	21	36	12	17	29	6



Anexo 3. Tabla del valor global y por sitio del índice de variación para las 27 especies de invertebrados más importantes según el mismo índice.

Especie	Orden Global	Punta Diablo	El Portugués	San Gabriel	Módulos	Sn. Lorenzo Secundaria	Testigo
<i>Trapezia ferruginea</i>	0.009	0.048	0.075	0.031	0.048	0.063	0.052
<i>Alpheus lottini</i>	0.011	0.042	0.067	0.041	0.053	0.058	0.061
<i>Harpiliopsis spinigera</i>	0.012	0.054	0.093	0.045	0.082	0.119	0.047
<i>Harpiliopsis depressus</i>	0.012	0.072	0.080	0.053	0.074	0.093	0.060
<i>Eucidaris thouarsii</i>	0.013	0.067	0.076	0.049	0.146	0.067	0.034
<i>Phataria unifascialis</i>	0.014	0.067	0.090	0.069	0.047	0.077	0.115
<i>Pharia pyramidata</i>	0.014	0.075	0.181	0.059	0.125	0.063	0.068
<i>Spirobranchius giganteus</i>	0.016	0.071	0.082	0.064	0.078	0.140	0.125
<i>Turritellidae</i>	0.017	0.089	0.059	0.063	0.099	0.073	0.057
<i>Tripneustes depressus</i>	0.018	0.053	0.079	0.050			
<i>Diadema mexicana</i>	0.018	0.066	0.116	0.081	0.083	0.089	0.092
<i>Calcinus californiensis</i>	0.019	0.075	0.092	0.068		0.134	0.120
<i>Stenorhynchus debilis</i>	0.019	0.106	0.250	0.171	0.067	0.101	0.089
<i>Pinctada mazatlanica</i>	0.019	0.072	0.091	0.086	0.200	0.171	0.250
<i>Echinometra vanbrunti</i>	0.021	0.203		0.094	0.101	0.082	0.051
<i>Neaxius vivesi</i>	0.022	0.144	0.069	0.109	0.277	0.114	0.250
<i>Toxopneustes roseus</i>	0.023	0.134		0.067		0.071	0.181
<i>Ophioderma panamense</i>	0.025	0.181	0.151	0.186		0.161	0.051
<i>Porites panamensis</i>	0.026	0.071	0.107	0.054			
<i>Sabellidae</i>	0.026	0.123	0.068	0.088		0.194	0.250
<i>Ophiocoma alexandrii</i>	0.028			0.181	0.277	0.100	0.086
<i>Quoyula madreporarum</i>	0.030	0.116	0.134	0.112	0.188	0.175	0.250
<i>Tamja abdere</i>	0.032			0.250	0.109	0.115	0.171
<i>Aglophenia dieguensis</i>	0.039	0.250	0.096	0.084	0.277		
<i>Arbacia incisa</i>	0.039	0.168		0.153		0.162	0.116
<i>Petrolisthes glasselli</i>	0.040	0.134		0.189			0.096
<i>Heteractea lunata</i>	0.040	0.250			0.111		0.250

Anexo 4. Tabla del orden global y por sitio que tienen las 27 especies de invertebrados más importantes según el índice de variación

Especie	Orden Global	Punta Diablo	El Portugués	San Gabriel	Módulos	Sn. Lorenzo Secundaria	Testigo
<i>Trapezia ferruginea</i>	1	2	5	1	2	3	5
<i>Alpheus lottini</i>	2	1	2	2	3	1	8
<i>Harpiliopsis spinigera</i>	3	4	13	3	7	15	2
<i>Harpiliopsis depressus</i>	4	11	8	6	5	10	7
<i>Eucidaris thouarsii</i>	5	6	6	4	14	4	1
<i>Phataria unifascialis</i>	6	7	10	13	1	7	14
<i>Pharia pyramidata</i>	7	13	23	8	13	2	9
<i>Spirobranchius giganteus</i>	8	8	9	10	6	18	17
<i>Turritellidae</i>	9	14	1	9	9	6	6
<i>Tripneustes depressus</i>	10	3	7	5	27	47	55
<i>Diadema mexicana</i>	11	5	16	14	8	9	12
<i>Calcinus californiensis</i>	12	12	12	12	30	16	16
<i>Stenorhynchus debilis</i>	13	15	25	29	4	12	11
<i>Pinctada mazatlanica</i>	14	10	11	16	17	21	26
<i>Echinometra vanbrunti</i>	15	30	43	18	10	8	3
<i>Neaxius vivesi</i>	16	22	4	20	20	13	24
<i>Toxopneustes roseus</i>	17	20	35	11	29	5	22
<i>Ophioderma panamense</i>	18	27	20	35	43	19	4
<i>Porites panamensis</i>	19	9	15	7	28	48	56
<i>Sabellidae</i>	20	18	3	17	31	27	28
<i>Ophiocoma alexandrii</i>	21	44	53	34	22	11	10
<i>Quoyula madreporarum</i>	22	16	17	21	15	22	27
<i>Tamja abdere</i>	23	45	54	45	11	14	19
<i>Aglophenia dieguensis</i>	24	31	14	15	19	41	51
<i>Arbacia incisa</i>	25	24	38	28	38	20	15
<i>Petrolisthes glasselli</i>	26	19	34	36	44	58	13
<i>Heteractea lunata</i>	27	32	44	62	12	38	32

Anexo 5. Tabal de las especies exclusivas para los tres sitios testigo (El Portugués, Punta Diablo y San Gabriel) o para los sitios de San Lorenzo (Módulos, Secundaria y Testigo).

<b>Sitios Testigo</b>	<b>Sitios de San Lorenzo</b>
<i>Acanthemblemaria macrospilus</i>	<i>Acanthemblemaria balanorum</i>
<i>Caranx caballus</i>	<i>Haemulon flaviguttatum</i>
<i>Caranx sexfasciatus</i>	<i>Pseudobalistes naufragium</i>
<i>Chriolepis zebra</i>	<i>Stegastes acapulcoensis</i>
<i>Coralliozetus rosenblatti</i>	
<i>Elacatinus digueti</i>	
<i>Enchelycore octaviana</i>	
<i>Enneanectes carminalis</i>	
<i>Exerpes asper</i>	
<i>Girella simplicidens</i>	
<i>Halicoeres notospilus</i>	
<i>Kyphosus elegans</i>	
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	
<i>Lythrypnus dalli</i>	
<i>Malacoctenus margaritae</i>	
<i>Mugil cephalus</i>	
<i>Oligoplites refulgens</i>	
<i>Sphoeroides lobatus</i>	
<i>Synodus lacertinus</i>	
<i>Urobatis concentricus</i>	

Anexo 6. Tabla de las especies que fueron registradas en solo un sitio.

<b>Punta Diablo</b>	<b>El Portugués</b>	<b>San Gabriel</b>
<i>Caranx caballus</i>	<i>Caranx sexfasciatus</i>	<i>Acanthemblemaria macrospilus</i>
<i>Coralliozetus rosenblatti</i>	<i>Exerpes asper</i>	<i>Chriolepis zebra</i>
<i>Enneanectes carminalis</i>	<i>Halicoeres notospilus</i>	<i>Elacatinus digueti</i>
<i>Malacoctenus margaritae</i>	<i>Sphoeroides lobatus</i>	<i>Enchelycore octaviana</i>
<i>Oligoplites refulgens</i>	<i>Synodus lacertinus</i>	<i>Girella simplicidens</i>
	<i>Urobatis concentricus</i>	<i>Kyphosus elegans</i>
		<i>Lutjanus novemfasciatus</i>
		<i>Lythrypnus dalli</i>
		<i>Mugil cephalus</i>

<b>Sn Lorenzo Módulos</b>	<b>Sn Lorenzo Secundaria</b>	<b>Sn Lorenzo Testigo</b>
<i>Acanthemblemaria balanorum</i>	<i>Pseudobalistes naufragium</i>	<i>Stegastes acapulcoensis</i>
<i>Haemulon flaviguttatum</i>		

Anexo 7. Tabla que muestra los sitios en donde las medias de las densidades de las especies de peces más importantes según el criterio del índice de variación fueron significativamente mayores (casillas sombreadas). La p indica la probabilidad para una prueba post Hoc de Tuckey para diferentes tamaños de muestra ( $p < 0.001$ ; g. l. = 87).

ESPECIE		Punta Diablo	El Portugués	San Gabriel	Módulos	Sn. Lorenzo Secundaria	Testigo
<i>Abudefduf troschelli</i>	Media	0.518	0.149	1.075	0.056	0.091	0.164
	p	0.019	0.000		0.000	0.000	0.000
<i>Acanthemblemaria crockeri</i>	Media	0.141	0.033	0.113	0.038	0.002	0.000
	p		0.010	0.948	0.030	0.001	0.000
<i>Alphestes immaculatus</i>	Media	0.006	0.001	0.007	0.008	0.213	0.044
	p	0.017	0.014	0.018	0.026		0.087
<i>Bodianus diplotaenia</i>	Media	0.007	0.016	0.023	0.013	0.039	0.012
	p	0.014	0.162	0.517	0.106		0.062
<i>Canthigaster punctatissima</i>	Media	0.202	0.093	0.266	0.077	0.048	0.010
	p	0.178	0.000		0.000	0.000	0.000
<i>Cephalopholis panamensis</i>	Media	0.008	0.004	0.008	0.005	0.024	0.007
	p	0.009	0.001	0.013	0.002		0.013
<i>Cirrhithichthys oxycephalus</i>	Media	0.084	0.849	0.230	0.354	0.525	0.539
	p	0.001		0.009	0.106	0.484	0.494
<i>Coryphopterus urospilus</i>	Media	0.140	0.078	0.457	0.026	0.071	0.001
	p	0.000	0.000		0.000	0.000	0.000
<i>Crocodilichthys gracilis</i>	Media	0.159	0.017	0.046	0.009	0.000	0.001
	p		0.000	0.001	0.000	0.000	0.000
<i>Diodon holocanthus</i>	Media	0.021	0.030	0.019	0.007	0.047	0.017
	p	0.064	0.282	0.021	0.001		0.011
<i>Elacatinus punctulatus</i>	Media	0.172	0.004	0.051	0.012	0.002	0.000
	p		0.001	0.029	0.003	0.001	0.001
<i>Epinephelus labriformis</i>	Media	0.001	0.003	0.000	0.003	0.005	0.008
	p	0.014	0.287	0.002	0.526	0.786	
<i>Gymnothorax castaneus</i>	Media	0.000	0.000	0.007	0.001	0.006	0.002
	p	0.014	0.033		0.065	0.999	0.272
<i>Halichoeres dispilus</i>	Media	0.013	0.029	0.000	0.000	0.004	0.000
	p	0.421		0.015	0.030	0.060	0.015
<i>Halichoeres nicholsi</i>	Media	0.000	0.005	0.001	0.009	0.001	0.000
	p	0.421		0.015	0.030	0.060	0.015
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	Media	0.001	0.001	0.006	0.015	0.019	0.006
	p	0.004	0.720	0.050		0.060	0.004
<i>Labrisomus xanti</i>	Media	0.000	0.014	0.000	0.004	0.000	0.000
	p	0.000		0.000	0.015	0.000	0.000
<i>Microspathodon dorsalis</i>	Media	0.003	0.000	0.024	0.000	0.001	0.002
	p	0.001	0.000		0.000	0.001	0.000
<i>Myripristis leiognathus</i>	Media	0.000	0.000	0.022	0.000	0.052	0.020
	p	0.003	0.004	0.244	0.005		0.183
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	Media	0.008	0.011	0.018	0.027	0.011	0.004
	p	0.068	0.163	0.708		0.134	0.007
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	Media	0.007	0.001	0.001	0.007	0.010	0.000
	p	0.777	0.008	0.003	0.840		0.001
<i>Serranus psittacinus</i>	Media	0.014	0.008	0.007	0.037	0.034	0.000
	p	0.056	0.005	0.006		0.992	0.000
<i>Stegastes flavilatus</i>	Media	0.002	0.003	0.008	0.044	0.005	0.001
	p	0.000	0.000	0.000		0.000	0.000
<i>Stegastes rectifraenum</i>	Media	0.540	0.848	0.775	0.203	0.805	0.599
	p	0.039		0.981	0.000	0.998	0.155

Anexo 8. Tabla que muestra los sitios en donde las medias de las abundancias de las especies de invertebrados más importantes según el criterio del índice de variación fueron significativamente mayores (casillas sombreadas). La p indica la probabilidad para una prueba post Hoc de Tuckey para diferentes tamaños de muestra ( $p < 0.001$  y  $< 0.05$ ; g. l.= 87).

ESPECIE		Punta Diablo	El Portugués	San Gabriel	Módulos	Sn. Lorenzo Secundaria	Testigo
<i>Alpheus lottini</i>	Media	1.250	0.775	1.625	1.846	0.700	2.838
	p	0.027	0.001	0.167	0.490	0.001	
<i>Calcinus californiensis</i>	Media	0.550	0.425	0.625	0.000	0.150	0.063
	p	0.998	0.860	0.021	0.081	0.021	
<i>Echinometra vanbrunti</i>	Media	0.063	0.000	0.200	0.077	0.188	1.000
	p	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
<i>Eucidaris thourarii</i>	Media	0.575	0.400	1.313	0.046	0.688	2.300
	p	0.000	0.000	0.010	0.000	0.000	
<i>Harpiliopsis depressus</i>	Media	1.863	1.338	1.600	2.523	0.513	2.563
	p	0.901	0.452	0.704	1.000	0.034	
<i>Harpiliopsis spinigera</i>	Media	1.975	0.588	1.713	1.046	0.213	1.600
	p	0.014	0.988	0.329	0.001	0.942	
<i>Heteractea lunata</i>	Media	0.025	0.000	0.000	0.108	0.000	0.013
	p	0.059	0.005	0.005	0.005	0.018	
<i>Neaxius vivesi</i>	Media	0.050	0.388	0.125	0.015	0.138	0.038
	p	0.002	0.030	0.002	0.045	0.001	
<i>Ophiocoma alexandrii</i>	Media	0.000	0.000	0.038	0.031	0.400	0.475
	p	0.010	0.010	0.022	0.046	0.994	
<i>Ophioderma panamense</i>	Media	0.038	0.100	0.125	0.000	0.400	1.275
	p	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	
<i>Pharia pyramidata</i>	Media	0.238	0.038	0.300	0.108	0.213	0.200
	p	0.969	0.016	0.253	0.878	0.804	
<i>Quoyula madreporarum</i>	Media	0.088	0.038	0.263	0.031	0.063	0.025
	p	0.260	0.068	0.109	0.140	0.045	
Sabellidae	Media	0.363	5.338	1.950	0.000	0.113	0.013
	p	0.000	0.007	0.000	0.000	0.000	
<i>Spirobranchius giganteus</i>	Media	1.550	3.813	5.450	2.723	1.050	0.750
	p	0.030	0.781	0.374	0.009	0.004	
<i>Stenorhynchus debilis</i>	Media	0.363	0.050	0.025	0.800	0.275	0.388
	p	0.189	0.002	0.001	0.066	0.245	
<i>Tamja abdere</i>	Media	0.000	0.000	0.013	0.246	0.188	0.025
	p	0.023	0.023	0.037	0.973	0.056	
<i>Toxopneustes roseus</i>	Media	0.075	0.000	0.225	0.000	0.438	0.038
	p	0.001	0.000	0.143	0.000	0.000	
<i>Tripneustes depressus</i>	Media	1.038	0.350	0.813	0.000	0.000	0.000
	p	0.002	0.785	0.000	0.000	0.000	
Turritellidae	Media	1.575	3.500	6.613	0.892	0.763	0.975
	p	0.001	0.090	0.000	0.000	0.000	