



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
DEPARTAMENTO DE PESQUERÍAS Y BIOLOGÍA MARINA



**RELACIÓN ENTRE
LA DISTRIBUCIÓN Y LA DIVERSIDAD
CON RESPECTO AL HÁBITAT, DE LA
ICTIOFAUNA ARRECIFAL DE LOS
ISLOTES, B.C.S., MÉXICO**

CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE CIENCIAS MARINAS
BIBLIOTECA
I.P.N.
DONATIVO

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA:

B.M. MARCO OCTAVIO ABURTO OROPEZA

DIRECTOR: M. en C. EDUARDO F. BALART PÁEZ
CO-DIRECTOR: M. en C. LEONARDO ANDRÉS CÁRDENAS

INDICE

Glosario	ii
Lista de Tablas	iv
Lista de Figuras	iv
Resumen	vi
Abstract	vii
1. Introducción	1
1.1 Antecedentes	2
1.2 Planteamiento del Problema	4
1.3 Justificación	5
1.4 Objetivo General y Objetivos específicos	6
2. Area de Estudio	
2.1 Zonación	7
3. Metodología	
3.1 Estrategia de Muestreo	
3.1.1 Variables descriptoras del hábitat	11
3.1.2 Muestreo para la riqueza y abundancia de especies	13
3.2 Análisis de los datos	14
3.2.1 Estudio descriptivo	14
3.2.2 Estandarización de datos	15
3.2.3 Estacionalidad	15
3.2.4 Comunidad de peces y variables descriptoras del hábitat	16
3.2.5 Riqueza específica y abundancia	17
3.2.6 Preferencias de distribución de las especies (traslape de nicho)	17
4. Resultados	
4.1 Estructura del hábitat	19
4.2 Caracterización de la comunidad arrecifal	24
4.3 Estacionalidad	24
4.3.1 Similitud de las zonas por especies y abundancia	28
4.4 Relación hábitat - biota	30
4.5 Riqueza específica y abundancia	
4.5.1 Índice de importancia relativa	30
4.5.2 Similitud entre zonas	38
4.6 Preferencias por el hábitat	
4.6.1 Amplitud de Hábitat	39
4.6.2 Traslape de nicho	43
5. Discusión	
5.1 Hábitat y peces	47
5.2 Variables alternativas	51
5.3 Influencia diferencial	55
5.4 Repartición de recursos	57
6. Conclusiones	61
7. Sugerencias	62

GLOSARIO

Alopatría.- Aislamiento de dos especies, una de la otra; las especies alopátricas no se presentan en el mismo hábitat. La especiación alopátrica comienza con la separación geográfica de poblaciones.

Biocenosis.- Comunidad de organismos de un mismo grupo taxonómico que viven en la misma área.

Biogeografía.- El estudio de la distribución geográfica de los organismos.

Co-evolución.- Evolución en dos o más especies interactuantes, en las cuales los cambios evolutivos de cada especie influye en la evolución de las otras especies.

Competencia.- La demanda de más de un organismo por el mismo recurso del medio ambiente. El uso o defensa de un recurso por un individuo que reduce la disponibilidad del recurso para otros organismos.

Comunidad.- Todos los organismos que viven en un hábitat determinado e interactúan unos con otros como parte de la red alimenticia o a través de varias influencias del medio físico.

Depredación.- Relación por virtud de la cual una especie afecta adversamente a otra, manteniendo su sobrevivencia con esto.

Determinístico.- Procesos y patrones que son predecibles por antecedentes.

Dispersión.- Movimiento de organismos lejos del lugar de nacimiento.

Diversidad específica.- Número y variedad de especies registradas en una determinada área o región.

Escala.- Tamaño del área o volumen de referencia a la hora de medir los componentes estructurales de un hábitat, comunidad, etc.

Estocástico.- Procesos y patrones resultados de la influencia de una o más variables aleatorias; por lo tanto son azarosos y probabilísticos.

Estructura del hábitat.- Disposición espacial de los objetos (vivos e inanimados) en el entorno, de tal modo que se establece una interacción funcional entre el hábitat y el organismo u organismos de interés.

Exclusión competitiva.- La extinción de una especie por otra especie en la misma área a través de la competencia.

Grupos tróficos.- Serie sucesiva de organismos a través de los cuales se transfiere energía.

Hábitat.- Residencia natural de una especie animal o vegetal; zona física en la cual vive y se reproduce. El espacio utilizado por un organismo en conjunto con otros organismos con los cuales coexiste y los elementos climáticos que lo afectan.

Larva.- El estadio de desarrollo de una especie entre el embrión y el juvenil, que incluye los periodos de preflexión, flexión y postflexión del notocordio.

Metapoblación.- Grupo particular de poblaciones aisladas pertenecientes a la misma especie. Las diferentes poblaciones son aptas de intercambiar individuos y recolonizar sitios en los cuales la especie recientemente se ha extinto.

Nicho.- El papel o lugar de un organismo después de adaptarse a todos los factores bióticos y abióticos de su medio ambiente.

Ontogenia.- Ciclo de vida de un organismo.

Población.- Grupo de individuos de una especie dada que habitan una zona geográfica específica.

Recurso.- Substancia o lugar requerido por un organismo para su crecimiento, mantenimiento y reproducción.

Riqueza específica.- Número de especies dentro de una región. Término comúnmente utilizado como medida de diversidad específica, pero técnicamente solamente es un aspecto de diversidad.

Territorialidad.- Tipo de conducta en el cual un organismo mantiene un territorio propio, defendiéndolo contra la intrusión de otros.

Traslape de nicho.- El uso de recursos u otra variable ambiental por dos especies. El traslape no se encuentra relacionado directamente a la competencia.

Repartición de recursos.- Es la subdivisión de un recurso entre organismos coexistentes; se asume que esta relacionado a la competencia.

Red alimenticia.- Representación abstracta de los flujos de energía entre poblaciones en la comunidad.

Simpatría.- La coexistencia de dos especies en el mismo hábitat.

LISTA DE TABLAS

Tabla I.- Variables descriptoras del hábitat. Valores máximos, medios y mínimos en cada zona de Los Islotes.	21
Tabla II.- Análisis de varianza del número de especies (A) e individuos (B) presentes en las seis zonas y las cuatro épocas del año.	28
Tabla III.- Coeficiente de correlación entre las variables descriptoras del hábitat y el número de especies, abundancia y el índice de diversidad de Shannon-Wiener. Análisis al 95% de confiabilidad; * = valores menores al 0.600 de correlación; el signo denota la dirección de relación.	31
Tabla IV.- Amplitud de hábitat para cada especie en la temporada cálida (verano-otoño) y fría (invierno-primavera).	42

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de Estudio, Los Islotes (24°35' N, 110°25' W). A) Posición dentro de la Bahía de La Paz; B) Esquema de la isla en vista superior, con las zonas en las que fue dividida; C) Foto aérea norte-sur, mostrando las zonas II, III y IV; D) Foto aérea este-oeste, mostrando las zonas I, II y VI.	9
Figura 2. Fluctuación de la temperatura en Los Islotes durante 1993, 1994 y 1995 (Datos de 1993 tomados de Arreola, 1997).	10
Figura 3. Representación gráfica de la forma en que fueron colocados los cuadrantes, en cada una de las zonas en que fueron divididos Los Islotes.	12
Figura 4. Profundidad media ($\pm$ error estándar), registrada en cada una de las zonas.	19
Figura 5. Valor medio ($\pm$ error estándar) de los índices de rugosidad, diversidad horizontal y rocosidad. Rugosidad basada en la distancia real y los 2.5 m del cuadrante; diversidad horizontal basada en la cobertura de roca, arena y coral; rocosidad basada en los cuatro intervalos de rocas.	22
Figura 6. Valores medios de cada intervalo de rocas en cada una de las zonas. Grupo A = <30 cm; Grupo B = 30cm - 1m; Grupo C = 1m - 3m; Grupo D =>3m.	23
Figura 7. Valores medios del porcentaje de cobertura de los distintos tipos de fondo: Roca, Arena y Coral.	23

Figura 8. Análisis mensual y estacional. Variación temporal del número de especies, índice de Margalef, índice de Shannon-Wiener e índice de equitatividad.	26
Figura 9. Variación mensual y estacional del número de individuos.	27
Figura 10. Variación estacional del número de especies e individuos, para cada zona de Los Islotes.	29
Figura 11. Índice de importancia relativa. A) Grupos formados a partir del IIR y la frecuencia de ocurrencia; B) Proporción de los grupos en cada una de las zonas de Los Islotes.	32
Figura 12. Representación gráfica de la importancia de cada especie para cada zona de Los Islotes. El orden de las especies de acuerdo con su abundancia relativa y su frecuencia de aparición, conjuntando todos los datos del periodo de estudio.	35-37
Figura 13. K - Dominancia. Abundancia acumulada de las 74 especies registradas con respecto al número de orden que ocupa cada una de ellas.	38
Figura 14. Grado de similitud entre las distintas zonas, respecto al número de especies y su abundancia; los datos estan analizados en todo el periodo de muestreo (general), así como por temporadas (cálida = verano y otoño; fría = invierno y primavera).	40
Figura 15. Traslape de Nicho. Grupos formados de acuerdo con las preferencias de distribución de las especies en la temporada cálida.	46
Figura 16. Traslape de Nicho. Grupos formados de acuerdo con las preferencias de distribución de las especies en la temporada fría.	46

RESUMEN

Con la finalidad de establecer la relación entre la estructura del hábitat y la distribución y la diversidad de peces de arrecife, se llevaron a cabo muestreos en una pequeña isla (Los Islotes) ubicada al norte de la Bahía de La Paz, B.C.S., México durante el periodo de 1994 y 1995. La localidad fue dividida en seis zonas, en las cuales se midieron algunos descriptores del hábitat como: profundidad, rugosidad, número de rocas de distintos tamaños y el porcentaje de cobertura de distintos tipos de biocenosis. Además, se realizaron transectos de 10 minutos en dos niveles de profundidad (6 y 12 m), para contar el número de especies y la abundancia relativa de las mismas por zona. Al nivel de comunidad, se estableció que de forma general existen diferencias significativas tanto en los meses del estudio como por cada una de las zonas; se destaca una marcada estacionalidad de los datos: una temporada cálida que incluye el verano y el otoño, y una temporada fría que corresponde a los datos de invierno y primavera. El número de especies fue diferente tanto por zona como por estaciones del año; mientras que el número de individuos fue distinto por zona pero no por estación. Ninguno de los descriptores del hábitat mantuvo una correlación en todas las estaciones con el número de especies, la abundancia, ni con la diversidad. Al nivel de especies, se establecieron cuatro grupos importantes: frecuentes y abundantes, frecuentes con abundancias moderadas, comunes con abundancias moderadas y raras con registros puntuales. Estos grupos se mantienen con una proporción similar en todas las zonas; asimismo, la importancia relativa de cada especie por zona, no tiene cambios muy marcados. Utilizando un índice de traslape de nicho, se determinó que las especies tienen valores elevados de amplitud de hábitat y sus preferencias de distribución cambian con respecto a la temporalidad. Se concluye a esta escala espacial, que la segregación de especies en distintos hábitats es poco pronunciada, aunque la abundancia relativa de las mismas es diferente. Se resalta la importancia de distintas variables en el arreglo de las comunidades de peces y se sugiere la necesidad de realizar estudios cuantitativos de densidad y tallas de las especies, así como, de los estudios enfocados a los procesos de reclutamiento de los arrecifes.

ABSTRACT

In order to determine the relationship between habitat structure, distribution and diversity of reef fishes, several surveys were carried out from 1994 to 1995 at a small island called Los Islotes, located north of the Bahía de La Paz, B.C.S., México. The study site was divided in six zones, and the following physical parameters were determined for the substrate of each zone: depth, rugosity, number of rocks and their size, and the cover percentage by several types of biocoenosis. Also, 10 minute transects were done in each zone on two depth levels (6 y 12 m) in order to count the number of species and their relative abundance. Viewed from a community's perspective, there are significant differences in both months and zones; two seasons were determined: a warm season, which includes summer and autumn data, and a cold season which includes winter and spring data. The number of species was different between zones and seasons; while the number of individuals was different only among zones. Correlation analysis showed no constant relationship between physical parameters and some of the reef fish community parameters (the number of species, the number of fish and diversity). Viewed from a species' perspective, four main groups were identified based on sightings frequency and abundance of species. These groups had the same proportion in each zone; likewise, relative importance of each species wasn't quite different. The niche overlap analysis showed that species have high values of niche breadth and their distribution preferences change according to the season. Habitat segregation of species is slightly different, although the relative abundance of each one may change depending on habitat types. Evidence of the importance of several variables in the reef fishes communities assemblage are herein provided, suggesting that it is essential to perform quantitative studies about densities and size structure of species, as well as studies on settlement and recruitment processes at these reefs.

1. INTRODUCCION

Los arrecifes que se presentan dentro del Golfo de California son de tipo rocoso, con excepción del arrecife coralino de Cabo Pulmo (Brusca y Thompson, 1975). Estos arrecifes presentan características topográficas y batimétricas que conllevan a que exista una gran variedad de hábitats para peces y otros animales marinos (Thomson *et al.*, 1979). En la Bahía de La Paz se han reportado 522 especies ícticas (Abitia-Cárdenas *et al.*, 1994; Balart *et al.*, 1995) de las cuales 186 corresponden a peces arrecifales; este número representa el 68.6% de las especies mencionadas por Thomson *et al.* (1979), para el Golfo de California.

No obstante esta gran riqueza específica, hasta la fecha se conoce poco sobre la estructura de la comunidad íctica presente en los arrecifes de la Bahía de La Paz. Es importante señalar la carencia de información acerca de los factores que determinan la distribución y la abundancia de las especies ícticas, que se presentan dentro de los sistemas arrecifales de este tipo.

El escaso conocimiento en este campo (al menos en México) se debe, en parte, a la falta de interés en el estudio de la fauna arrecifal. En México, son contados los trabajos sobre la biodiversidad de la ictiofauna arrecifal del Océano Pacífico, de los cuales, la mayoría han sido realizados por investigadores extranjeros. Esto ha propiciado que no existan grupos de trabajo enfocados al estudio de esta fauna, a pesar de que la diversidad y la abundancia de la misma puede, ser comparable a la de varias localidades del Indopacífico, Hawai y el Caribe. Por otra parte, la complejidad de la estructura comunitaria, asociada a los ciclos de vida con alguna o varias fases vinculadas al sustrato (Leis, 1991), ya sea con propósitos de alimentación, protección y reproducción (Thomson *et al.*, 1979), no ha alentado su estudio. De hecho, también el comportamiento y la ontogenia de las especies influyen en la forma de agruparse en los arrecifes (Reese, 1991).

La competencia que se establece entre especies complica el estudio, ya que es determinante en la estructura de las comunidades (Hixon, 1980; Crowder, 1990), y afecta algunas de las características de las poblaciones de peces. Existen registros que sustentan la tesis que la competencia puede alterar los patrones de distribución de las especies dentro de los hábitats (Robertson y Gaines, 1986; Clarke, 1989). Cuando se intensifica la competencia interespecífica, se evidencian los efectos en los intervalos de crecimiento de los organismos y en las densidades poblacionales de las especies, afectando la estructura de la comunidad (Sale, 1991). La abundancia de ciertas especies puede presentar diferencias significativas incluso en arrecifes no muy lejanos (Williams, 1986).

Dentro de todos los tipos de competencia, la que se establece por el sustrato es un de los principales factores que afecta la distribución y abundancia de las especies (Margalef, 1991), particularmente cuando este espacio es defendido por los organismos (Draud *et al.*, 1990; Sale, 1991), como sucede con ciertas especies de peces de arrecife. En este sentido, el presente trabajo esta enfocado a la relación que guardan las características estructurales del hábitat, la distribución y la diversidad de la íctiofauna en un arrecife de tipo rocoso.

1.1 Antecedentes

Los estudios ecológicos sobre comunidades de peces asociados a arrecifes, se han desarrollado desde 1960 (Sano *et al.*, 1984). Estos trabajos se han efectuado principalmente en ambientes coralinos, como la Gran Barrera de Arrecifes en Australia, en donde se ha abordado el estudio de la estructura de la comunidad, su variación temporal, y los patrones de distribución de las especies (Anderson *et al.*, 1981; Sale y Douglas, 1984; Williams, 1982; Williams, 1986). En el Mar Rojo, por otro lado, se ha iniciado el estudio de la correlación entre la complejidad estructural del hábitat y la diversidad y abundancia de peces arrecifales (Roberts y Ormond, 1987). En el Caribe, los trabajos se

han enfocado al papel que tienen los peces herbívoros en la organización de la comunidad (Lewis, 1986), en la competencia de las especies por el territorio (Draud *et al.*, 1990) y en la estructura comunitaria en general (Gladfelter y Gladfelter, 1978; Gladfelter *et al.*, 1980).

Estudios de carácter aplicado sobre comunidades de peces, son los realizados en arrecifes artificiales en distintas partes del mundo, enfocados a la densidad y abundancia de especies (De Martini *et al.*, 1989) y a su variabilidad inter-anual (Bayle-Sempere *et al.*, 1994), así como a la comparación ecológica de estos arrecifes con los naturales (Burchmore *et al.*, 1985).

Existe un menor número de trabajos realizados en arrecifes de tipo rocoso. En California, E.E.U.U., se ha estudiado la selección del hábitat y el reclutamiento de peces de arrecife (Carr, 1991), y la influencia que tiene el comportamiento de ciertas especies en la estructura de la comunidad (Reese, 1991). En el Golfo de California los estudios han sido de carácter más descriptivo: sobre la distribución de las especies (Thomson *et al.*, 1979; Abitia-Cárdenas *et al.*, 1994; Sánchez *et al.*, 1997), y acerca de las asociaciones interespecíficas y de conducta alimentaria (Strand, 1977; Reynolds y Reynolds, 1977; Bermúdez y García, 1985; Pérez-España y Abitia-Cárdenas, 1996; Aburto, 1997). Para el arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, Villarreal (1988) menciona la distribución y diversidad de las especies de peces de la zona. Recientemente Pérez-España *et al.* (1996), describen las variaciones temporales y espaciales de la estructura de la comunidad íctica arrecifal, en algunas zonas rocosas cercanas a la Bahía de La Paz; mientras que Arreola (1998), establece la diversidad de peces en arrecifes con influencia oceánica, protegidos, y en uno artificial, situados en la Bahía de La Paz.

Por otra parte, en el Golfo de California pocos trabajos se han enfocado a los procesos que influyen en los repoblamientos de peces, como el realizado por Gilligan (1980) para algunas comunidades costeras de tipo rocoso. Este tipo de estudios han recibido más atención en otras partes del mundo, como en los infralitorales de fondos

rocosos del mar Mediterráneo, donde se han investigado los factores del hábitat y del ambiente que determinan la estructura espacial del poblamiento ictiológico (García, 1995). En las Bahamas, Clarke (1977) analizó la diversidad de especies de las familias Chaetodontidae y Pomacentridae con relación a la distribución del hábitat. Existen, además, otros trabajos referentes a la relación entre la estructura del hábitat y a la fauna de peces de arrecife en Nueva Zelanda (Choat y Ayling, 1987), y en un arrecife artificial en San Diego, USA (Anderson *et al.*, 1989).

Cabe mencionar que desde 1992, el proyecto Fauna Arrecifal de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, ha concentrado sus esfuerzos en el estudio de la distribución y abundancia de las especies de peces arrecifales dentro de la Bahía de La Paz. Los resultados obtenidos hasta la fecha indican que Los Islotes, una de las islas con mayor influencia oceánica, presenta valores altos de riqueza específica así como de abundancia de las especies (Sánchez *et al.*, 1997).

1.2 Planteamiento del problema

El sustrato rocoso que se presenta en Los Islotes ofrece una gran variedad de hábitats para los peces. Como una porción del ambiente, cada hábitat tiene sus propias características físicas, químicas y biológicas (Crowder, 1990). Sin embargo, el término hábitat implica un gran número de conceptos, como el reparto de recursos y el de nicho ecológico, por lo que se vuelve complejo. No obstante, puede representarse como un modelo gráfico articulado por tres ejes que describen la disposición espacial de los componentes estructurales del hábitat (García, 1995):

- 1) Heterogeneidad horizontal.- la abundancia relativa de cada uno de los componentes estructurales (cobertura de los diferentes tipos de rocas, arena o corales);
- 2) Heterogeneidad vertical.- otro tipo de cobertura, pero referido al componente vertical del hábitat (abundancia absoluta de cada uno de los componentes estructurales como rugosidad, verticalidad, número de bloques rocosos de distintos tamaños); y

3) Escala.- se refiere al tamaño del área de referencia a la hora de medir los componentes estructurales del hábitat.

Partiendo de los conceptos anteriores, ¿Qué tanto influyen las características físicas del hábitat en el arreglo de la comunidad de peces (distribución y diversidad)? El modelo inicial sugiere que las especies de peces arrecifales tienen requerimientos distintos de hábitat, ya que lo utilizan de una manera diferencial para alimentarse, reproducirse o protegerse. En este sentido, la hipótesis planteada es que el número de especies y las abundancias relativas de las mismas, será mayor en un hábitat más complejo (mayor rugosidad, diferentes tipos de roca, diferente cobertura de biocenosis, etc.), que en un hábitat menos complejo o más homogéneo.

1.3 Justificación

Un primer objetivo dentro de la ecología de comunidades, es establecer los factores físico-químicos y biológicos que determinan la distribución y abundancia de especies dentro de las comunidades naturales (Lewis, 1986). Como se ha mencionado anteriormente, se carece de información referente a la relación de la estructura del hábitat y la fauna de peces de arrecife en el Golfo de California; no obstante que su conocimiento es una base esencial para entender y avanzar en el estudio de la ecología de los mismos (Williams, 1982).

El presente trabajo pretende corroborar ciertas hipótesis sobre las relaciones existentes entre la complejidad del hábitat y la ictiofauna arrecifal asociada, preferencias de las especies por el hábitat, clasificación de las mismas con base a su fidelidad por el sustrato. Estos resultados son también de gran interés práctico, ya que aportan información acerca de las propiedades importantes del hábitat a considerar, a la hora de seleccionar zonas protegidas o iniciar estudios de manejo, o señalar que elementos del diseño de arrecifes artificiales son relevantes para imitar fondos naturales (García, 1995).

1.4 Objetivo General

Describir las características (distribución, abundancia relativa y diversidad) de la ictiofauna arrecifal de Los Islotes, estableciendo los probables patrones de variación espacial y temporal, así como su relación con la estructura del hábitat.

1.5 Objetivos específicos

- Establecer la estructura del hábitat y similitudes de distintas áreas de Los Islotes, utilizando algunos descriptores físicos (rocosidad, diversidad horizontal, verticalidad, rugosidad, cobertura).
- Definir el elenco sistemático de la ictiofauna arrecifal conspicua presente en Los Islotes, B.C.S.
- Determinar las variaciones estacionales de la riqueza específica y diversidad en diferentes áreas de Los Islotes.
- Relacionar los descriptores físicos de hábitat con las variables bióticas mencionadas.
- Determinar la probable existencia de especies dominantes por su presencia y abundancia.
- Establecer las similitudes biológicas entre zonas, de acuerdo con la presencia y abundancia de las distintas especies en las diferentes épocas del año.

2. AREA DE ESTUDIO

Los muestreos se realizaron de junio de 1994 a agosto de 1995, en una pequeña isla localizada al noroeste del complejo insular Espíritu Santo - La Partida, llamada Los Islotes ($24^{\circ} 35' N$ y $110^{\circ} 25' W$) (Fig. 1A). Su zona de costa esta rodeada por rocas de diferentes tamaños que se han erosionado del cuerpo principal de la isla y que proporcionan un ambiente arrecifal de tipo rocoso (Fig. 1C y 1D), en el cual se desarrollan diferentes tipos de fauna. La profundidad promedio del arrecife es de unos 15 m, siendo las puntas este y oeste las que presentan la mayor profundidad (30 m). La extensión del arrecife con respecto a la línea de costa es desde 10 m en las puntas, hasta unos 30 m en las regiones centrales de la isla.

2.1 Zonación

Para un mejor manejo de los diferentes ambientes que se presentan en la isla, se decidió dividirla en seis zonas (Fig. 1B) que presentan algunas características distintivas. Cabe señalar que en cada zona, se llevaron a cabo los censos visuales correspondientes a la riqueza y abundancia de organismos y, los muestreos para la caracterización del hábitat.

- **ZONA I.-** Presenta áreas con grandes acantilados que descienden verticalmente hasta los 15 m de profundidad y posteriormente presenta una pendiente suave compuesta de rocas de tamaño grande (desde 0.5 m a 5 m.), con parches de fondo tipo guijarroso. En esta zona se presentan corrientes muy fuertes durante los cambios de marea, que son magnificados o reducidos por el borde este de la isla.
- **ZONA II.-** Tiene una profundidad máxima de 30 m, con un promedio de 18 m. Se encuentran rocas de gran tamaño (mayores a 5 m), que se encuentran apiladas de una manera azarosa y sin un arreglo especial.

- **ZONA III.-** Con una profundidad máxima de 17 m, constituida también por rocas de tamaño grande y la presencia de grandes lozas. En esta zona se forman cuevas y grandes oquedades que sirven de refugio a muchos organismos.
- **ZONA IV.-** Al igual que en la zona I, se presenta una gran pared que se extiende hasta los 15 m de profundidad, rodeando toda la punta oeste de la isla. El fondo es de tipo arenoso y se presentan fuertes corrientes cuya dirección depende de la marea.
- **ZONA V.-** Es uno de los lugares más someros de la isla, con tan solo 12 m de profundidad. La zona presenta un pequeño acantilado de 4 m de profundidad y posteriormente una pendiente suave en donde existen rocas de tamaño mediano (15 cm a 1 m de diámetro), sobre un fondo arenoso.
- **ZONA VI.-** Se distingue por la presencia de rocas pequeñas (máximo 30 cm), con una pendiente suave en los primeros 7 m y posteriormente se vuelve más empinada hasta los 20 m de profundidad.

En cuanto a la dinámica de la oceanografía física, se mantienen las condiciones prevalecientes en la bahía de La Paz (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997). La marea es de carácter semidiurno con un reflujo intenso que ocasiona corrientes de marea fuertes. Se pueden identificar tres patrones de vientos característicos: del noroeste, del norte y del sureste. La humedad relativa es del orden de 50% durante el día, ocasionando un clima semidesértico. Se distinguen tres épocas del año: periodo seco I (marzo – junio), épocas de lluvia II (julio – octubre) y III (noviembre – febrero). Datos de temperatura registrados para 1993 (Arreola-Robles, 1997) y en el presente estudio (Fig. 2), indican una marcada estacionalidad con valores elevados en los meses de junio a noviembre y valores bajos de diciembre a mayo.

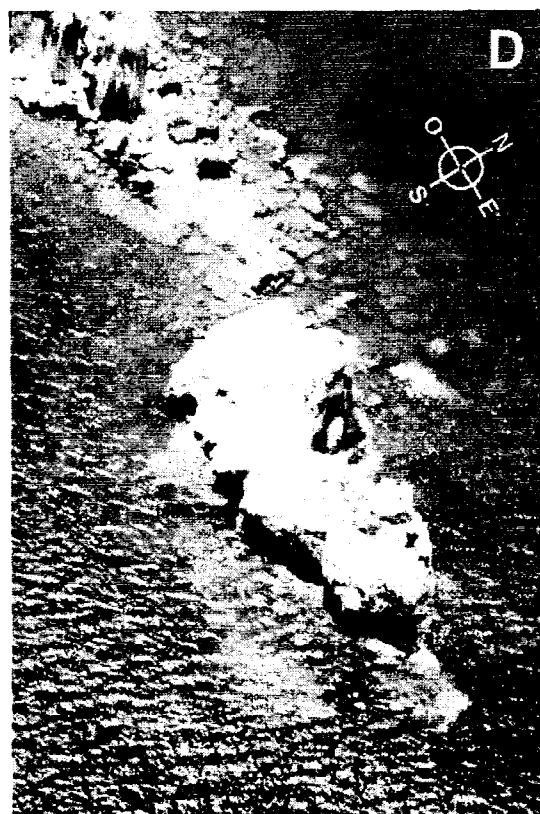
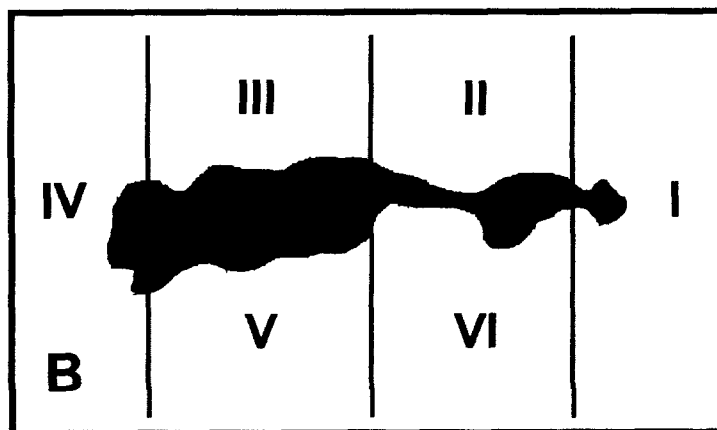
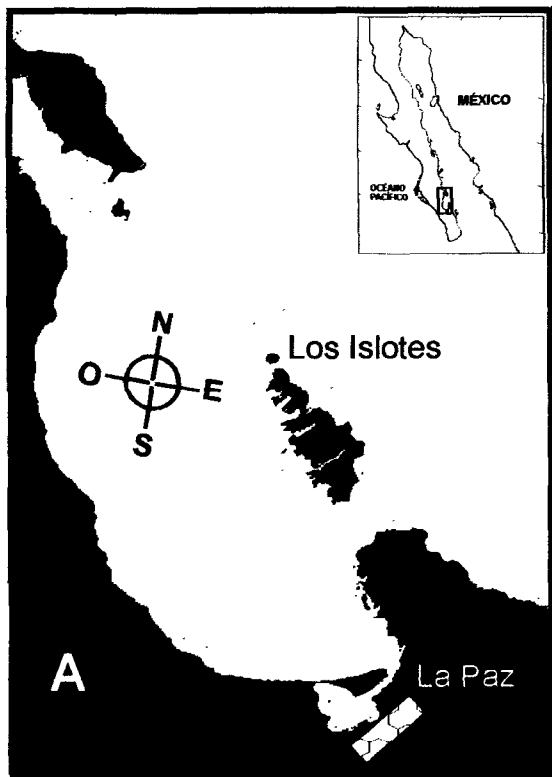


Figura 1. Area de Estudio. Los Islotes ($24^{\circ}35' N$, $110^{\circ}25' O$). A) Posición dentro de la Bahía de La Paz; B) Esquema de la isla en vista superior, con las zonas en las que fue dividida; C) Foto aérea norte-sur, mostrando las zonas II, III y IV; D) Foto aérea este-oeste, mostrando las zonas I, II y VI.

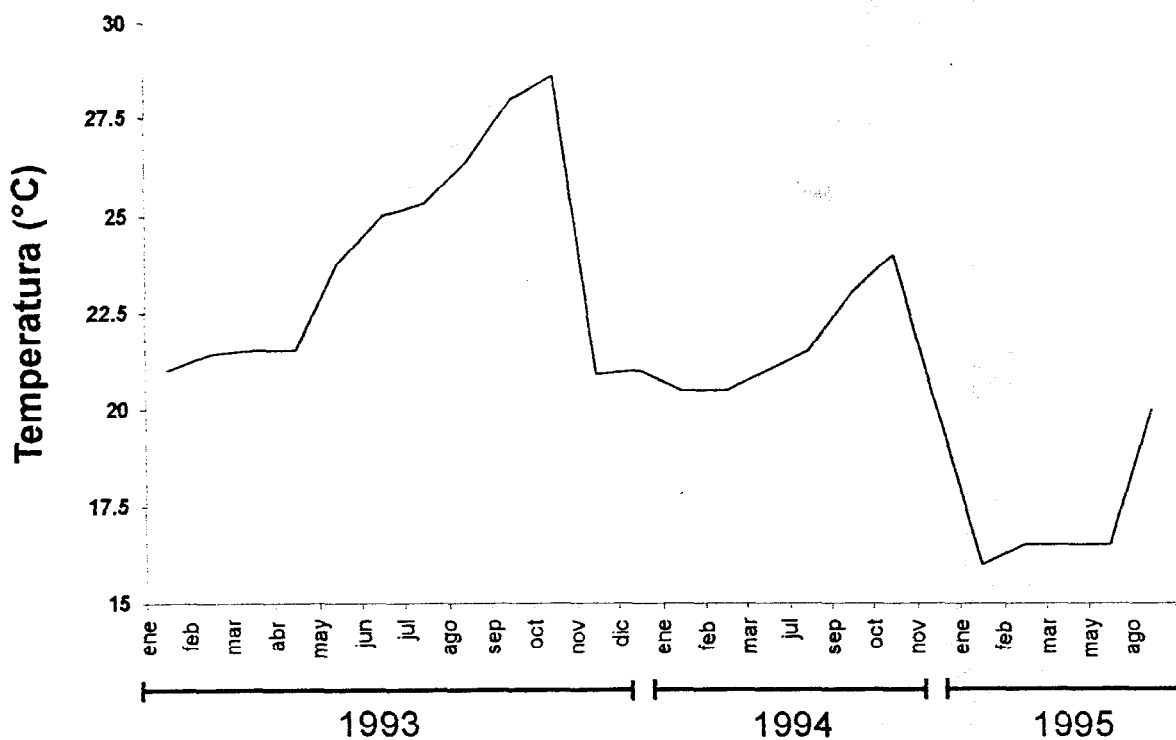


Figura 2. Fluctuación de la temperatura en Los Islotes durante 1993, 1994 y 1995 (Los datos de 1993 tomados de Arreola, 1997)

3. METODOLOGIA

3.1 Estrategia de Muestreo

Los muestreos fueron mensuales, utilizando como base de operación en Los Islotes la embarcación Mar VII propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, con la colaboración del proyecto Fauna Arrecifal de la misma Institución.

3.1.1 Variables descriptoras del hábitat

Se escogieron 20 cuadrantes (2.5 X 2.5 m) en cada una de las seis zonas, para evaluar cada una de las variables descriptoras del hábitat. Se diseñó una cuadrícula de Los Islotes, de aproximadamente 100 m de largo por 30 m de ancho en cada zona, dependiendo principalmente de la forma perimetral de la isla. Los puntos de muestreo se eligieron aleatoriamente mediante un paquete computacional (Corel Quattro Pro 8), para asegurar una representación confiable de cada una de las zonas. Aunque no se encuentra a una escala determinada, la figura 3 representa la forma general donde fueron colocados los cuadrantes.

Como descriptores de la estructura del hábitat (García, 1995), se consideraron los siguientes atributos:

Profundidad.- Calculada mediante un profundímetro estándar de buceo; la profundidad se obtuvo en el centro de cada uno de los cuadrantes realizados.

Rugosidad (L/I).- Definida como la relación entre la longitud real y la longitud en línea recta o distancia horizontal. Para medir la distancia real del transecto a lo largo de los 2.5 m del lado paralelo a la costa del cuadrante, se colocó un transecto de cadena en el fondo siguiendo las salientes y entrantes del mismo.

Número de rocas.- Se contó el número de rocas que aparecían en cada unidad muestral dentro de las zonas; las rocas se dividieron de acuerdo con el tamaño de su longitud mayor (L). Así, se consideró:

a = $L < 30$ cm (canto rodado)

c = $1 \text{ m} < L < 3 \text{ m}$

b = $30 \text{ cm} < L < 1 \text{ m}$

d = $L < 3 \text{ m}$

Rocosidad.- Se aplicó el índice de Shannon-Wiener a las proporciones del número de rocas de cada clase de tamaño, con la finalidad de establecer que tan heterogéneas son las unidades de muestreo, respecto a la presencia de distintos tamaños de rocas. El índice es mayor cuanto más variedad de tamaños se presentan en cada unidad de muestreo y/o están más uniformemente distribuidos.

Cobertura.- Se estimó visualmente el porcentaje del fondo que cubrían las rocas, la arena, el canto rodado y las cabezas de coral.

Diversidad horizontal.- Igualmente se aplicó el índice de Shannon-Wiener a los valores de cobertura de fondo ocupado por uno u otro tipo, así se determinó la heterogeneidad de las unidades muestrales con referencia al tipo de fondo.

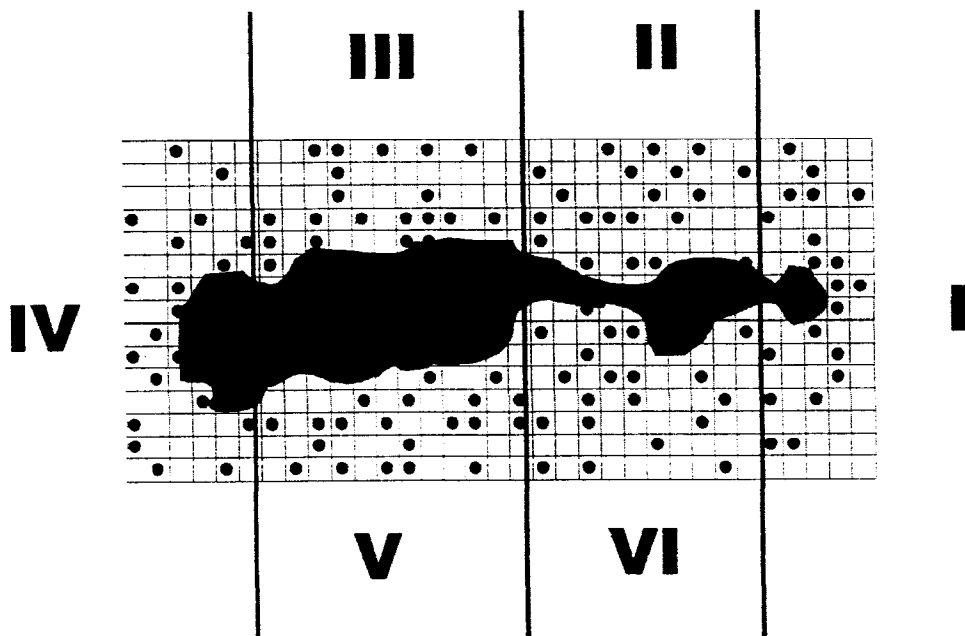


Figura 3. Representación gráfica de la forma en que fueron colocados los cuadrantes, en cada una de las zonas en que fueron divididos Los Islotes.

3.1.2 Muestreo para la riqueza y abundancia de especies

El registro del número de especies y la abundancia de organismos, se llevo a cabo por un observador con equipo SCUBA mediante censos visuales paralelos a la línea de costa durante 10 minutos a una misma profundidad. El nado fue constante, en una misma dirección y las observaciones se limitaron al campo visual horizontal del observador. Los datos del número de especies y su abundancia durante el recorrido se anotaron en una tabla de acrílico. Los censos de peces se efectuaron en cada una de las seis zonas de Los Islotes, en dos niveles de profundidad (6 y 12 m). Los censos fueron diurnos en un intervalo de las 8:00 hrs a las 14:00 hrs; se intentó que en la misma zona fueran siempre a la misma hora.

Para la identificación de los peces en el campo, el observador realizó un entrenamiento previo que consistió en la memorización de las formas y los patrones de coloración de cada una de las especies. Posteriormente realizó ensayos en el campo, efectuando recorridos registrando primeramente las especies y, conforme adquirió más experiencia, comenzó a contabilizar el número de individuos. Por último, en el caso de los individuos con algún problema para su identificación, fue necesario la recolecta para ser comparados con la literatura taxonómica correspondiente (e.g. Thomson *et al.*, 1979; Ghotshall, 1982; Allen y Robertson, 1994).

El censo por tiempo para peces es un método semicualitativo recientemente desarrollado, que se basa en el intervalo de tiempo en el cual las especies son encontradas. Este método ha sido exitosamente utilizado en el Caribe (Thompson y Schmidt, 1977 y Jones y Thompson, 1978), y provee un índice de abundancia relativa de las especies observadas, aunque presenta las mismas desventajas del censo visual por área, particularmente en la identificación de peces crípticos (Brock, 1982). El tiempo de 10 minutos fue determinado mediante un experimento de tamaño de muestra, que consistió en seis replicas de 20 minutos en el mismo lugar, en las cuales se marcó el número de especies y sus abundancias por cada minuto durante el recorrido (Arreola,

1998). Los resultados de este experimento se utilizaron para graficar el número de especies contra el tiempo y buscar la asíntota en la que se obtenía el máximo de especies por tiempo, que en este caso fue de 10 min.

3.2 Análisis de los datos

Con la finalidad de cumplir los objetivos establecidos en este trabajo, el análisis de los datos se dividió en un análisis de la comunidad en general y en un análisis por especies.

3.2.1 Estudio descriptivo

La descripción de las características del hábitat para cada zona, se realizó mediante análisis de varianza, con criterios previamente establecidos (anexo II). Aunque muchas de las variables no cumplieron con la homogeneidad de varianzas y la normalidad, aún habiendo transformado los datos (e.g. logaritmo de $X + 1$), se consideró que el tamaño de las muestras fueron iguales para todas las zonas (2.5 m^2) y que se realizó una buena representación de las mismas (20 replicas) (Underwood, 1997). Cada variable fue analizada por separado para establecer si se presentaban diferencias significativas entre zonas. En el caso de que así fuera, se utilizó una prueba de Tukey para encontrar dichas diferencias. Además, se construyó una tabla en donde se colocaron los máximos, mínimos y la media para cada variable por zona.

El registro de cada una de las especies se incluyó en un listado taxonómico sobre la ictiofauna arrecifal de Los Islotes, ordenado sistemáticamente conforme Allen y Robertson (1994). Es importante señalar que además de los censos elaborados y, únicamente en el caso del listado taxonómico, se utilizaron los registros puntuales de ciertas especies y los datos de recolectas en la misma área. Como complemento de este listado, se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva para obtener información acerca de la dieta de cada especie y las tallas máximas de las mismas.

3.2.2 Estandarización de datos

Para poder trabajar apropiadamente los datos de especies con abundancias muy pequeñas o muy grandes, comparadas con las de una densidad moderada, se siguió la metodología de asignar los valores a alguna de las 10 clases de abundancias obtenidas mediante estandarización logarítmica base dos (Harmelin *et al.*, 1985):

1 2-4 5-8 9-16 17-32 33-64 65-128 129-256 257-500 >500

Posteriormente se tomó la media aritmética de los intervalos como el número de abundancia registrada. Con esto, se trató de minimizar la información alterada que proporcionan los índices. No obstante, los datos en bruto de la abundancia registrada proporcionan información de conducta y estructura social de las diferentes especies.

3.2.3 Estacionalidad

De acuerdo con la metodología aplicada por Pérez-España *et al.* (1996), para observar las variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecife, se utilizaron los siguientes índices ecológicos para la comparación entre épocas del año y las distintas zonas, los cuales han sido ampliamente definidos (e.g. Magurram, 1988; Begon *et al.*, 1986)

1) Índice de diversidad de Shannon-Wiener, cuya expresión matemática es:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$$

Donde n_i = número de individuos de una especie en un censo y N = número total de individuos de todas las especies en los censos. El índice de Shannon-Wiener, proporciona una mejor información sobre la comunidad al considerar, tanto el número de especies como la abundancia de cada una de éstas. Puesto que el valor de H' depende

tanto de la riqueza de especies como de la equitatividad (E), esta última se calcula a partir de este índice, donde S es el número de especies:

$$E = H' / H'_{\max} \quad \text{y,} \quad H'_{\max} = \ln(S)$$

Este índice toma valores entre 0 y 1; a mayor equitatividad, se obtendrá un valor más cercano a 1.

2) Índice de riqueza de especies de Margalef, se utilizó para establecer los cambios en el número de especies presentes en las estaciones del año en cada zona, y se define de la siguiente manera:

$$Da = \frac{S - 1}{\log N}$$

Donde S = número total de especies en un censo y N = número total de individuos del censo.

Una vez que se aplicaron los índices anteriores, en conjunto con el número de especies y organismos, los resultados fueron examinados por medio de un análisis de varianza para encontrar las diferencias significativas (criterios previamente establecidos; anexo II). Aunque la abundancia no presentó una distribución normal, aún habiendo transformado los datos (e.g. logaritmo de $X + 1$), se consideró que este criterio no es muy importante para el análisis de varianza (Underwood, 1997) ya que la no-normalidad no afecta la interpretación de los resultados. Las variables se examinaron por separado, utilizando como factores las épocas y zonas; en caso de encontrar diferencias se usó una prueba de Tukey para establecer si los datos presentaban algún patrón de estacionalidad.

3.2.4 Comunidad de peces y variables descriptoras del hábitat

Con los datos de las variables descriptoras del hábitat y con los índices ecológicos (riqueza de especies, abundancia y diversidad de Shannon-Wiener) calculados para cada época del año, se trató de establecer la relación de estas variables y la intensidad de las mismas. Una vez que se obtuvo el coeficiente de correlación con un nivel del 95% de

confianza ($\alpha = 0.05$) para todas las combinaciones posibles, se escogieron los valores superiores a una relación del 0.600, para tratar de observar las tendencias correspondientes a cada descriptor del hábitat.

3.2.5 Riqueza específica y abundancia

Se ordenaron las especies en un espectro desde la más abundante a la más rara; asimismo, se obtuvo el orden de las mismas en cuanto a su frecuencia de aparición. Con ambos atributos se obtuvo un índice de importancia relativa (abundancia relativa x frecuencia de ocurrencia), para establecer el arreglo de las especies de acuerdo a estas características.

Se graficó la curva resultante de comparar el número de orden de las especies (abscisa) contra la abundancia relativa acumulada (ordenada), curva de K - dominancia (Lambshead *et al.*, 1983; Shaw *et al.*, 1983), con la finalidad de describir la dominancia de las especies, así como, observar el grado de estructuración de la comunidad de peces arrecifales en Los Islotes.

Por último, con el promedio de la abundancia de cada especie en cada zona, se utilizó un índice de similitud (Sale and Douglas, 1984) para establecer los arreglos de las zonas tanto de forma general como por épocas del año. Con este índice se realizaron dendrogramas por medio de la regla de unión del promedio de los pares de grupos no ponderado "UPGMA" (Sneath y Sokal, 1973), utilizando el programa Statistica versión 5.0.

3.2.6 Preferencias de distribución de las especies (traslape de nicho)

Con el propósito de establecer las diferencias en cuanto a la distribución y abundancia de las especies, se utilizó la metodología propuesta por Colwell y Futuyma (1971),

modificada por Clarke (1977). Esta metodología se basa en la distribución de los organismos, para establecer las diferencias entre cada hábitat ("zonas" en el presente trabajo), utilizando una medida de información mutua relativa, $M(X)$, que toma valores de 0 cuando todas las especies se distribuyen de la misma manera dentro de los hábitats y 1 cuando en cada hábitat se presenta sólo una especie. La contribución de cada hábitat a esta medida, es la diferencia entre los mismos $M_j(X)$; ambos se utilizan para calcular el factor de ponderación de cada uno de los hábitats:

$$d_j = M_j(X) / M(X).$$

La abundancia de cada una de las especies en cada hábitat, es expresada como una proporción entre los individuos de una especie y el total de individuos de la misma en todos los hábitats (p'_{ij}). Utilizando el factor de ponderación d_j y la proporción p'_{ij} , se obtiene el índice de traslape entre especies:

$$O'_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum d_j |p'_{ij} - p'_{ih}|$$

y la amplitud de hábitat para cada especie:

$$W'_i = \text{antilog} (-\sum d_j p'_{ij} \log p'_{ij})$$

Con los resultados obtenidos por medio del traslape entre especies, se realizó un análisis de agrupamiento para establecer los grupos de especies que presentaban similitudes en su distribución y abundancia en cada una de las zonas, con el objetivo en particular de ver las preferencias de las especies por las características del hábitat. Con este índice se realizaron dendrogramas por medio de la regla de unión del promedio de los pares de grupos no ponderado "UPGMA" (Sneath y Sokal, 1973), utilizando el programa Statistica versión 5.0.

4. RESULTADOS

4.1 Estructura del hábitat

Se analizaron un total de 120 cuadrantes (20 por zona), los cuales representan 750 m² de área censada en la localidad de estudio. Respecto a la profundidad, la media fue de 9.4 m (± 0.36 , error estándar), con un mínimo de 2.4 m y un máximo de 18.5 m. Sin embargo, se presentan diferencias significativas entre zonas, ya que en promedio los cuadrantes de las zonas V y VI tuvieron una profundidad media menor que las restantes zonas (Fig. 4). En la zona III se registraron las mayores profundidades (11.5 ± 0.77), mientras que la zona VI obtuvo los valores menores (5.6 ± 0.76). Aunque no se registró la pendiente de cada una de las zonas, estos resultados resaltan lo somero de las zonas protegidas (V y VI), respecto a la mayor profundidad de las zonas expuestas (II y III) y las puntas (I y IV).

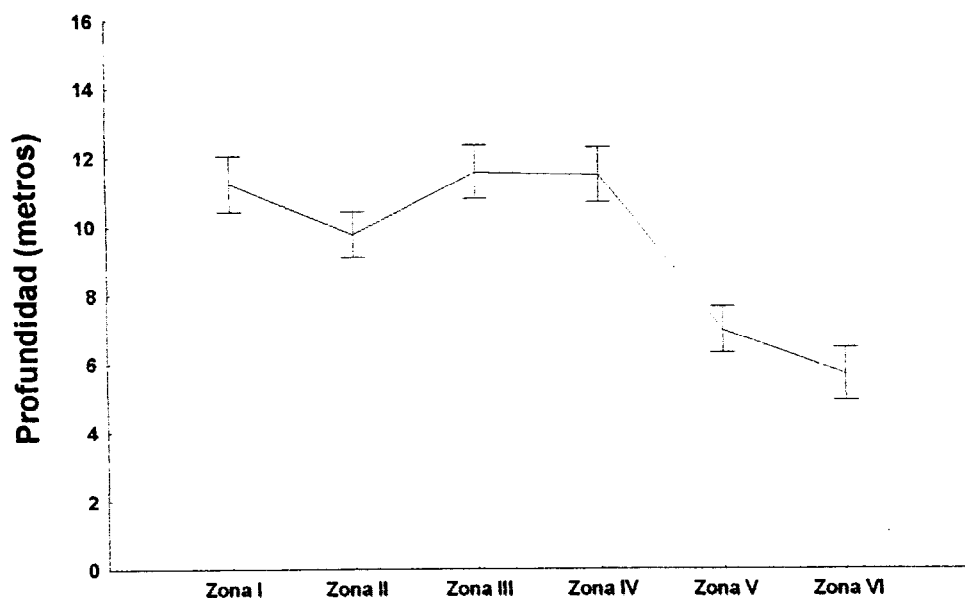


Figura 4. Profundidad media ($\pm$ error estándar), registrada en cada una de las zonas.

Al comparar las distintas zonas en las que fue dividida la isla, todas las otras variables descriptoras del hábitat presentaron diferencias significativas. Los máximos, mínimos y la media de cada variable se presentan en la Tabla I. Respecto a la rugosidad, las zonas expuestas (II y III) son las que en promedio obtuvieron los valores más altos cotejados con las demás (Fig. 5); la zona III mostró un valor medio de $2.7 (\pm 0.10)$; error estándar), mientras que en la zona VI la media fue $1.2 (\pm 0.03)$. Sucede lo contrario con la diversidad horizontal, ya que las zonas expuestas tienen valores menores que las restantes (Fig. 5), siendo la zona V la que en promedio registró los más altos ($0.25 \pm .02$), mientras que la zona III tuvo los menores (0.04 ± 0.02). En cuanto a la rocosidad, las zonas protegidas (V y VI) se destacan por sus valores inferiores respecto a las demás que mostraron valores similares (Fig. 5). De hecho, los resultados de las variables anteriores están en función del tipo de rocas y la cobertura del tipo de fondo que se presenta en cada zona (ver explicación siguiente).

Con referencia al número de rocas, esta variable es la que sufre mayor variación en cada cuadrante. En los cuadrantes de 2.5 m^2 , el máximo de rocas para cada clase de tamaño fueron 200 del grupo A, 65 del grupo B, 11 del C y 9 del grupo D. En todos los grupos se presentaron diferencias significativas al comparar las zonas (Fig. 6). La zona VI mostró una dominancia del grupo A (111.05 ± 10.71). La zona V se destaca por los valores medios del grupo B (43.95 ± 2.66); aunque las zonas I y VI, también registraron valores altos respecto a las demás zonas. El grupo C se presenta de una forma muy similar en todas las zonas, no así el grupo D, en donde los valores promedios mas altos se registraron en las zonas expuestas (II y III) (Fig. 6).

En cuanto a la cobertura, existen diferencias significativas en todas las zonas (Fig. 7). Se observa una dominancia de las rocas y valores menores al 10% de coral en cualquiera de las zonas. La zonas II y III están representadas casi en su totalidad por rocas. En orden de importancia las zonas VI, IV, V y I presentan una cobertura de arena considerable (mayor al 15%). Por último, se destaca la ausencia de coral en las zonas II y III (Fig. 7).

Tabla 1.- Variables descriptoras del hábitat. Valores máximos, medios y mínimos en cada zona de Los Islotes.

		Zona I			Zona II			Zona III		
		Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo
Tipo de fondo (%)	Número de rocas									
	Profundidad	15.85	11.25	2.44	15.54	9.77	5.18	18.29	11.57	4.57
	A (<30 cm)	37	17.15	5	31	7.15	0	0	0	0
	B (30cm - 1m)	62	34.95	6	22	8.6	0	28	4.25	0
	C (1m -3m)	5	1.85	0	6	3.2	0	9	3.55	0
	D (>3m)	2	0.7	0	9	4.85	2	9	4.5	1
	Rocosisdad	0.50	0.34	0.17	0.57	0.44	0.26	0.48	0.37	0.24
	Roca	98	79.4	35	100	94.95	78	100	96.6	87
	Arena	59	17.1	2	22	5.05	0	11	2.9	0
	Coral	12	3.5	0	0	0	0	0	0	0
Tipo de fondo (%)	Diversidad Horizontal	0.40	0.21	0.04	0.23	0.07	0.00	0.15	0.05	0.00
	Rugosidad	1.80	1.38	1.11	3.03	2.18	1.39	3.88	2.72	1.99
		Zona IV			Zona V			Zona VI		
		Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo
Tipo de fondo (%)	Número de rocas									
	Profundidad	18.59	11.48	6.40	13.11	6.96	2.44	12.80	5.68	2.44
	A (<30 cm)	35	13.9	5	35	12.55	0	200	111.05	30
	B (30cm - 1m)	27	14.75	2	65	43.95	28	48	27.75	5
	C (1m -3m)	11	4.65	1	3	1.7	0	5	2.05	0
	D (>3m)	4	1	0	2	0.55	0	2	0.55	0
	Rocosisdad	0.58	0.44	0.32	0.39	0.27	0.06	0.40	0.25	0.12
	Roca	98	74.05	45	95	72.2	45	95	66.75	26
	Arena	52	24.4	2	52	24.1	2	74	32.5	5
	Coral	13	3.55	0	19	3.7	0	12	1	0
Tipo de fondo (%)	Diversidad Horizontal	0.43	0.24	0.04	0.44	0.25	0.10	0.33	0.23	0.09
	Rugosidad	2.12	1.32	1.04	1.84	1.50	1.10	1.43	1.21	1.04

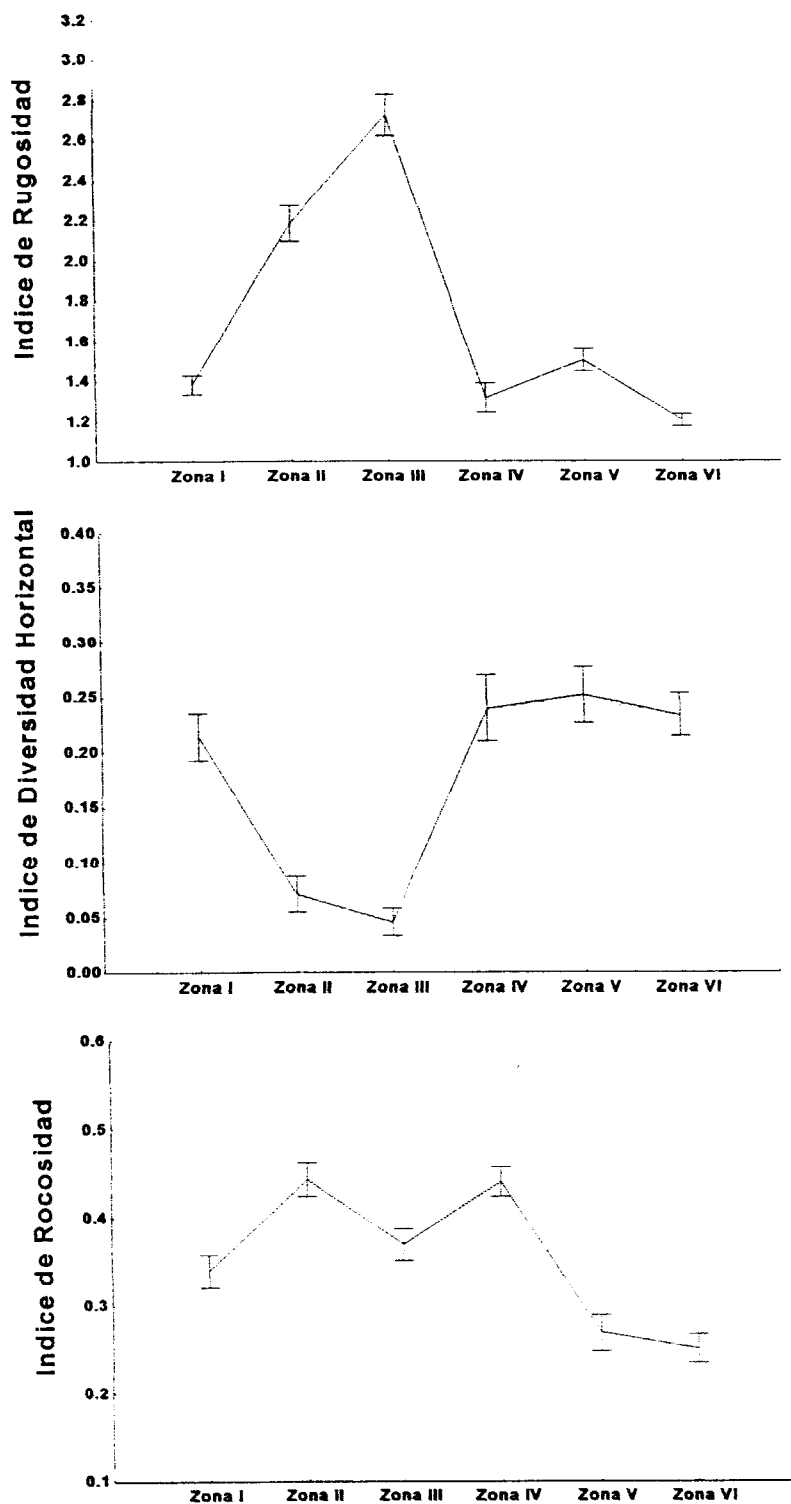


Figura 5. Valor medio ($\pm$ error estándar) de los índices de rugosidad, diversidad horizontal y rocosidad. Rugosidad basada en la distancia real y los 2.5 m del cuadrante; diversidad horizontal basada en la cobertura de roca, arena y coral; rocosidad basada en los cuatro intervalos de rocas.

Número de rocas

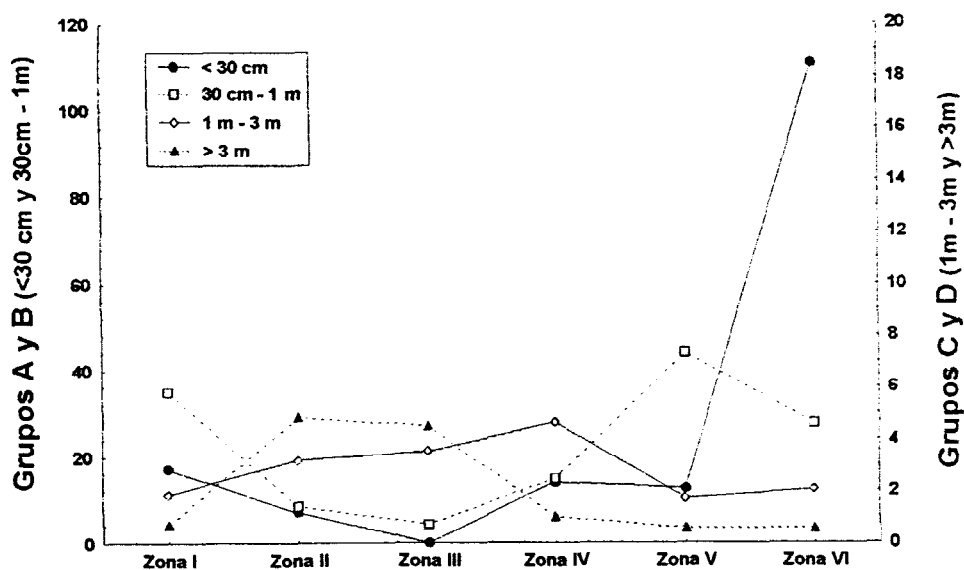


Figura 6. Valores medios de cada intervalo de rocas en cada una de las zonas. Grupo A = <30 cm; Grupo B = 30cm - 1m; Grupo C = 1m - 3m; Grupo D =>3m.

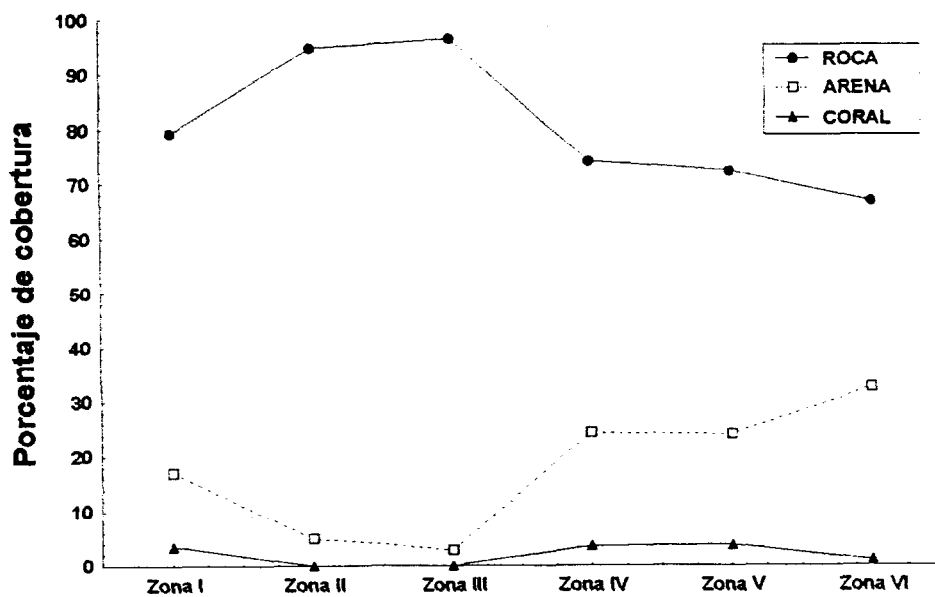


Figura 7. Valores medios del porcentaje de cobertura de los distintos tipos de fondo: Roca, Arena y Coral.

4.2 Caracterización de la comunidad íctica arrecifal

Con todo el esfuerzo de muestreo realizado a partir del período de estudio, se logró registrar un total de 102 especies incluidas en 82 géneros y 42 familias (Anexo I). Del total, el 73.5% corresponden a las especies que fueron censadas, mientras que el restante 26.5% (28 especies) tuvieron un registro fuera de los censos o bien se recolectaron con otros métodos (principalmente mediante anestésicos como la “quinaldina”).

Es importante señalar, que los resultados evidencian la confiabilidad de los censos visuales por tiempo, para el registro de un número elevado de especies. De hecho, las 27 especies que no se contabilizaron, son especies crípticas o que presentan una alta movilidad; estas últimas pueden ser consideradas visitantes de la isla.

Tres familias destacan por tener un número elevado de especies respecto a las demás: Serranidae (8), Labridae (8) y Pomacentridae (7). Siete familias presentan un número moderado de especies (4-5) como: Muraenidae, Lutjanidae, Haemulidae, Scaridae, Blenniidae, Chaenopsidae y Gobiidae; mientras que las 32 familias restantes incluyen en promedio 2 especies. Es necesario mencionar que para realizar los análisis de temporalidad y preferencias por el hábitat de cada una de estas especies, solamente se tomaron en cuenta las 74 especies que fueron registradas en los censos de 10 minutos.

4.3 Estacionalidad

Una vez calculadas las variables tales como el número de especies, número de individuos y los índices de Margalef, Shannon-Wiener y equitatividad, se estableció que de forma general existen diferencias significativas tanto en los meses del estudio como por cada una de las zonas.

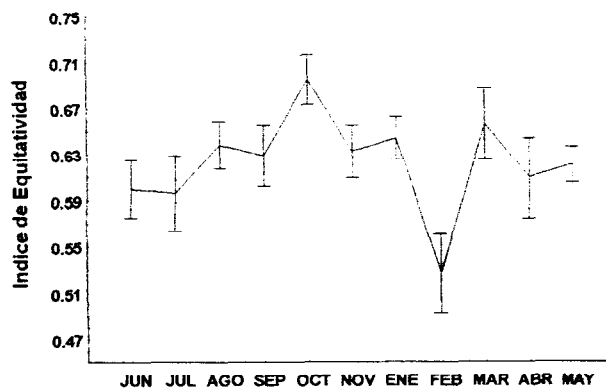
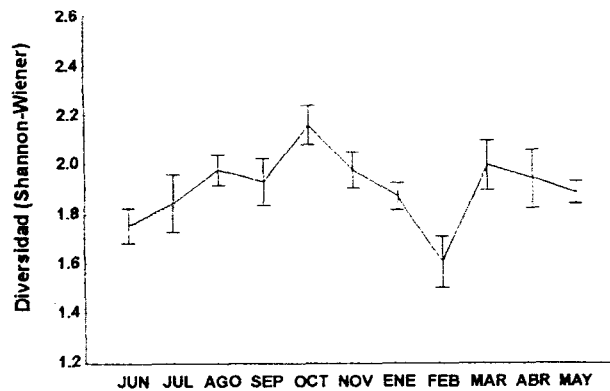
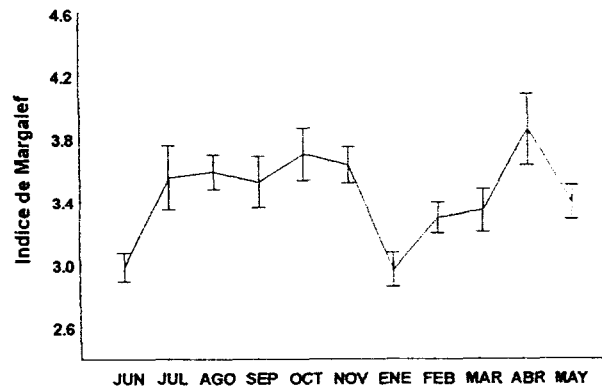
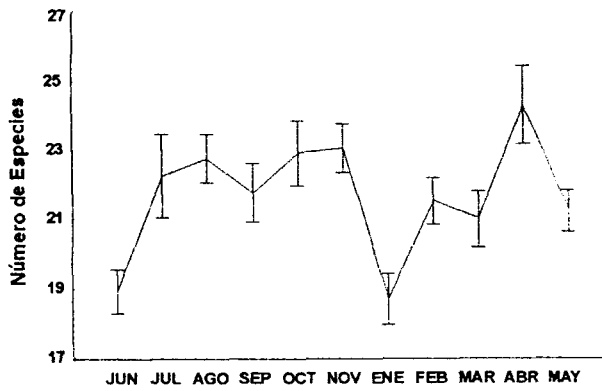
De manera particular, el análisis mensual destaca la similitud en la tendencia registrada en el número de especies, el índice de diversidad, Margalef y equitatividad (Fig. 8). Se

observa que existe un incremento de los valores a partir del mes de junio hasta el mes de noviembre, con un descenso posterior en los meses de enero y febrero, seguido por un nuevo incremento en marzo y abril.

Agrupando los datos por temporadas (Verano = "junio-julio-agosto"; Otoño = "septiembre-octubre-noviembre"; Invierno = "enero-febrero-marzo"; y Primavera = "abril-mayo"), el análisis de varianza resalta que la mayoría de los índices marcan diferencias significativas únicamente en el cambio de otoño a invierno: número de especies ($p = 0.012$), Margalef ($p = 0.018$) y Shannon-Wiener ($p = 0.002$). El número de especies aumenta de verano a otoño ($22.5 \pm .5$) (media $\pm$ error estándar), disminuye en invierno ($20.2 \pm .45$) y posteriormente aumenta para primavera ($21.9 \pm .6$); sucede igual respecto al índice de Margalef y Shannon-Wiener, con un máximo en verano ($3.38 \pm .08$ y $1.87 \pm .04$, respectivamente) y un mínimo en invierno ($3.16 \pm .06$ y $1.80 \pm .05$, respectivamente) (Fig. 8).

Con respecto al número de individuos, no se encontraron diferencias significativas por meses ni por épocas del año (Fig. 9). En promedio, febrero fue el mes donde se registró el mayor número de individuos (526.27 ± 36.79), mientras que enero presentó el valor mas bajo (407.68 ± 27.1). Por estación los registros son más homogéneos, ya que invierno presentó 450 ± 19.64 individuos, mientras que otoño registró 434.76 ± 23.7 individuos. Estos resultados demuestran que los datos pueden agruparse en dos temporadas bien marcadas: la temporada cálida, que incluye los datos de verano y otoño y, la temporada fría, que incluye los datos de invierno y primavera.

MENSUAL



ESTACIONAL

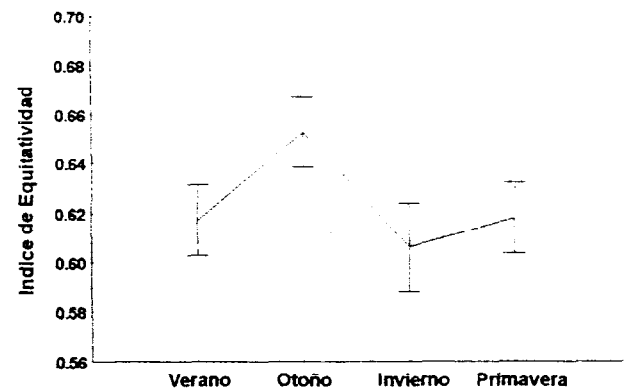
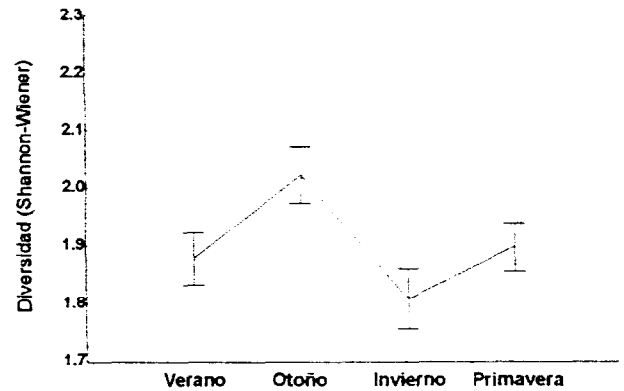
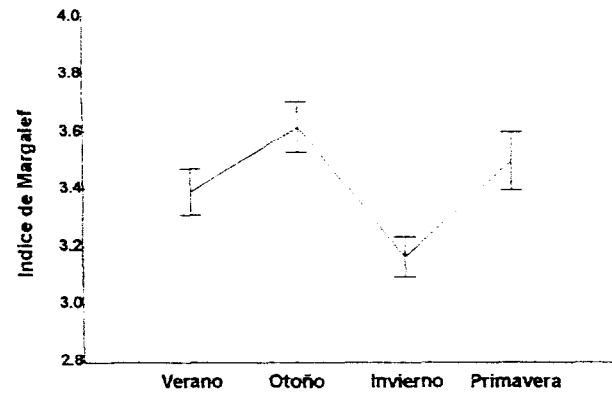
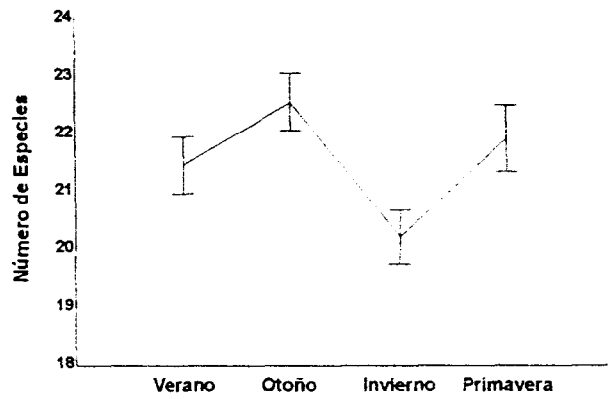


Figura 8.- Análisis mensual y estacional. Variación temporal del número de especies, índice de Margalef, índice de Shannon-Wiener e índice de equitatividad.

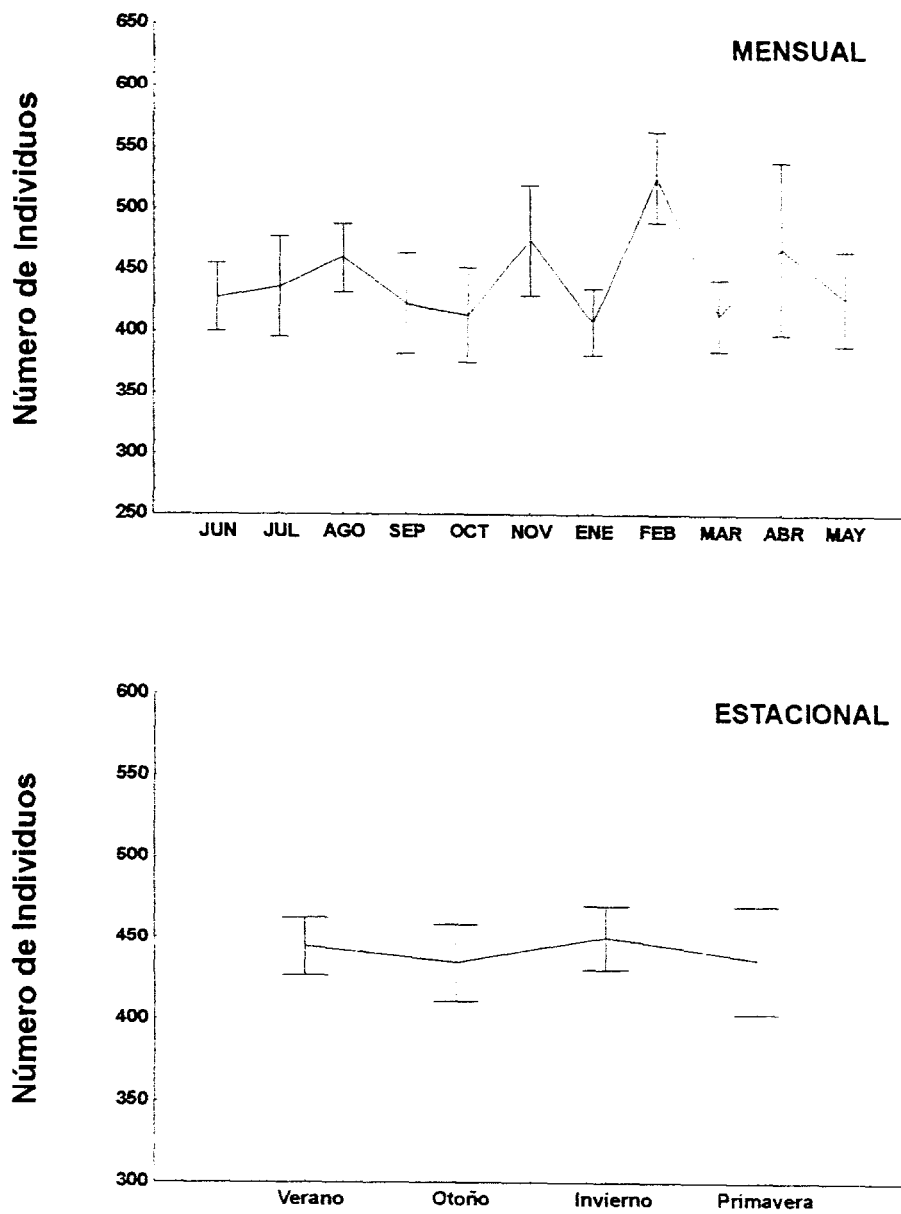


Figura 9.- Variación mensual y estacional del número de individuos (media $\pm$ error estándar).

4.3.1 Similitud de las zonas por especies y abundancia

Para establecer la influencia del factor estación dentro del análisis por zonas, se realizó un análisis de varianza de dos vías para el número de especies y el número de individuos. Estas variables mostraron una heterogeneidad significativa entre las zonas y las épocas del año; con excepción del número de organismos por épocas (párrafo anterior). En el caso del número de especies, la interacción entre zonas vs. estación, no mostró una diferencia significativa; no así en el caso del número de individuos (Tabla II). Con la prueba de Tukey se evidenció que en cuanto a la riqueza, las zonas expuestas (I, II y III) presentan diferencias significativas respecto de las zonas protegidas (IV, V y VI), ya que las primeras incluyeron menos especies en promedio que las últimas (Fig. 9). Con excepción de la zona V, las zonas presentaron un mayor número de especies en otoño y menor en invierno. Respecto al número de individuos (Fig. 9), únicamente la zona V en otoño presentó diferencias significativas con la zona I en la misma época y la zona VI en la época de verano.

Tabla II. Análisis de variancia del número de especies (A) e individuos (B) presentes en las seis zonas y las cuatro épocas del año.

Factor	g.l.	SC	CM	F	P
A. Especies					
Estación	3	165.72	55.24	4.197	<.001
Zona	5	412.84	82.56	6.273	<.01
E x Z	15	199.58	13.31	1.011	NS
Residual	24	315.85	13.16		
Total	47	1094.01			
B. Individuos					
Estación	3	32.49	10.83	0.745	NS
Zona	5	206.33	41.26	2.84	<.05
E x Z	15	396.83	26.45	1.821	<.05
Residual	24	348.696	14.52		
Total	47	984.36			

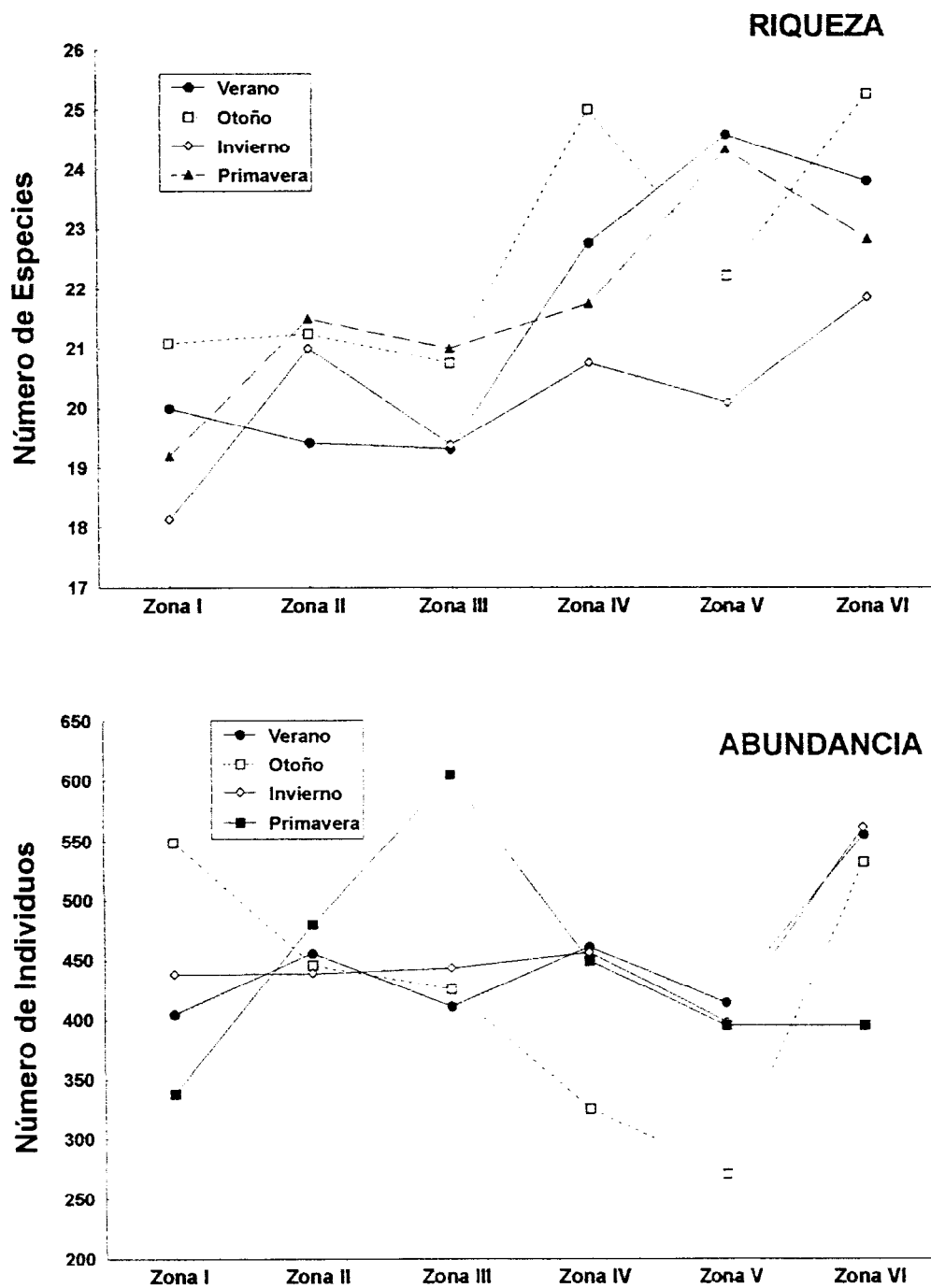


Figura 10. Variación estacional del número de especies e individuos, para cada zona de Los Islotes.

4.4 Relación hábitat – biota

Utilizando el número de especies, la abundancia y el índice de diversidad de Shannon-Wiener se calculó su correlación con los descriptores utilizados para caracterizar el hábitat (Tabla III). El análisis se realizó con un $\alpha = 0.05$ y los valores que fueron elegidos son los que tuvieron valores mayores al 0.600 de correlación, en cualquiera de las épocas del año.

Ninguno de los descriptores del hábitat se correlaciona con las variables en todas las épocas. De hecho algunas correlaciones fueron positivas o negativas para el mismo descriptor. Sin embargo, cabe resaltar que la profundidad es el único descriptor que mantuvo una relación inversa con el número de especies en tres épocas; mientras que verano, para la misma variable, presentó valores significativos para la mayoría de los descriptores (Tabla III).

4.5 Riqueza específica y abundancia

4.5.1 Índice de importancia relativa

Se realizaron un total de 227 censos visuales, que en conjunto suman un total de 2270 minutos de observación. La riqueza específica media por censo fue de 21.36 (± 0.27 error estándar) especies, con un mínimo de 9 y un máximo de 33 especies. En cuanto a la abundancia, la media por censo fue de 441.86 (± 11.19) individuos, con un mínimo de 117 y un máximo de 914 individuos. Al analizar la abundancia relativa y la frecuencia de ocurrencia de las especies, se clasificaron las 74 especies de acuerdo con la importancia relativa de las mismas (Fig. 11):

Tabla III. Coeficiente de correlación entre las variables descriptoras del hábitat y el número de especies, abundancia y el índice de diversidad de Shannon-Wiener. Análisis al 95% de confiabilidad; * = valores menores al 0.600 de correlación;

	Especies			
	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Profundidad	-0.728	*	-0.602	-0.762
Rocas < 30cm	*	0.685	*	*
Rocas 30cm - 1m	0.644	*	*	*
Rocas 1m - 3m	*	*	*	*
Rocas > 3m	-0.765	*	*	*
Rocosidad	-0.606	*	*	*
Cobertura de Roca	-0.886	-0.769	*	*
Cobertura de Arena	0.886	0.830	*	*
Cobertura de Coral	*	*	*	*
Diversidad Horizontal	0.823	0.646	*	*
Rugosidad	-0.710	-0.694	*	*

	Abundancia			
	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Profundidad	-0.622	*	*	*
Rocas < 30cm	0.899	*	0.917	*
Rocas 30cm - 1m	*	*	*	-0.837
Rocas 1m - 3m	*	*	*	0.619
Rocas > 3m	*	*	*	0.813
Rocosidad	*	*	*	*
Cobertura de Roca	*	*	*	0.741
Cobertura de Arena	*	*	*	-0.695
Cobertura de Coral	*	*	*	-0.685
Diversidad Horizontal	*	*	*	-0.815
Rugosidad	*	*	*	0.885

	Diversidad			
	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Profundidad	*	*	0.770	*
Rocas < 30cm	*	*	-0.703	0.812
Rocas 30cm - 1m	*	*	*	*
Rocas 1m - 3m	*	0.905	*	*
Rocas > 3m	*	*	*	*
Rocosidad	*	*	0.733	*
Cobertura de Roca	*	*	*	*
Cobertura de Arena	*	*	*	*
Cobertura de Coral	0.752	*	*	*
Diversidad Horizontal	*	*	*	*
Rugosidad	*	*	*	*

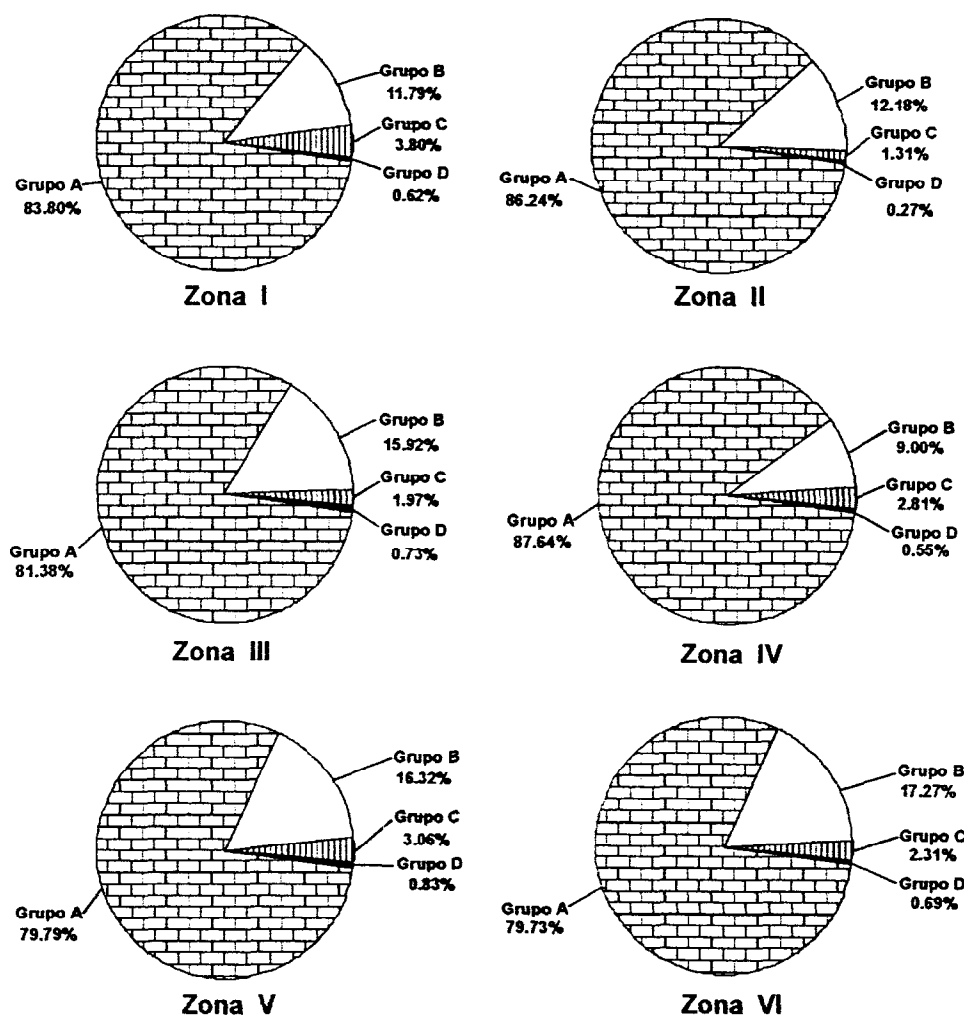
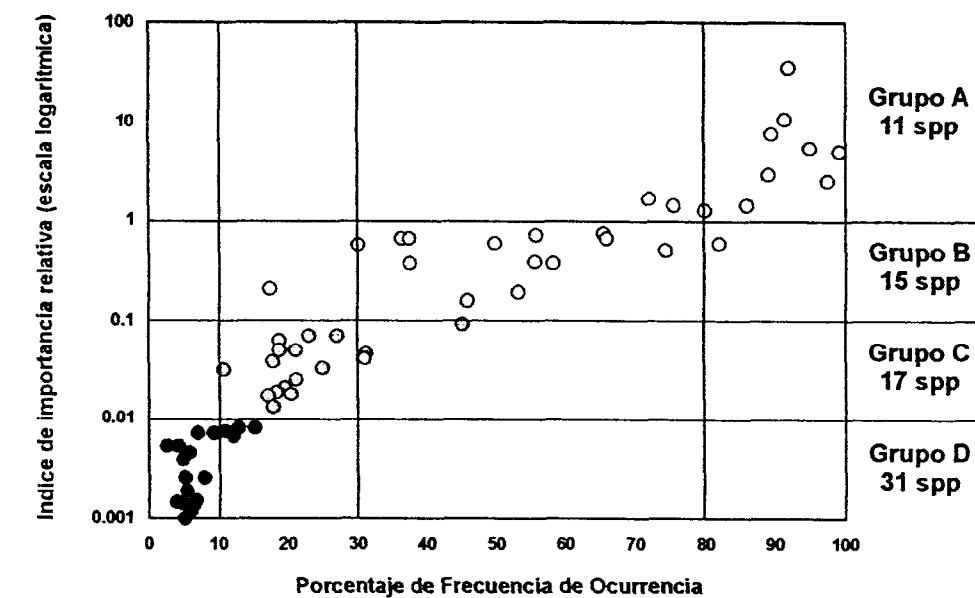


Figura 11. Índice de importancia relativa. A) Grupos formados a partir del IIR y la frecuencia de ocurrencia; B) Proporción de los grupos en cada una de las zonas de Los Islotes.

Especies muy frecuentes y abundantes (Grupo A).- Este grupo incluye 11 especies (*Chromis atrilobata*, *Thalassoma lucasanum*, *Paranthias colonus*, *Holacanthus passer*, *Stegastes rectifraenum*, *Prionurus punctatus*, *Bodianus diplotaenia*, *Ophioblennius steindachneri*, *Johnrandallia nigrirostris*, *Cirrhitichthys oxycephalus* y *Halichoeres dispilus*) que además de tener más del 1 % en el índice de importancia relativa, destacan por contribuir en conjunto con el 83.06 % de los individuos censados en todo el estudio. Además, son las especies más frecuentes en la localidad, ya que la mayoría superó el 80 % de la frecuencia de ocurrencia; con excepción de *H. dispilus* y *O. steindachneri* que tuvieron valores de 75 y 71 % respectivamente.

Especies frecuentes con abundancias moderadas (Grupo B).- Agrupa 15 especies que presentan valores de importancia relativa entre 0.1 y 1%. Es un grupo que tiene un amplio intervalo respecto a la frecuencia de ocurrencia de las especies, ya que varía de 30 a 70%; no obstante, destacan *Sufflamen verres* y *Canthigaster punctatissima* por tener valores más altos (82.03 y 74.27 % respectivamente), y *Abudefduf troschelii* con el valor mínimo dentro del grupo (17.29 %). Las especies restantes son *Mulloidichthys dentatus*, *Lutjanus viridis*, *Crocodylictis gracilis*, *Mycteroperca rosacea*, *Lutjanus argentiventris*, *Chromis limbaughi*, *Plagiotremus azaleus*, *Myripristis leiognathus*, *Haemulon maculicauda*, *Microspathodon dorsalis*, *Epinephelus labriformis* y *Scarus ghobban*. En conjunto aportan el 13.47 % de la abundancia total.

Especies comunes con abundancias moderadas (Grupo C).- Este grupo lo conforman 17 especies que tienen valores entre 0.1 y 0.01% de importancia relativa. Se caracterizan por presentar una frecuencia de ocurrencia menor al 30 %, pero mayor al 10 %; únicamente resalta *Epinephelus panamensis* por presentar un valor de 45.27 %. Como grupo constituyen el 2.77 % de los individuos registrados en la localidad. Se incluyen aquí: *Epinephelus panamensis*, *Haemulon sexfasciatus*, *Chaetodon humeralis*, *Balistes polylepis*, *Kyphosus elegans*, *Scarus compressus*, *Serranus psittacinus*, *Lythrypnus dalli*, *Diodon holocanthus*, *Stegastes flavilatus*, *Halichoeres nicholsi*,

Pomacanthus zonipectus, *Sargocentron suborbitalis*, *Fistularia commersoni*, *Scarus rubroviolaceus*, *Scarus perrico* y *Halichoeres chierchiae*.

Especies raras con registros puntuales (Grupo D).- Incluye 31 especies que presentan valores menores a 0.01% de importancia relativa, con una frecuencia de ocurrencia menor al 10%; únicamente cuatro especies presentan valores de frecuencia entre 10 y 15 %: *Arothron meleagris*, *Alphestes immaculatus*, *Anisotremus interruptus* y *Gymnothorax castaneus*. Las restantes especies son: *Muraena lentiginosa*, *Acanthurus glaucopareus*, *Hoplopagrus guentheri*, *Sphyræna lucasana*, *Cirrhitus rivulatus*, *Heteroconger digueti*, *Acanthurus xanthopterus*, *Scorpaena mystes*, *Liopropoma fasciatum*, *Coryphopterus urospilus*, *Apogon retrosella*, *Elagatis bipinnulata*, *Microspathodon bairdi*, *Rypticus bicolor*, *Elacatinus punctulatus*, *Mycteroperca prionura*, *Lutjanus novemfasciatus*, *Pseudobalistes naufragium*, *Thalassoma grammaticum*, *Diodon hystrix*, *Oxycirrhites typus*, *Calamus brachysomus*, *Gymnomuraena zebra*, *Xyrichtys pavo*, *Microlepidotus inornatus*, *Forcipiger flavissimus* y *Pareques fuscovittatus*. En conjunto estas especies aportan el 0.7 % de la abundancia total.

Los grupos antes mencionados, se presentan con una proporción similar en las seis zonas en las que se dividió la localidad (Fig. 11). De hecho, respecto a la abundancia de las especies incluidas en cada grupo, se observa que se mantiene la dominancia del grupo A (83.09% en promedio), seguido por el grupo B (13.74%), grupo C (2.54%) y por último el grupo D (0.63%). Calculando la importancia relativa por especie (abundancia relativa por frecuencia de ocurrencia) en cada zona, se observó que la tendencia de orden se mantiene sin cambios significantes (Fig. 12); aunque la presencia – ausencia de especies se observa mas claramente en las especies más raras.

Basado en lo anterior, al obtener la abundancia acumulada de las especies y graficarla contra el número de orden que ocupa cada especie (Fig. 13), se puede describir el grado de estructuración de la comunidad.

Especies

- 1 *C. atrikobata*
- 2 *T. lucasanum*
- 3 *P. colonus*
- 4 *S. rectifraenum*
- 5 *H. passer*
- 6 *P. punctatus*
- 7 *B. diplotaenia*
- 8 *O. steindachneri*
- 9 *H. dispilus*
- 10 *J. nigrirostris*
- 11 *C. oxycephalus*
- 12 *C. gracilis*
- 13 *L. viridis*
- 14 *H. maculicauda*
- 15 *M. rosacea*
- 16 *M. dentatus*
- 17 *L. argentiventris*
- 18 *S. verres*
- 19 *C. limbaughi*
- 20 *C. punctatissima*
- 21 *P. azaleus*
- 22 *M. leiognathus*
- 23 *M. dorsalis*
- 24 *A. troschellii*
- 25 *E. labriformis*
- 26 *S. ghobban*
- 27 *E. panamensis*
- 28 *C. humeralis*
- 29 *S. psittacinus*
- 30 *H. sexfasciatus*
- 31 *L. dalli*
- 32 *B. polytepis*
- 33 *S. compresus*
- 34 *D. holocanthus*
- 35 *K. elegans*
- 36 *S. flavilatus*
- 37 *S. suborbitalis*
- 38 *H. nicholsi*
- 39 *S. rubroviolaceus*
- 40 *P. zonipectus*
- 41 *S. perico*
- 42 *F. commersoni*
- 43 *H. chierchiaie*
- 44 *A. meleagris*
- 45 *A. immaculatus*
- 46 *A. interruptus*
- 47 *A. glaucopareus*
- 48 *M. lentiginosa*
- 49 *G. castaneus*
- 50 *H. digueti*
- 51 *S. lucasana*
- 52 *H. guentheri*
- 53 *L. novemfasciatus*
- 54 *M. bairdi*
- 55 *L. fasciatum*
- 56 *C. rivulatus*
- 57 *P. naufragium*
- 58 *E. bipinnulata*
- 59 *A. xanthopterus*
- 60 *S. mystes*
- 61 *C. urospilus*
- 62 *R. bicolor*
- 63 *A. restrocella*
- 64 *M. prionura*
- 65 *E. punctulatus*
- 66 *O. typus*
- 67 *C. brachysomus*
- 68 *T. Grammaticum*
- 69 *X. pavo*
- 70 *D. hystrix*
- 71 *M. inornatus*
- 72 *F. flavissimus*
- 73 *P. fuscovittatus*
- 74 *G. zebra*

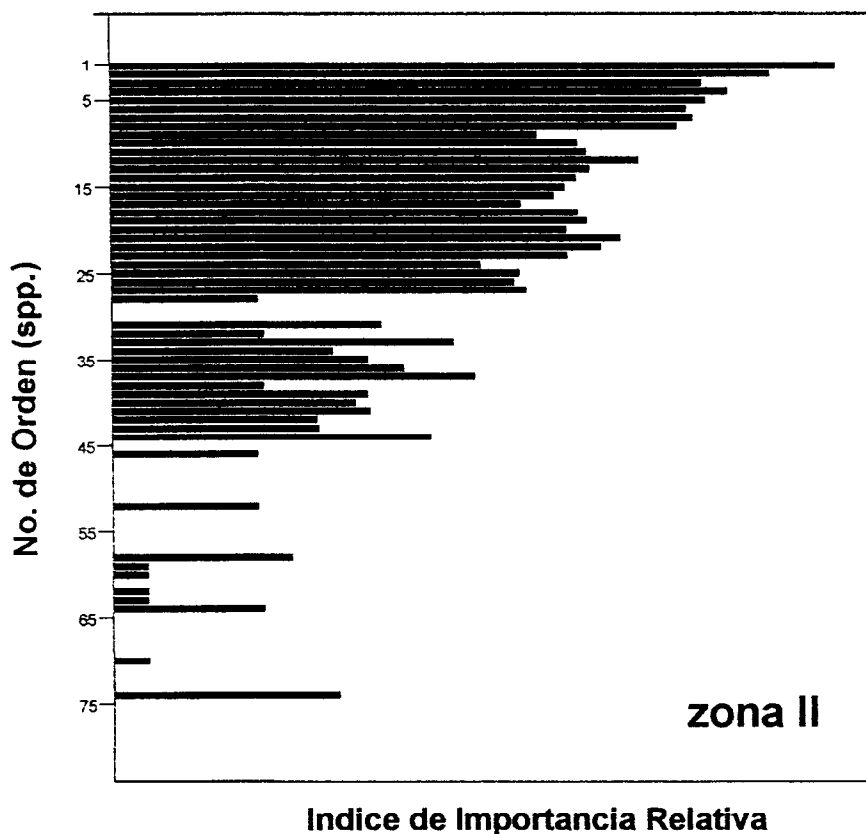
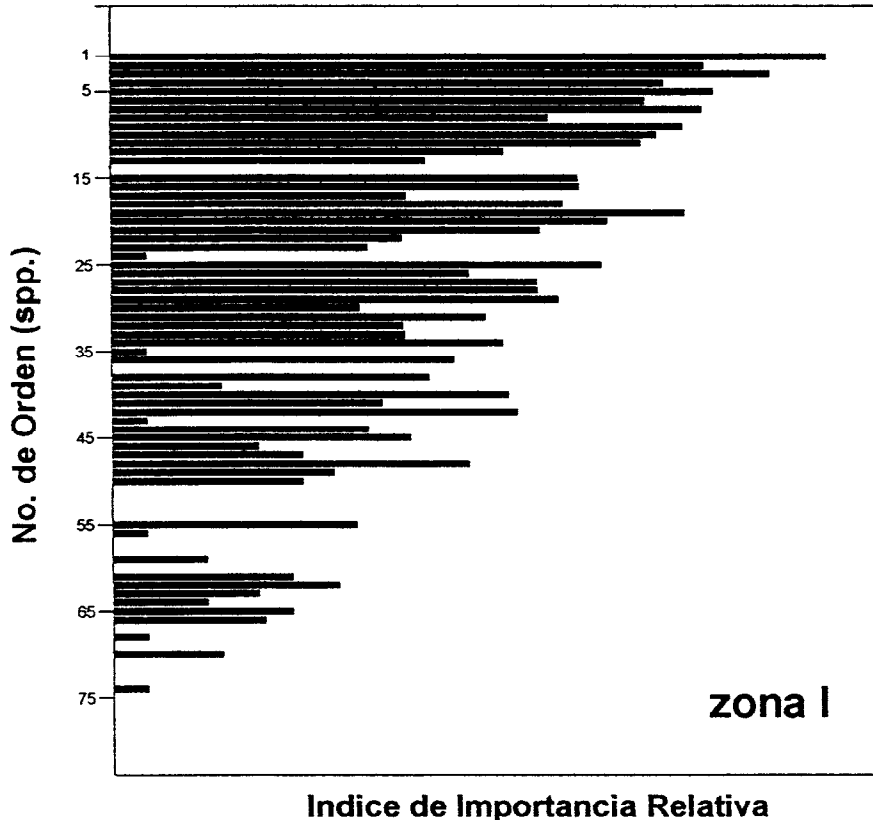
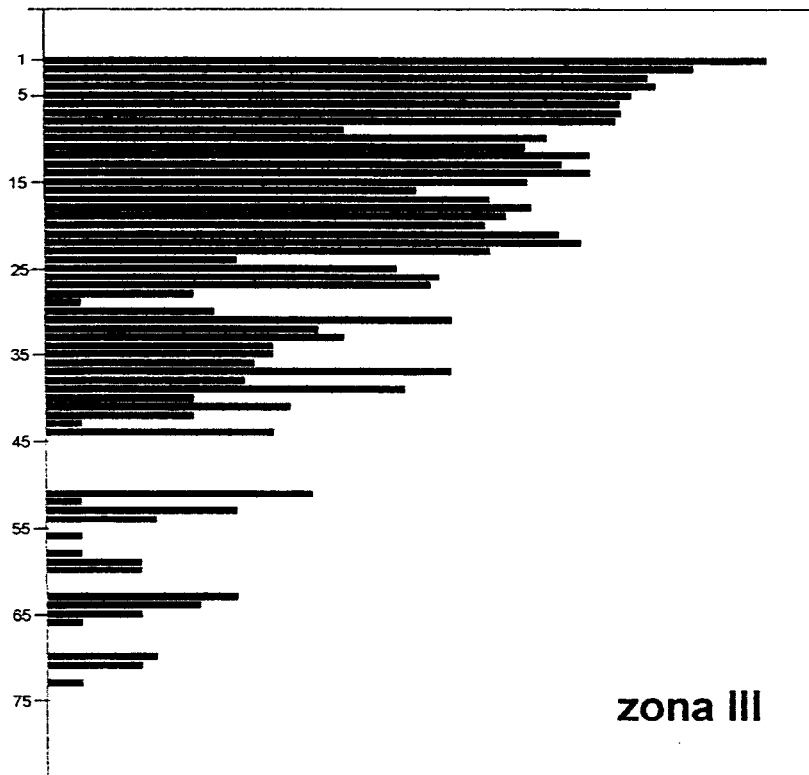


Figura 12. Representación gráfica de la importancia de cada especie para las seis zonas de Los Islotes. El orden de las especies de acuerdo con su abundancia relativa y su frecuencia de aparición, conjuntando todos los datos del periodo de estudio.

Especies

- 1 *C. atrilobata*
- 2 *T. lucasanum*
- 3 *P. colonus*
- 4 *S. rectifraenum*
- 5 *H. passer*
- 6 *P. punctatus*
- 7 *B. diplotaenia*
- 8 *O. steindachneri*
- 9 *H. dispilus*
- 10 *J. nigrirostris*
- 11 *C. oxycephalus*
- 12 *C. gracilis*
- 13 *L. viridis*
- 14 *H. maculicauda*
- 15 *M. rosacea*
- 16 *M. dentatus*
- 17 *L. argentiventris*
- 18 *S. verres*
- 19 *C. limbaughi*
- 20 *C. punctatissima*
- 21 *P. azaleus*
- 22 *M. leiognathus*
- 23 *M. dorsalis*
- 24 *A. troschelii*
- 25 *E. labriiformis*
- 26 *S. ghobban*
- 27 *E. panamensis*
- 28 *C. humeralis*
- 29 *S. psittacinus*
- 30 *H. sexfasciatus*
- 31 *L. dalli*
- 32 *B. polylepis*
- 33 *S. compresus*
- 34 *D. holocanthus*
- 35 *K. elegans*
- 36 *S. flavilatus*
- 37 *S. suborbitalis*
- 38 *H. nicholsi*
- 39 *S. rubroviolaceus*
- 40 *P. zonipectus*
- 41 *S. perico*
- 42 *F. commersoni*
- 43 *H. chierchiae*
- 44 *A. meleagris*
- 45 *A. immaculatus*
- 46 *A. interruptus*
- 47 *A. glaucopareus*
- 48 *M. lentiginosa*
- 49 *G. castaneus*
- 50 *H. digueti*
- 51 *S. lucasana*
- 52 *H. guentheri*
- 53 *L. novemfasciatus*
- 54 *M. bairdi*
- 55 *L. fasciatum*
- 56 *C. rivulatus*
- 57 *P. naufragium*
- 58 *E. bipinnulata*
- 59 *A. xanthopterus*
- 60 *S. mystes*
- 61 *C. urospilus*
- 62 *R. bicolor*
- 63 *A. restrocella*
- 64 *M. prionura*
- 65 *E. punctulatus*
- 66 *O. typus*
- 67 *C. brachysomus*
- 68 *T. grammaticum*
- 69 *X. pavo*
- 70 *D. hystrix*
- 71 *M. inornatus*
- 72 *F. flavissimus*
- 73 *P. fuscovittatus*
- 74 *G. zebra*

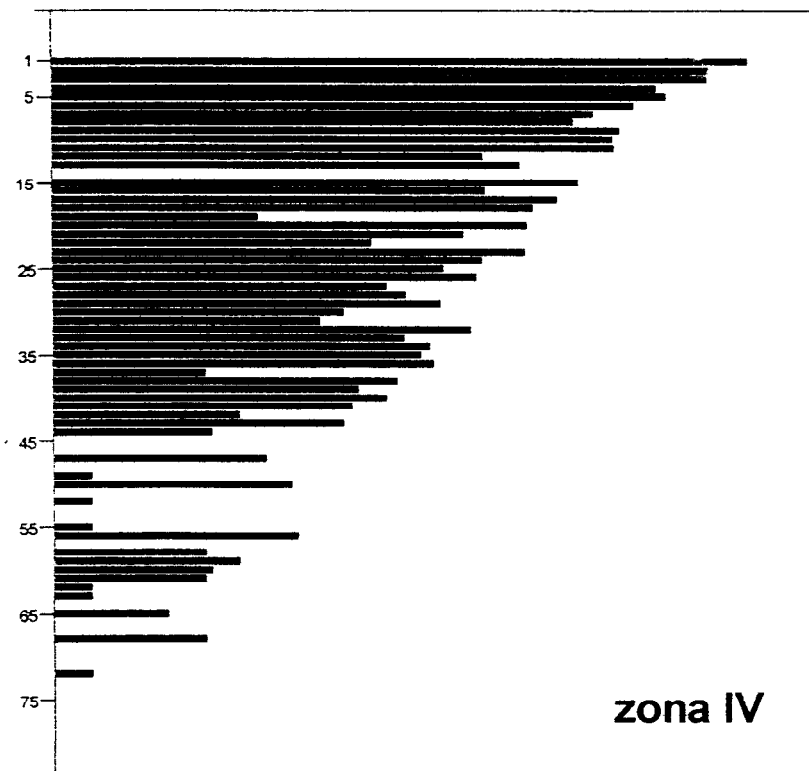
No. de Orden (spp.)



zona III

Indice de Importancia Relativa

No. de Orden (spp.)



zona IV

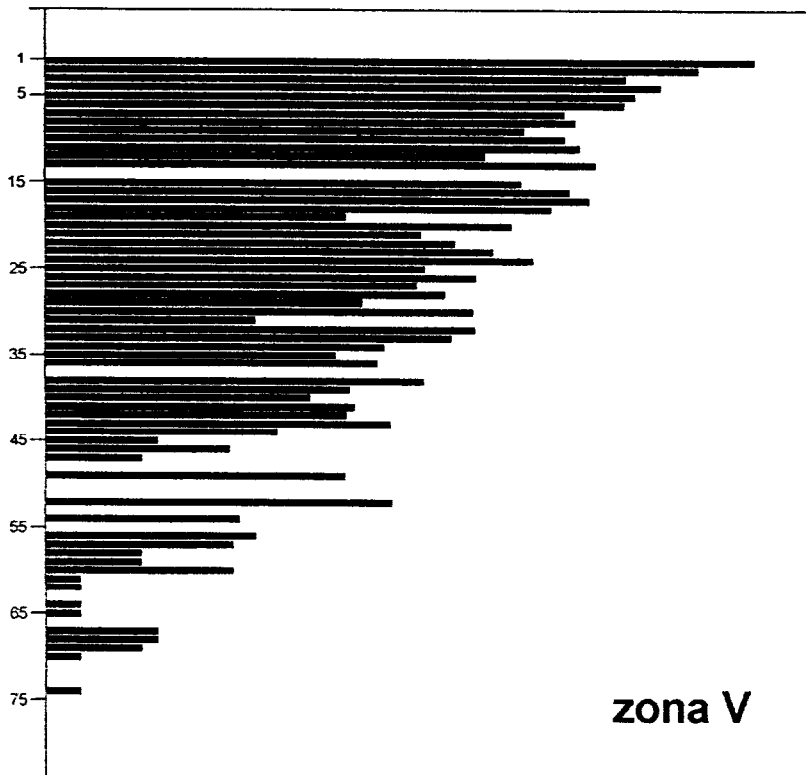
Indice de Importancia Relativa

Figura 12. Continuación.....

Especies

- 1 *C. atrilobata*
- 2 *T. lucasanum*
- 3 *P. colonus*
- 4 *S. rectifraenum*
- 5 *H. passer*
- 6 *P. punctatus*
- 7 *B. diplotaenia*
- 8 *O. steindachneri*
- 9 *H. dispilus*
- 10 *J. nigrirostris*
- 11 *C. oxycephalus*
- 12 *C. gracilis*
- 13 *L. viridis*
- 14 *H. maculicauda*
- 15 *M. rosacea*
- 16 *M. dentatus*
- 17 *L. argentiventris*
- 18 *S. verres*
- 19 *C. limbaughi*
- 20 *C. punctatissima*
- 21 *P. azaleus*
- 22 *M. leognathus*
- 23 *M. dorsalis*
- 24 *A. troscheli*
- 25 *E. labriformis*
- 26 *S. ghobban*
- 27 *E. panamensis*
- 28 *C. humeralis*
- 29 *S. psittacinus*
- 30 *H. sexfasciatus*
- 31 *L. dalli*
- 32 *B. polylepis*
- 33 *S. compressus*
- 34 *D. holocanthus*
- 35 *K. elegans*
- 36 *S. flavilatus*
- 37 *S. suborbitalis*
- 38 *H. nicholsi*
- 39 *S. rubroviolaceus*
- 40 *P. zonipectus*
- 41 *S. perico*
- 42 *F. commersoni*
- 43 *H. chierchiaie*
- 44 *A. meleagris*
- 45 *A. immaculatus*
- 46 *A. interruptus*
- 47 *A. glaucoparellus*
- 48 *M. lentiginosa*
- 49 *G. castaneus*
- 50 *H. digueti*
- 51 *S. lucasana*
- 52 *H. guentheri*
- 53 *L. novemfasciatus*
- 54 *M. bairdi*
- 55 *L. fasciatum*
- 56 *C. rivulatus*
- 57 *P. naufragium*
- 58 *E. bipinnulata*
- 59 *A. xanthopterus*
- 60 *S. mystes*
- 61 *C. urospilus*
- 62 *R. bicolor*
- 63 *A. restrocella*
- 64 *M. prionura*
- 65 *E. punctulatus*
- 66 *O. typus*
- 67 *C. brachysomus*
- 68 *T. Grammaticum*
- 69 *X. pavo*
- 70 *D. hystrix*
- 71 *M. inornatus*
- 72 *F. flavissimus*
- 73 *P. fuscovittatus*
- 74 *G. zebra*

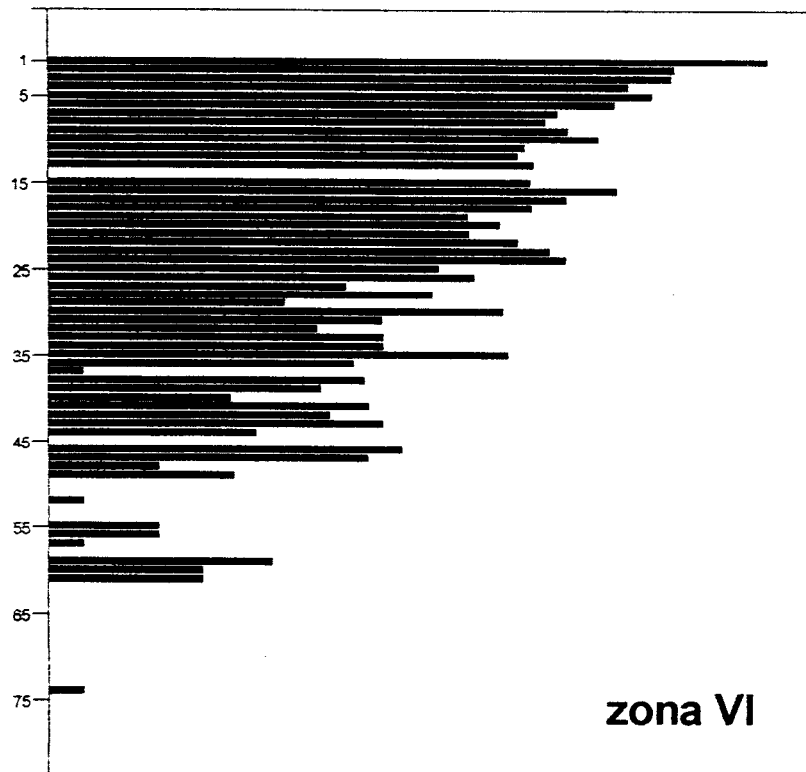
No. de Orden (spp.)



zona V

Indice de Importancia Relativa

No. de Orden (spp.)



zona VI

Indice de Importancia Relativa

Figura 12. Continuación.....

La curva resultante demuestra que unas pocas especies son abundantes, otras pocas son moderadamente abundantes y una mayoría son raras con abundancias más o menos uniformes. La alta correlación entre el orden – abundancia y el orden – frecuencia de las especies, sugiere que las especies más abundantes son asimismo las mas frecuentes, mientras que las más escasas son las más infrecuentes; por ende, las especies mas abundantes tienen una menor especificidad de hábitat y viceversa.

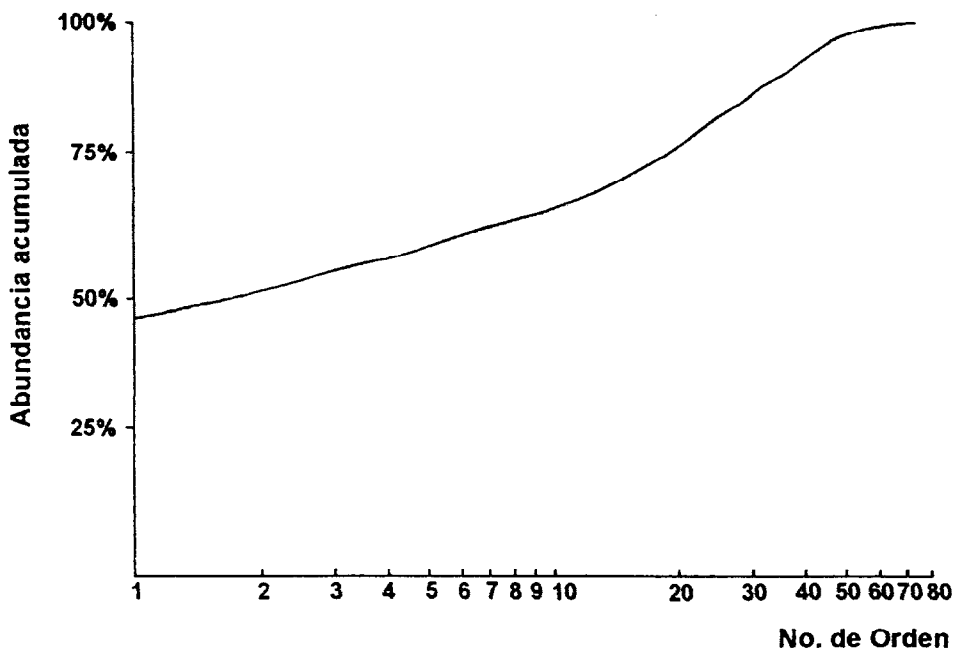


Figura 13. K - Dominancia. Abundancia acumulada de las 74 especies registradas con respecto al número de orden que ocupa cada una de ellas.

4.5.2 Similitud entre zonas

Tratando de establecer el grado de similitud que tienen las zonas con respecto a la abundancia y presencia – ausencia de las especies, se obtuvo la proporción de individuos de cada una de las especies en cada zona, respecto al total de individuos registrados para las mismas. Estos valores se trabajaron de forma general, así como para cada una

de las temporadas (cálida = verano y otoño; fría = invierno y primavera). Con el índice de similitud, de forma general se observan dos grupos: las puntas (zonas I y IV) y las zonas expuestas y las protegidas (Fig. 14). Las zonas expuestas (II y III) son las que presentan el valor mas alto de similitud. Este arreglo supone un gran relación con las características del hábitat por cada zona; sin embargo, no se mantiene en las distintas temporadas (Fig. 14). Aunque en la temporada cálida las zonas II y III continúan con un valor alto de similitud, la zona VI se asemeja más a éstas y las zonas IV y V tienen una mayor relación; además la zona I queda aislada de las restantes. Por otro lado, en la temporada fría se distingue nuevamente la similitud de las puntas (zona I y IV), pero se pierde la afinidad de las zonas expuestas y protegidas, ya que la relación es más estrecha entre la zona II y V que entre la III y VI, respectivamente (Fig. 14).

En este apartado es importante mencionar dos aspectos: 1) aunque el arreglo de las zonas varía entre los datos generales y por temporadas, la similitud entre las distintas zonas (con excepción de algunos valores en la temporada fría) es alta, ya que los valores del índice de Schoener se mantienen por arriba de 0.500; 2) pocas son las especies que contribuyen de una manera sustancial a que ocurran estas diferencias, ya que las especies que tienen registros puntuales no afectan de una manera tan drástica como las especies con abundancias moderadas o altas.

4.6 Preferencias por el hábitat

4.6.1 Amplitud de Hábitat

Aunque los datos fueron estandarizados, los índices de amplitud de hábitat y el de traslape posiblemente se sesgarían si se utilizaran todas las especies indistintamente; de hecho ambos dependen tanto de la presencia – ausencia como de la abundancia de las especies por zona. Debido a lo anterior, se decidió utilizar únicamente el grupo B

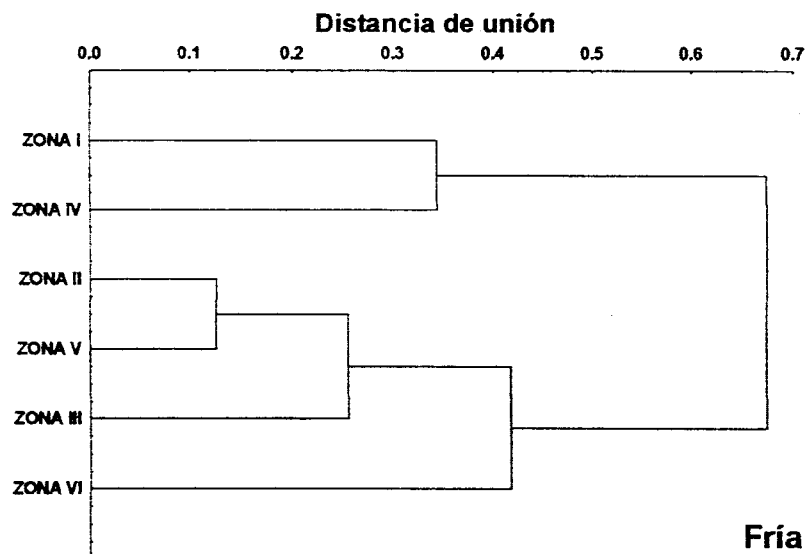
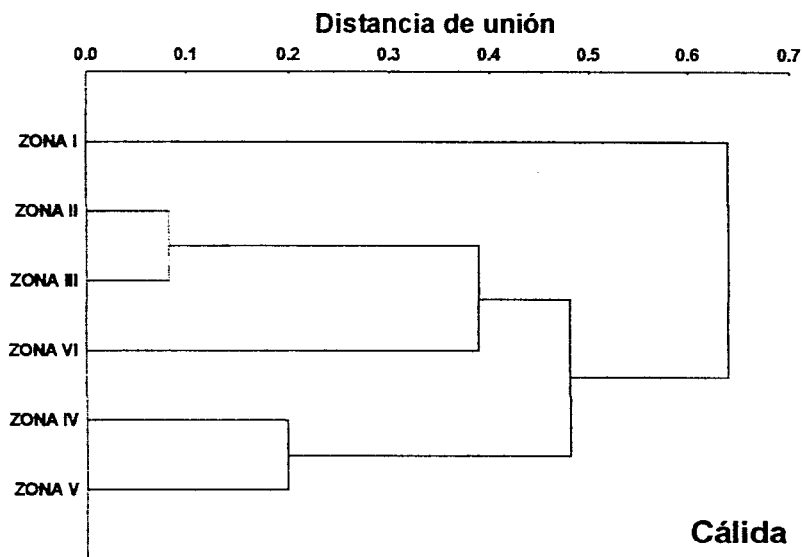
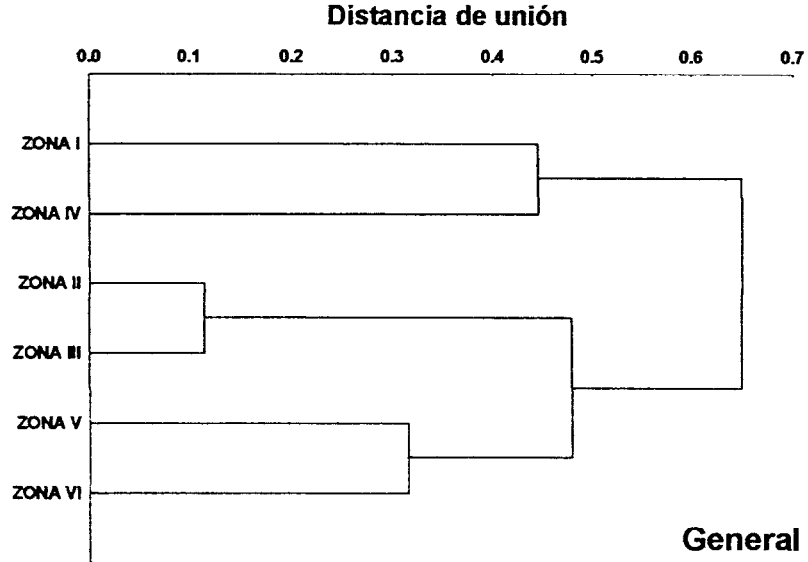


Figura 14. Grado de similitud entre las distintas zonas, respecto al número de especies y su abundancia; los datos están analizados en todo el periodo de muestreo (general), así como por temporadas (cálida = verano y otoño; fría = invierno y primavera).

(frecuentes con abundancias moderadas) y el grupo C (comunes con abundancias moderadas). Es obvio que el grupo A (muy frecuentes y abundantes) no depende de una estructura especial del hábitat; mientras que el grupo D (raras con registros puntuales) incluye especies que deben ser consideradas de una manera particular, ya que sus registros son inferiores a 50 individuos en todo el periodo de muestreo.

En este punto es importante aclarar que las 32 especies (grupo B + C) con las que se trabajó, en su mayoría se presentan en ambas temporadas. Al obtener el índice de amplitud de hábitat para cada especie (Tabla IV), algunos aspectos son importantes de mencionar:

- 1) **Especies con amplia distribución.**- Seis especies presentan valores superiores a 0.700 de amplitud, distribuyéndose en más de cinco zonas y en ambas temporadas: *Canthigaster punctatissima*, *Crocodylictis gracilis*, *Mycteroperca rosacea*, *Plagiotremus azaleus*, *Scarus ghobban* y *Sufflamen verres*. Ahora bien, otras especies tienen valores menores de 0.700, pero se presentan en más de cinco zonas y en ambas temporadas: *Microspathodon dorsalis*, *Lutjanus argentiventris*, *Mulloidichthys dentatus* y *Myripristis leiognathus*.
- 2) **Especies particulares.**- Son cinco las especies que se presentan únicamente en la temporada cálida: *Fistularia commersoni*, *Halichoeres chierchiae*, *Lythrypnus dalli*, *Scarus perrico* y *Scarus rubroviolaceus*.
- 3) **Especies peculiares.**- Cuatro especies tienen un marcado aumento en su amplitud de distribución, de la temporada fría hacia la cálida: *Epinephelus labriformis*, *Ephinephelus panamensis*, *Scarus compresus* y *Stegastes flavilatus*.

Tabla IV. Amplitud de hábitat para cada especie en la temporada cálida (verano-otoño) y fría (invierno-primavera).

	T. cálida	T. fría
<i>Abudefduf troschelii</i>	0.332	0.516
<i>Balistes polylepis</i>	0.277	0.099
<i>Canthigaster punctatissima</i>	0.975	0.738
<i>Chaetodon humeralis</i>	0.532	0.542
<i>Chromis limbaughi</i>	0.497	0.453
<i>Crocodylictis gracilis</i>	0.711	0.714
<i>Diodon holocanthus</i>	0.551	0.334
<i>Epinephelus labriformis</i>	0.730	0.444
<i>Epinephelus panamensis</i>	0.765	0.391
<i>Fistularia commersoni</i>	0.264	
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0.281	0.379
<i>Halichoeres chierchiae</i>	0.157	
<i>Haemulon maculicauda</i>	0.283	0.330
<i>Haemulon sexfasciatus</i>	0.275	0.171
<i>Kyphosus elegans</i>	0.124	0.195
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0.682	0.692
<i>Lutjanus viridis</i>	0.681	0.547
<i>Lythrypnus dalli</i>	0.482	
<i>Microspathodon dorsalis</i>	0.671	0.728
<i>Mulloidichthis dentatus</i>	0.639	0.665
<i>Mycteroperca rosacea</i>	0.943	0.943
<i>Myripristis leiognathus</i>	0.526	0.750
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0.789	0.755
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0.337	0.337
<i>Sargocentron suborbitalis</i>	0.147	0.384
<i>Scarus compressus</i>	0.488	0.099
<i>Scarus ghobban</i>	0.953	0.716
<i>Scarus perico</i>	0.437	
<i>Scarus rubroviolaceus</i>	0.422	
<i>Serranus psittacinus</i>	0.373	0.303
<i>Stegastes flavilatus</i>	0.554	0.238
<i>Sufflamen verres</i>	0.991	0.928

4.6.2 Traslape de nicho

Los análisis correspondientes a este apartado se realizaron también para ambas temporadas. Los datos utilizados fueron el promedio de individuos registrados para cada especie en cada zona; posteriormente se obtuvo el índice de traslape para todos los posibles pares de especies.

Temporada cálida.- Respecto al traslape entre estas especies, 496 pares fueron los que se obtuvieron; de estos, 33 tienen valores mayores a 0.700 de traslape. Cuatro parejas superaron el 0.900 de traslape (*Canthigaster punctatissima* – *Halichoeres nicholsi*; *Diodon holocanthus* – *Stegastes flavilatus*; *Fistularia commersoni* – *Pomacanthus zonipectus*; *Fistularia commersoni* – *Serranus psittacinus*).

Los grupos que pueden identificarse, al observar las preferencias de distribución de las especies, se muestran en la figura 15. Cuatro especies se distinguen de las demás por su presencia en la zona I: *Chromis limbaughi*, *Pomacanthus zonipectus*, *Serranus psittacinus* y *Fistularia commersoni*; de hecho, tres de estas se encuentran dentro de las parejas con traslapes altos (párrafo anterior). Las restantes especies se encuentran comprendidas en dos grupos importantes (Fig. 15):

Grupo 1.- Conformado principalmente por especies que se distribuyen en mas de cuatro zonas. Cuatro subgrupos pueden identificarse:

- i) Cuatro especies preferentes de las zonas V y VI: *Abudefduf troschelii*, *Mulloidichthys dentatus*, *Lutjanus argentiventris* y *Scarus perrico*.
- ii) Especies con amplia distribución sin una preferencia marcada por alguna zona. Se incluyen aquí: *Lutjanus viridis*, *Microspathodon dorsalis*, *Mycteroperca rosacea*, *Sufflamen verres* y *Scarus ghobban*.
- iii) Dos especies, *Scarus compressus* y *S. rubroviolaceus*, de las zonas III, IV y V.
- iv) La mayoría de sus especies registran valores altos en las zonas I y IV: *Canthigaster punctatissima*, *Epinephelus panamensis*, *E. labriformis*, *Chaetodon humeralis*, *Diodon holocanthus* y *Stegastes flavilatus*.

Grupo 2.- Con excepción de *Crocodylictis gracilis*, *Plagiotremus azaleus* y *Myripristis leiognathus*, este grupo esta formado por especies que se distribuyen únicamente en dos o una zona. Incluye cuatro subgrupos:

- v) Cuatro especies que se presentan principalmente en la zona V: *Balistis polylepis*, *Halichoeres nicholsi*, *H. chierchiae* y *Haemulon sexfaxciatus*.
- vi) Una especie, *Kyphosus elegans*, que únicamente se presenta en la zona IV.
- vii) Incluye especies con amplia distribución: *C. gracilis*, *P. azaleus*, *M. leiognathus* y *Lythrypnus dalli*. Sin embargo, más del 50% de los organismos de cada especie, se censaron en las zonas II y III.
- viii) Dos especies, *Haemulon maculicauda* y *Sargocentron suborbitalis*, con distribución únicamente en la zona II y III.

Temporada fría.- Con referencia al traslape, se obtuvieron un total de 351 combinaciones posibles entre todas las especies. En este caso, 38 pares tuvieron valores mayores al 0.700 de traslape. En esta temporada *Pomacanthus zonipectus* y *Diodon holocanthus* registran el mayor traslape (0.969).

Las especies de la temporada fría se encuentran comprendidas en dos grupos importantes (Fig. 16):

Grupo 1.- Con excepción de *Haemulon maculicauda* y *Sargocentron suborbitalis*, esta conformado por especies que se distribuyen en mas de cuatro zonas. Cuatro subgrupos pueden identificarse:

- i) Cuatro especies preferentes de las zonas V y VI: *Abudefduf troschelii*, *Lutjanus argentiventris*, *Microspathodon dorsalis* y *Lutjanus viridis*.
- ii) Especies con amplia distribución, pero con preferencia por las zonas II y III. Se incluyen aquí tres especies: *Crocodylictis gracilis*, *Myripristis leiognathus* y *Plagiotremus azaleus*.
- iii) Cuatro especies presentes en mas de cinco zonas y sin ninguna tendencia de distribución: *Mulloidichthis dentatus*, *Sufflamen verres*, *Scarus ghobban* y *Mycteroperca rosacea*.

- iv) Dos especies, *Haemulon maculicauda* y *Sargocentron suborbitalis*, con distribución únicamente en la zona II y III.

Grupo 2.- La mayoría de las especies presentes en este grupo, se distribuyen únicamente en dos o una zona. Se reconocen cuatro subgrupos:

- v) Tres especies que tienen registro únicamente en la zona IV: *Balistis polylepis*, *Scarus compressus* y *Stegastes flavilatus*.
- vi) Dos especies, *Haemulon sexfasciatus* y *Kyphosus elegans*, preferentes de la zona VI.
- vii) Incluye especies distribuidas en mas de cuatro zonas y sin una tendencia aparente: *Canthigaster punctatissima* y *Chaetodon humeralis*.
- viii) Especies que presentan principalmente registros en las zonas I y IV: *Epinephelus panamensis*, *E. Labriformis*, *Chromis limbaughi*, *Halichoeres nicholsi*, *Diodon holocanthus*, *Pomacanthus zonipectus* y *Serranus psittacinus*.

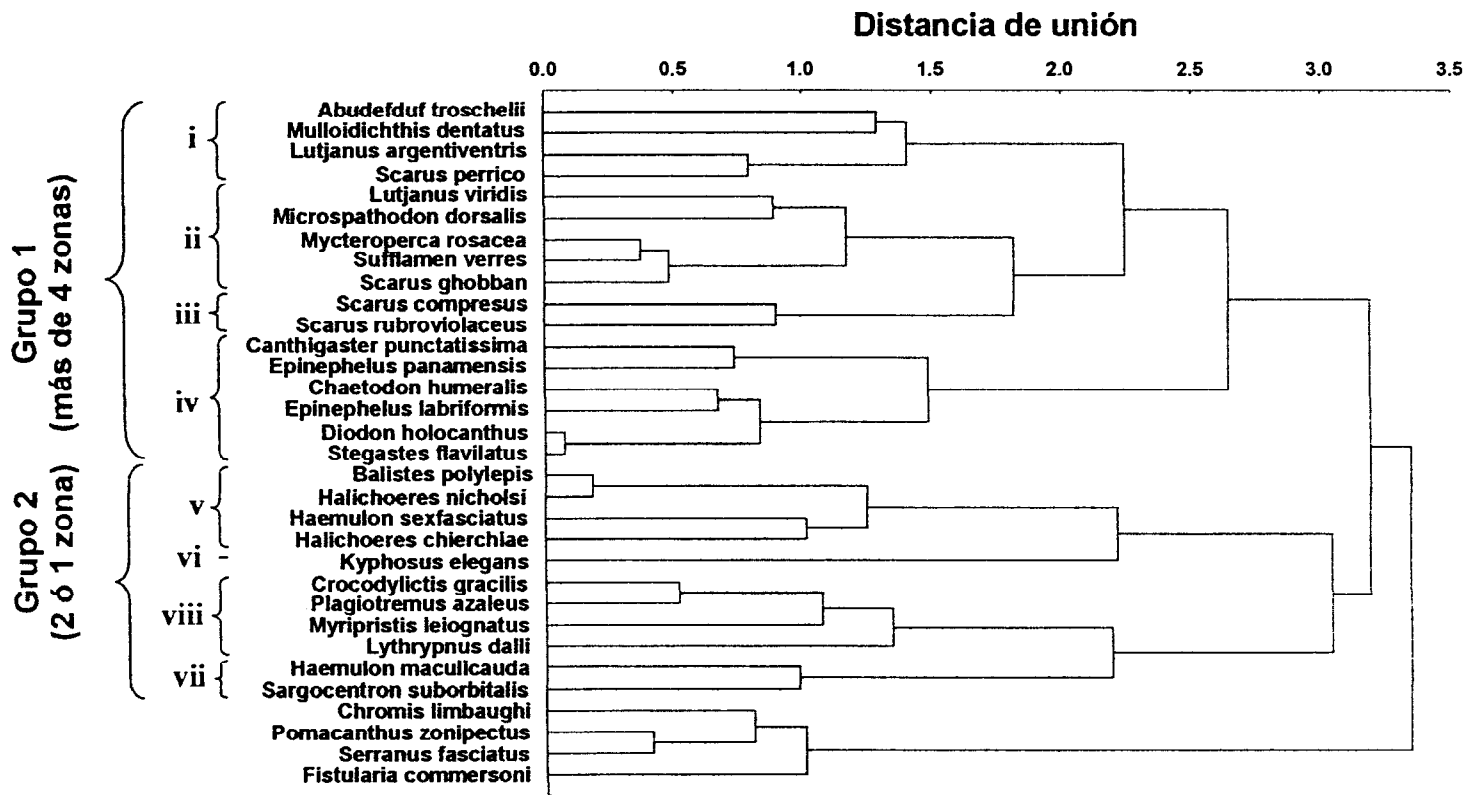


Figura 15.- Traslape de Nicho. Grupos formados de acuerdo con las preferencias de distribución de las especies en la temporada cálida.

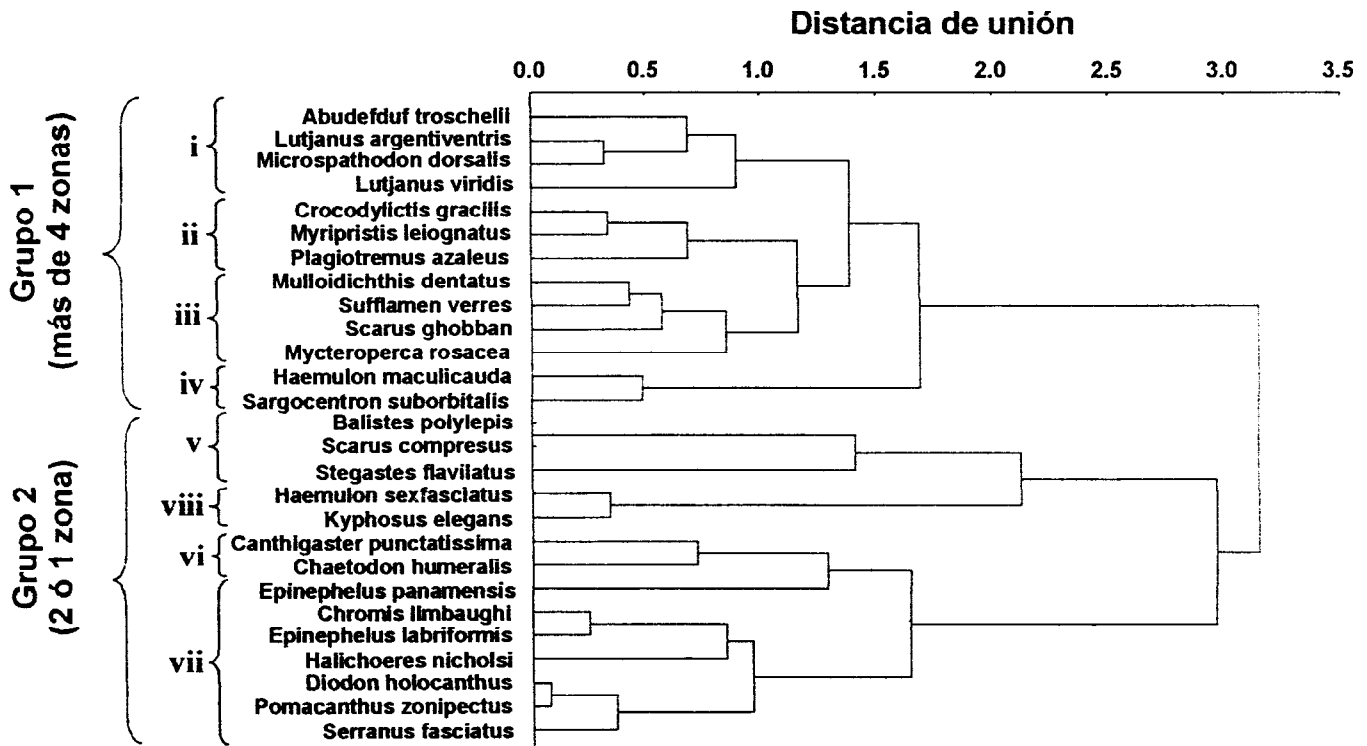


Figura 16.- Traslape de Nicho. Grupos formados de acuerdo con las preferencias de distribución de las especies en la temporada fría.

5. DISCUSION

5.1 Hábitat y peces

El elenco sistemático realizado para Los Islotes, así como, el análisis sobre distribución y diversidad de la ictiofauna arrecifal, demuestran la importancia de esta área comparada con zonas aledañas (e.g. Pérez-España *et al.*, 1996; Sánchez *et al.*, 1997). En particular el número de especies registradas en el presente trabajo, aumenta los registros previos (84 spp.) reportados por Sánchez *et al.* (1997). Por otro lado, los resultados de estacionalidad concuerdan con los valores elevados en verano y otoño obtenidos por Pérez-España *et al.* (1996), respecto a la diversidad y equitatividad de la ictiofauna arrecifal en localidades al sur del área de estudio (Ensenada Grande, Candelero, San Gabriel y Cueva de León). Este patrón refleja la elevada estacionalidad presente en los ambientes marinos del Golfo de California (Thomson y Lehner, 1976) y sugiere una fuerte influencia sobre las comunidades de peces arrecifales.

Los resultados obtenidos indican que el arreglo de especies en Los Islotes tiene una estructura independiente de las características del hábitat y cambia a través del tiempo. La mayoría de las especies de peces arrecifales registradas son generalistas, demostrando que tienen una gran amplitud de distribución en distintos hábitats. A esta pequeña escala espacial, la segregación por el hábitat puede ser más una respuesta a otros factores (descritos más adelante) que el hábitat en sí (Sale y Douglas, 1984). La cercanía y el movimiento de agua entre hábitats, contribuye a que las poblaciones de las distintas especies se mantengan conectadas, ya sea porque las larvas pueden escoger cualquier hábitat para el sitio de asentamiento o por la migración de juveniles y adultos. Por ende, la abundancia relativa de las especies puede ser mas bien el resultado de una buena elección de sitio o diferencias en la sobrevivencia debido a depredación, competencia o disponibilidad de alimento (Clarke, 1977).

Un estudio anterior dentro del Golfo de California (Molles, 1978), también estableció que no hay una relación entre el total de especies ícticas (número de especies residentes, residentes secundarias o móviles) y la complejidad estructural de distintos arrecifes, diseñados para comprobar dicha hipótesis; de hecho, la diversidad de espacios no tuvo una correlación positiva con la riqueza específica ni con otra variable. Sin embargo, desde la década pasada existe un gran debate sobre la importancia de varios procesos que influyen en la abundancia y distribución espacial de los peces de arrecife y en su estructura en cuanto a riqueza específica (Ogden y Ebersole, 1981; Williams, 1982; Sale y Douglas, 1984; Robertson y Gains, 1986).

Este debate tiene dos razones principales. En primer lugar, los resultados de estudios de composición y dinámica poblacional de la fauna arrecifal no han producido opiniones concordantes en el grado en que estos arreglos son estables o predecibles, ya que hay evidencia de procesos estocásticos debido a la un gran variabilidad en el reclutamiento de juveniles. La segunda razón se enfoca al elevado traslape que existe entre las especies con respecto al alimento y al hábitat en escalas locales; por lo tanto, no es muy clara la repartición de recursos que sustenta uno de los modelos (Smith y Tyler, 1972; Smith 1978) que explican la gran diversidad de estos sistemas y la coexistencia de competidores a esta escala.

Diversos estudios han señalado correlaciones positivas entre la complejidad estructural del sustrato y la riqueza específica o la diversidad (Risk, 1972; Talbot y Goldman, 1972; Luckhurst y Luckhurst, 1978a; Gladfelter *et al.*, 1980; Carpenter *et al.*, 1981). La relación con la abundancia de peces ha sido menos consistente y no hay patrones bien definidos de forma general (Callum y Ormond, 1987); pero se han establecido correlaciones positivas con la biomasa de peces (Carpenter *et al.*, 1981; Anderson *et al.*, 1989). Esto resultados sugieren que las comunidades de peces arrecifales existen de una manera más o menos en equilibrio, a través de interacciones bióticas como la competencia por ciertas características del hábitat (Gladfelter y Gladfelter, 1978; Anderson *et al.*, 1981; Ogden y Ebersole, 1981). Por ende, la composición de especies

se determina por los sitios que están disponibles para refugio o reproducción, ya que muchas tienen requerimientos precisos o específicos (Clarke, 1970; Smith y Tyler, 1972).

Por otro lado, otros estudios han llegado a la conclusión de que la estructura de estas comunidades no está en equilibrio, debido a las elevadas variaciones en el reclutamiento de individuos y también por depredación y otras causas de mortalidad (Sale, 1977; 1979; Talbot *et al.*, 1978; Bohnsack y Talbot, 1980; Williams, 1980). Señalan que la complejidad estructural del hábitat está correlacionada ligeramente con la riqueza específica en general, de las especies más asociadas al sustrato y casi nada con las especies más móviles (Callum y Ormond, 1987); por lo tanto, ninguna de las variables del sustrato por sí sola constituye un buen predictor de la abundancia de peces.

En primera instancia esto representa un gran dilema; sin embargo, hay diferencias muy marcadas entre estos trabajos. Los primeros principalmente se han realizado en el mar Caribe, mientras que los segundos se incluyen dentro de los realizados en "La Gran Barrera de Arrecifes" (Australia). Los estudios del Caribe han cubierto escalas espaciales bastante amplias, mientras que los australianos básicamente han comprendido agrupaciones pequeñas de peces de cabezas de coral aisladas y arrecifes artificiales pequeños. Esto es muy importante porque los procesos que suceden en escalas espaciales grandes, difícilmente son comparables con los presentes a escalas pequeñas (Sale, 1998); dichas escalas deben ser consideradas en cualquier investigación para determinar el grado de precisión requerida (Luckhurst y Luckhurst, 1978a).

En una escala espacial amplia se pueden ver especies con una segregación clara por hábitats, reflejándose en distintos grupos que se encuentran en determinados hábitats; de hecho, en la bahía de La Paz, estos grupos pueden describir las características del ambiente donde se encuentran: ambientes oceánicos, protegidos o artificiales (Arreola-

Robles, 1998). En una escala espacial más pequeña (e.g. Los Islotes), la segregación por el hábitat continúa pero es menos pronunciada, comenzando a reflejarse principalmente en las abundancias relativas de las especies más que en la presencia o ausencia de las mismas dentro de los hábitats (Sale y Douglas, 1984). Los distintos hábitats que rodean los islotes presentan valores altos de similitud (Fig. 13), los cuales se mantienen tanto en la temporada cálida como en la fría; por lo tanto, aunque varíen sus abundancias relativas, las especies pueden presentarse en hábitats con distintas características estructurales, sugiriendo que la riqueza específica no es consistente con las variables descriptoras del hábitat cuantificadas en este estudio. Experimentalmente esto puede confirmarse con el diseño de arrecifes artificiales, ya que se ha visto que el arreglo de las comunidades de peces en estos sitios es muy similar a los hábitats naturales; no obstante las mayores diferencias están en la densidad y biomasa de organismos (Bayle-Sempere *et al.*, 1994).

En este sentido, ¿Porqué la mayoría de las especies se distribuyen indistintamente en cualquier hábitat?. Quizá el problema debe apreciarse no como especies sino como individuos, para los cuales el arrecife (hábitat) es una marca que representa una fuente de refugio o alimento. Por ejemplo, los arrecifes aislados que están rodeados por barreras extensas de arena o canto rodado, ofrecen un gran contraste en el relieve vertical con arrecifes similares o con arrecifes topográficamente heterogéneos; estos contrastes pueden ser especialmente atractivos para los peces (Williams, 1982).

En muchos lugares de la bahía de La Paz cubiertos por grandes extensiones de arena y sedimento calcáreo, las rocas de distintos tamaños o ciertas estructuras (e.g. pecios, canastas para cultivo de moluscos) que resaltan en dichos fondos, albergan una gran cantidad de peces principalmente los de tallas pequeñas (observaciones personales). Sin embargo, de acuerdo con Smith y Tyler (1972) y Luckhurst y Luckhurst (1978b) el espacio es un recurso importante y limitado, ya que los valores temporales de utilización del mismo son altos. Bajo esta perspectiva, si las especies no tienen una estrecha

asociación con las características estructurales del hábitat ¿Qué variables también son importantes en la estructura de comunidades de peces arrecifales?

5.2 Variables alternativas

Con el conocimiento generado hasta la fecha, se han mencionado distintas variables que pueden afectar de una manera significativa a la comunidad de peces arrecifales. Algunas tienen una influencia directa sobre las especies como lo es la profundidad, que por si sola, es un mejor predictor de la riqueza específica (Callum y Ormond, 1987). En Los Islotes la relación de esta variable con el número de especies, abundancia y diversidad, no presentó valores significativos constantes. Sin embargo, las zonas más someras presentaron más especies en promedio que las zonas más profundas; teniendo en cuenta que las primeras también son las que se encuentran en la parte protegida de la isla.

La relación profundidad-especies debe considerarse con cuidado, ya que puede enmarcarse más hacia adaptaciones fisiológicas o efectos indirectos de la temperatura, luminosidad o procesos hidrodinámicos (Bayle-Sempere *et al.*, 1994). Sin embargo hay evidencia de que algunas especies seleccionan su sitio para vivir, de acuerdo con la profundidad del hábitat (Boer, 1989). En Los Islotes, los hábitats más profundos (30 metros) pero más homogéneos (jardines de coral negro y rodolitos) que los analizados en este trabajo, soportan menos especies pero se pueden observar individuos con un amplio intervalo de tallas (observaciones personales); de hecho, hay especies con una clara preferencia por estos hábitats: *Chaetodon humeralis*, *Halichoeres dispilus* y *Serranus psitacinus*.

Otra variable importante es la diversidad biológica del sustrato, ya que puede tener una correlación positiva con la riqueza de especies más móviles (Callum y Ormond, 1987). Posiblemente las poblaciones de macroalgas e invertebrados son más importantes para atraer peces que la configuración física del sustrato. En Los Islotes

algunas especies de herbívoros, como acantúridos y escáridos, regularmente forman agrupaciones alimenticias y se mantienen recorriendo distintos hábitats a lo largo del día; este tipo de estrategias son importantes particularmente en lugares donde hay un elevado número de individuos que defienden alguna parte del arrecife (e.g. pomacentridos). Por otro lado, depredadores como serránidos y lutjánidos también tienen una gran movilidad en distintos hábitats del Golfo de California, manteniendo una búsqueda constante de sus presas; de hecho, llegan a mezclarse en cardúmenes de otras especies (*Prionurus punctatus* y *Kyphosus analogus*) para conseguir su alimento (Montgomery, 1975).

Sin embargo estos patrones no son generales, ya que se ha mencionado que la diversidad biológica no tiene correlaciones significativas con la comunidad íctica (Risk, 1972; Luckhurst y Luckhurst, 1978b), que la relación es muy variable (Sale y Douglas, 1984) o que únicamente tiene alguna correlación con ciertos grupos como los blenidos (Talbot *et al.* 1978). Estas conclusiones contrastantes pueden ser el resultado de generalizar el problema a escala específica y no interpretarlos a una escala mayor (la comunidad en general). Es decir, factores como corrientes y mantos algales pueden influir en un grado más trófico (Gladfelter *et al.*, 1980), produciendo que la proporción de organismos de distintos grupos tróficos se mantenga sin cambios aparentes después de un fuerte disturbio (Brock *et al.*, 1979), aunque la similitud de especies antes y después del evento sea muy baja. Por lo menos en la mayoría de los arrecifes de la parte sur-occidental del Golfo de California (Loreto - Cabo San Lucas), las especies zooplantófagas tienen ordenes de densidad de cientos de individuos en pocos metros cuadrados (250); los omnívoros y algunos herbívoros presentan densidades de decenas de individuos; y por último, herbívoros y carnívoros únicamente con unidades de individuos en la misma unidad de área (datos no publicados).

La cobertura de coral se encuentra también como una variable de controversia. Se menciona que aislado de los efectos del tamaño del arrecife, profundidad y complejidad estructural, cambios pequeños en la cobertura de coral vivo producen cambios

significantes en la riqueza específica y abundancia de peces (Bell y Galzin, 1984). En específico, los chaetodontidos coralinívoros obligados tienen una ligera asociación con la cobertura de coral. No obstante, en algunos casos la cobertura de coral vivo tiene poca influencia en la abundancia o riqueza específica de cualquier familia (Callum y Ormond, 1987) o con el número de especies residentes y crípticas (Lukhurst y Luckhurst, 1978a). En Los Islotes, pocos hábitats cuentan con la presencia de cabezas de coral aisladas y estas no superan el 2% de la cobertura total, lo que difícilmente tiene un efecto sobre las especies presentes. Sin embargo, hay especies como el halconcito *Cirrhythys oxycephalus* y juveniles de otras (e.g. *Holacanthus passer*, *Stegastes rectifraenum*, *Prionurus punctatus*) que tienen una estrecha relación con este tipo de biocenosis; en cabezas de coral de distintos tamaños, pueden observarse una gran cantidad de estos peces. Estudios más específicos se requieren para evaluar el valor de estas biocenosis, determinar si hay alguna correlación entre el tamaño de las cabezas y la densidad de individuos y realizar experimentos de removimiento de organismos para ver aspectos de repoblamiento.

También se deben examinar los efectos de la interacción de las especies sobre la distribución de los peces. Posiblemente la depredación juegue un papel importante en la presencia o ausencia de alguna especie dentro de un hábitat determinado. Una de las teorías más aceptadas para explicar el estructuramiento de estas comunidades, es que las poblaciones de adultos se mantienen por debajo del límite de recursos, a través de la mortalidad de juveniles y adultos por depredación y porque no se presenta la exclusión competitiva (Talbot *et al.* 1978, Bohnsack y Talbot 1980, Hixon y Beets 1989, Hixon 1991). La depredación puede forzar a las presas a competir por espacios de refugio y puede afectar la diversidad local de especies, alterando los patrones de distribución y abundancia de las especies presa. No se cuenta con trabajos referentes a los efectos de depredación en especies del Golfo de California, por lo que es necesario evaluar cual es el grado de influencia de este aspecto principalmente con: 1) las adaptaciones morfológicas y conductuales que muestran las especies presas para minimizar el riesgo de ser depredadas y, 2) establecer si la abundancia de las especies

presas puede ser predecible cuando la densidad de depredadores o refugios para las presas sufren un cambio.

La competencia puede determinar el número y tipo de especies presentes en la comunidad debido a que los recursos son limitados (Smith y Tyler, 1972; Smith 1978). Este modelo se basa en trabajos que han demostrado que los peces de arrecife exhiben una repartición de recursos como: diferentes tipos de alimento, zonas de alimentación u horas de actividad en el día. De hecho, en Los Islotes se ha reportado la diferenciación en la conducta alimenticia y uso del espacio, de los sexos y clases de talla del *Holacanthus passer* (Aburto *et al.*; en revisión). Además, la presencia de competidores potenciales puede ser un factor decisivo en el éxito del reclutamiento de los juveniles (Russell *et al.*, 1974) y en específico puede mencionarse que los pomacentridos y acanthuridos (herbívoros y territorialistas), tienen una influencia importante en la distribución de otras especies de herbívoros particularmente scáridos (Callum y Ormond, 1987).

Algunos estudios han sugerido que hábitats comparables soportan mas especies en áreas donde hay especies más grandes, que en las que hay especies pequeñas (Smith, 1978; Walsh, 1985). Por otra parte, la migración posiblemente incluye pocas especies y, en términos de individuos adultos, posiblemente no importa. En Los Islotes, los individuos de especies como el ángel rey *Holacanthus passer* se mantienen en la isla permanentemente (Arreola-Robles, 1997), sugiriendo que la migración e inmigración tiene poca influencia en la estructura de la comunidad.

La estacionalidad puede ser uno de los factores más importantes, interpretada como un mecanismo cuyos efectos y acciones son impredecibles para los peces, tanto en espacio como en tiempo. En este trabajo la temporalidad determinó patrones tanto en el número de especies como en los índices ecológicos utilizados para describir la comunidad de peces; presentándose dos temporadas bien marcadas (cálida y fría), cuya separación fueron los valores altos registrados en otoño y los mínimos en invierno.

El Golfo de California es uno de los ambientes marinos con gran estacionalidad (Thomson y Lehner, 1976), por lo que no sorprende que influya bastante en determinar la comunidad; de hecho, las distintas temperaturas anuales pueden imponer los patrones de reproducción y reclutamiento (Talbot *et al.* 1978). Estos patrones también pueden estar vinculados con los cambios estacionales locales en la disponibilidad de alimento para larvas y los nuevos juveniles asentados, o con factores que cambian anual o semianualmente como la intensidad y la dirección de las corrientes; posiblemente como un mecanismo para incrementar la retención o dispersión de larvas (Talbot *et al.* 1978).

En Los Islotes, no se encontraron diferencias significativas en la variación del número de individuos en el año de muestreo. Sin embargo, fueron evidentes pequeñas diferencias entre las zonas en algunas épocas del año. Posiblemente esta carencia de patrones esté más relacionada con el método de censado para adultos utilizado (semicuantitativo), que con la ausencia en sí de individuos. La relación (temporada - individuos), se enfoca más hacia los nuevos colonizadores (reclutas) que a los adultos, ya que hay una variación en los intervalos de colonización; mucho más rápidos en verano (27 spp. / 2 semanas) que en invierno (27 spp. / 4 meses) (Talbot *et al.*, 1978). Esto indica que hay un descenso en el registro de individuos, precisamente cuando la actividad reproductiva se vuelve mínima y por lo tanto cuando los requerimientos de espacio se vuelven mínimos (Sale, 1975).

5.3 Influencia diferencial

Como se explicó anteriormente, hay variables que influyen más o menos en la estructura de la comunidad y, cabe aclarar, que no tienen que ser excluyentes unas de otras. Sin embargo, no se puede esperar la misma respuesta en todas las especies, respecto a distintas variables que influyan en la distribución y abundancia de los organismos. De nuevo, la escala espacial juega un papel muy importante, ya que la

respuesta de los individuos puede manifestarse en distintos niveles. En el caso de la complejidad estructural del hábitat (la rugosidad, el número y tamaño de rocas, la cobertura de distintos fondos, etc.) puede tener un efecto diferencial en el comportamiento de los individuos como son: la elección del sitio para refugiarse, el sitio para alimentarse o el lugar para reproducirse.

Cuando se analizaron los resultados al nivel de comunidad (global), no se detectó una clara relación entre las variables descriptoras del hábitat utilizadas y el número de especies, abundancia o diversidad. En ciertas épocas del año la relación hábitat - biota fue significativa, positiva o negativa (Tabla III).

A escala específica, aunque la mayoría de las especies no presentaron preferencias de distribución en algún hábitat determinado, se registraron algunas con cierto patrón de distribución. Esto no es raro y se pueden citar muchos ejemplos, ya que especies pequeñas y más asociadas al sustrato (pomacéntridos), con pequeños territorios o "ámbito hogareño", tienen correlaciones positivas entre la rugosidad y la abundancia y riqueza de especies; especies con pequeños "home-range's" o territorios un poco más amplios (chaetodontidos), únicamente se correlacionan positivamente con el número de hoyos mayores a 50 cm de diámetro (Callum y Ormond, 1987). Por otra parte, los pomadásidos, holocéntridos y serránidos forman grupos de descanso en el arrecife durante el día y se mueven a las zonas de mantos algales para alimentarse por las noches (Ogden y Ebersole, 1981) y, en el caso de ciertas especies que tienen requerimientos precisos de cobertura de coral vivo, estas no se integran a la comunidad hasta que exista disponibilidad de coral (Bell y Galzin, 1984); ambos ejemplos, sugieren que la respuesta diferencial de las especies también se enmarca en escalas temporales (horas del día o estacionalidad).

Esta respuesta diferencial de las especies tiene implicaciones que van más allá de la pura distinción del comportamiento de los organismos. En una escala al nivel de la comunidad, después de los amplios periodos de colonización, parece que la mayoría de

las especies llegan a formar una comunidad persistente y estable, lo que indica un orden estructural (Ogden y Ebersole, 1981). En Los Islotes pocas especies son muy abundantes y frecuentes, dos grupos intermedios de especies mantienen un balance entre su abundancia relativa y su frecuencia de aparición y un último grupo incluye a la mayoría de las especies con carácter de raras (poco frecuentes y con abundancias relativas muy bajas). En muchos casos, esta jerarquía de especies (orden - número de especies), no muestra diferencias significativas respecto a la temporada del año (Talbot *et al.*, 1978); de hecho, las especies raras se mantienen como el principal componente en cualquier temporada.

La comunidad de peces arrecifales de Los Islotes, por tanto, tiene un arreglo descrito para muchas comunidades. Inclusive el orden jerárquico de las especies en general (importancia relativa), es muy similar al de otras localidades de la Bahía de La Paz (ver Sánchez *et al.*, 1997). La interpretación de este tipo de arreglos básicamente se ha enfocado al reparto de recursos y, más específicamente al reparto del hábitat, ya que es una fuerza importante para la estructuración de la comunidad de peces (García, 1995). De este modo, las especies generalistas son más abundantes que las especialistas debido al hecho de que éstas últimas tienen una menor proporción de hábitat disponible (García, 1995). Por ende, la abundancia de cada especie dependerá de la existencia de una serie de condiciones restrictivas (e.g. alimentación, aspectos demográficos, etc.), así como de ciertas condiciones del entorno; cuanto mayor sea el número de estas condiciones, menor será la probabilidad de que esa especie esté presente (Frontier, 1985).

5.4 Repartición de recursos

Si las condiciones antes mencionadas se llevan a cabo, forzosamente deben comprender conceptos como la especialización de las especies y la competencia. Sin embargo es un tema muy polémico, ya que hay evidencia de que la "oportunidad" en el

arreglo de comunidades de peces juega un papel muy importante y, probablemente, es resultado de la presencia de un gran número de especies similares ecológicamente (Sale, 1977; 1978). Cuando las especies empiezan a ocupar un espacio vacante en el hábitat, es probable que estas especies se determinan por quien llega primero.

Hay trabajos que apoyan la repartición de recursos (espacio - alimento) entre especies. Estos no son generales, ya que en algunas familias como serránidos se puede detectar, pero en otras como escáridos (herbívoros) no se presenta (Anderson *et al.*, 1981). Smith y Tyler (1972) plantearon la hipótesis, que la especialización sobre sitios de refugio es uno de los mayores determinantes de la alta diversidad de peces arrecifales; no obstante Sale y Dybdahl (1975) presentaron evidencias contrarias.

Los resultados obtenidos con este trabajo, demuestran que las especies tienen valores altos de traslape de nicho. Se ha sugerido (Talbot *et al.*, 1978), que esto refleja que no están particularmente especializadas y que la mayoría tienen requerimientos ecológicos similares, por lo que pueden coexistir en los mismos hábitats. Además, las especies de peces arrecifales son más o menos iguales en sus habilidades para obtener espacio y ninguna parece tener ventajas competitivas (Sale, 1975, 1977).

Definitivamente la oportunidad depende del número de especies posibles para ocupar ese espacio vacante, principalmente en la etapa de asentamiento de los individuos. Por ende, en lugares con una gran riqueza específica (e.g. La Gran Barrera de Arrecifes), este mecanismo tiene más relevancia en el arreglo de comunidades ícticas arrecifales, que la misma interacción entre especies. En el Golfo de California (Molles, 1978), existe un pequeño número de especies alternativas disponibles para ocupar un sitio particular en la comunidad, resultando una gran similitud en la composición de especies en diferentes hábitats.

Lo anterior refleja la importancia de los nuevos colonizadores (reclutas), en la estructura de las comunidades de peces; de hecho, los datos de colonización exhiben una

evidencia convincente de que hay un equilibrio en el número de especies (Talbot *et al.*, 1978). Schoener (1974) concluye que los datos de colonización para un número de comunidades bénticas muestran un equilibrio de especies, debido al número de posibles colonizadores en relación con el número de especies en la comunidad; por tanto, esto permite que siga creciendo. Los resultados de la estacionalidad del presente trabajo, así como los de Pérez *et al.* (1996), sugieren que el intervalo de colonización muestra un fuerte componente periódico, así que en el invierno hay pérdida de especies y en verano una ganancia; este patrón en variación temporal, establece el desarrollo de un equilibrio en el número de especies como el comienzo de un gran corto - circuito (Talbot *et al.*, 1978).

Ciertamente el conocimiento de las comunidades ícticas arrecifales del Golfo de California aún es insuficiente, principalmente en aspectos demográficos de las distintas especies. Una teoría fundamental sobre el estructuramiento de estas comunidades, se basa en que el reclutamiento de peces en el arrecife y su subsecuente viabilidad para competir por un espacio limitado, determina la composición de especies en la comunidad (Sale 1974, 1977, 1978, 1991; Sale y Dybdahl 1975). Actualmente ningún trabajo en el Golfo de California se ha enfocado a las primeras etapas de vida de las especies. Esto constituye un gran problema para establecer los factores que influyen en el estructuramiento de la comunidades, ya que se encuentran en sistemas abiertos; es decir, las poblaciones locales de las especies exportan todos los gametos y larvas al mar abierto y reciben nuevos reclutas producidos por otras poblaciones.

La principal consecuencia de lo anterior, es que el reclutamiento local es independiente del éxito reproductivo local de las especies, porque realmente representa el éxito para otras poblaciones. Aunado a lo anterior, la elevada mortalidad durante la fase planctónica es una variable más de lo impredecible del reclutamiento larval en los arrecifes. En conjunto (reclutamiento y mortalidad larval) representan una alta diversidad de especies en los arrecifes, ya que los reclutas colonizan pequeños parches

en un proceso de reclutamiento estocástico y, por lo tanto, se determina la estructura de la comunidad.

Sin datos sobre los procesos en las etapas antes y después del reclutamiento, difícilmente podemos evaluar la importancia de distintas variables (hábitats, competencia, depredación, estacionalidad, etc.) en el estructuramiento de las comunidades ícticas arrecifales del Golfo de California. Es necesario entonces, establecer si el reclutamiento larval es usualmente bajo respecto a las poblaciones de adultos y determinar la capacidad de carga de los distintos hábitats, para entender si los recursos son o no limitados. En teoría no se presenta una exclusión competitiva entre especies ya que no existe una limitación en recursos (Williams, 1980; Doherty, 1981; Victor, 1983), lo cual se puede observar en la densidad poblacional y la estructura de edades de las especies. En esencia, la denso-dependencia y la elevada variabilidad del reclutamiento determina patrones de abundancia de especies y la estructura poblacional de los sistemas arrecifales.

En peces de arrecife, ocupar un sitio particular puede determinar simplemente la habilidad de dispersión larval y, una vez asentadas exitosamente defenderán el lugar contra nuevos colonizadores, convirtiendo la competencia interespecífica en una lotería en la cual la exclusión competitiva en cualquier hábitat es muy elevada (Sale, 1974). En este sentido, los factores de oportunidad pueden ser muy importantes en determinar la distribución y diversidad de la íctiofauna arrecifal (Sale y Dybdahl, 1975).

6. CONCLUSIONES

En resumen, con la información obtenida con este estudio y a la luz del conocimiento generado en ecología de comunidades, se concluye:

- 1) Con el esfuerzo de muestreo realizado, se determinó que el elenco sistemático de Los Islotes B.C.S., comprende un total de 102 especies incluidas en 82 géneros y 42 familias.
- 2) La estructura de la comunidad de peces arrecifales en Los Islotes varía ampliamente en espacio y tiempo, debido a distintos mecanismos que interactúan conjuntamente haciendo que las abundancias relativas de las mismas cambie fuertemente. Por ende, al nivel de especies, las características estructurales del hábitat mantienen una relación poco marcada con la presencia o ausencia de especies. Sin embargo, al nivel de organismos, las variables del hábitat juegan un papel más importante en la selección de hábitats y el reclutamiento de nuevos colonizadores.
- 3) La estacionalidad fue el factor más importante en el arreglo de la comunidad. Ninguno de los descriptores del hábitat utilizados presentó una correlación constante en el tiempo con la riqueza, abundancia y diversidad de la comunidad.
- 4) La mayoría de las especies tienen una amplia distribución. Pocas especies se encuentran restringidas a un cierto tipo de hábitat. De este modo, las especies generalistas son más abundantes que las especialistas debido al hecho de que éstas últimas tienen una menor proporción de hábitat disponible.
- 5) A esta escala espacial (Los Islotes), la segregación de especies en distintos hábitats es poco pronunciada. Sin embargo, se refleja en diferentes abundancias relativas más que en la presencia o ausencia de especies.

7. SUGERENCIAS

Con los resultados de este trabajo surgen algunas preguntas e hipótesis que serían interesantes contestar. Es decir, aunque no se encuentre una clara relación entre la riqueza específica y el hábitat, ¿Cual es la variabilidad de cada hábitat a lo largo de una escala temporal más amplia?. Es necesario que los siguientes estudios consideren periodos de muestreo más extensos. Este trabajo puede ser la base, pero se debe de pensar en un monitoreo continuo para tener datos de referencia y no solamente una "fotografía" en un tiempo determinado. Inclusive, si se considera el tiempo generacional de las especies, difícilmente se pueden observar cambios en el arreglo de la comunidad íctica en una escala corta de tiempo.

¿La capacidad de carga de los hábitats es la misma?, ¿Existe una segregación espacial de individuos respecto a las clases de tallas de cada especie?. Lo anterior refleja la necesidad de realizar estudios cuantitativos que consideren la densidad de individuos por especie y el tamaño de los mismos. De hecho, ambientes más heterogéneos, con más oquedades y grietas, presentan una cantidad mayor de individuos; además, algunas especies presentan una segregación en hábitats de acuerdo a las clases de tallas.

Por otro lado, en el Golfo de California los estudios realizados no han considerado las primeras etapas de desarrollo de los individuos de las especies ícticas arrecifales. Como se ha mencionado en la discusión, el reclutamiento de individuos al arrecife es un proceso que puede determinar la estructura de las comunidades. ¿Porque darle más importancia a los juveniles que los adultos?, debido a que en muchas especies -las cuales estuvieron presentes como colonizadores juveniles en un tiempo dado- no siempre se mantienen como adultos en los mismos lugares (Russell et al, 1974). La desaparición de estas especies probablemente se relacione con el desplazamiento por

competencia o por depredación, pero en algunas especies probablemente resulte de cambios en sus requerimientos del hábitat al crecer.

Ciertamente lo anterior es difícil de probar, ya que las larvas de la mayoría de las especies tienen al menos un periodo corto de dispersión pelágica y pueden ser transportadas a áreas considerablemente más lejos de las áreas donde se llevo a cabo el desove. También se ha concluido (Sale, 1974), que el reclutamiento de juveniles es un proceso de oportunidad esencial dependiendo de: 1) el azar de encontrar un espacio vacante y 2) la dispersión incontrolada de las larvas pelágicas.

La necesidad de trabajos enfocados al reclutamiento de las especies queda a la vista. Ya que no se cuenta con esta información para las especies del Golfo de California, los trabajos iniciales tienen que ser descriptivos enmarcando preguntas como: ¿Donde y cuando reclutan las especies de peces de arrecife?, ¿Cual es la densidad de reclutas por especie?, ¿Cuales son los requerimientos de hábitat para el asentamiento de las especies? y ¿Cual es la variabilidad en el reclutamiento de las especies?

Esta información ayudara a comprender mejor la forma en que se encuentran estructuradas las comunidades de peces.

LITERATURA CITADA

- Abitia-Cárdenas, L.A., J. Rodríguez-Romero, F. Galván-Magaña, J. de la Cruz-Agüero y H. Chávez-Ramos. 1994. Lista Sistemática de la Ictiofauna de Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 20(2): 159-181.
- Aburto, O.M. 1997. Conducta alimentaria del ángel rey *Holacanthus passer* en Los Islotes, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S. 52 pp.
- Aburto, O.M., E. Sala y C.A. Sánchez. En revisión. Feeding behavior and habitat use of the angelfish *Holacanthus passer* (Pomacanthidae) in a rocky reef in the Sea of Cortez. *Environmental Biology of Fishes*.
- Allen, G.R. y D.R. Robertson. 1994. Fishes of the tropical Eastern Pacific. Universidad de Hawai, Honolulu. 332 pp.
- Anderson, G.R.V., A.P. Ehrlich, P.R. Ehrlich, J.D. Roughgarden, B.C. Russell y F.H. Talbot. 1981. The Community Structure of Coral Reef Fishes. *The American Naturalist*, 117(4): 616-635.
- Anderson, T.W., E.E. DeMartini y D.A. Roberts. 1989. The Relationship Between Habitat Structure, Body Size and Distribution of Fishes in a Temperate Artificial Reef. *Bulletin of Marine Science*, 44(2): 681-697.
- Arreola, R.J.L. 1997. Distribución y abundancia del ángel rey *Holacanthus passer* en Los Islotes, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S. 65 pp.
- Arreola, R.J.L. 1998. Diversidad de peces de arrecife en la región de La Paz, B.C.S. México. Tesis de Maestría CICIMAR, La Paz, B.C.S. 75 pp.
- Balart, E.F., J.L. Castro-Aguirre, D. Aurióles-Gamboa, F. García-Rodríguez y C. Villavicencio-Garayzar. 1995. Adiciones a la ictiofauna de Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. *Hidrobiológica*, 5(1-2): 79-85.
- Bayle-Sempere, J.T., A.A. Ramos-Esplá y J.A. García-Charton. 1994. Inter-annual variability of an artificial reef fish assemblage in the marine reserve of Tabarca (Alicante, Spain, sw Mediterranean). *Bulletin of Marine Science*, 55(2-3): 824-835.

- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell, Oxford. 187 pp.
- Bell, J.D. y R. Galzin. 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. Marine Ecology Progress Series, 15: 265-274.
- Bermúdez, B. y G. García. 1985. Hábitos Alimenticios en los Peces de las Zonas Rocosas de la Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis profesional Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 259 pp.
- Bohnsack, J.A. y F.H. Talbot. 1980. Species-packing by reef fishes on Australian and Caribbean reefs: an experimental approach. Bulletin of Marine Science 30: 710-723.
- Brock, R.E. 1982. A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. Bulletin of Marine Science, 32(1): 269-276.
- Brock, R.E., C. Lewis y R.C. Wass. 1979. Stability and structure of a fish community on a coral patch reef in Hawaii. Marine Biology, 54: 281-292.
- Brusca, R.C. y D.A. Thomson. 1975. Pulmo Reef: The Only "Coral Reef" in the Gulf of California. Ciencias Marinas, 1(3): 37-53.
- Burchmore, J.J., D.A. Pollard, J.D. Bell, M.J. Middleton, B.C. Pease y J. Matthews. 1985. An ecological comparison at artificial and natural rocky reef fish communities in Botany Bay, New South Wales, Australia. Bulletin of Marine Science, 37(1): 70-85.
- Callum, M.R. y R.F.G. Ormond. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. Marine Ecology Progress Series, 41: 1-8.
- Carpenter, K.E., R.I. Micalat, V.D. Albaladejo y V.T. Corpuz. 1981. The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. Proceedings International Coral Reef Symposium, 4th 2: 497-502.
- Carr, M.H. 1991. Habitat selection and recruitment of an assemblage of temperate zone reef fishes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 146: 113-137.
- Choat, J.H. y A.M. Ayling. 1987. The relationship between habitat structure and fish faunas on New Zealand reefs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 110: 257-284.

- Clarke R.D. 1977. Habitat Distribution and Species Diversity of Chaetodontid and Pomacentrid Fishes Near Bimini, Bahamas. *Marine Biology*, 40:277-289.
- Clarke, R.D. 1989. Population fluctuation, competition and microhabitat distribution of two species of tube blennies, *Acanthemblemaria* (Teleostei: Chaenopsidae). *Bulletin of Marine Sciences*, 44: 1174-1185.
- Colwell, R.K. y D.J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52 (4): 567-576.
- Crowder, L.B. 1990. Community Ecology. En Schreck, C.B. y P.B. Moyle, Eds. *Methods for fish biology*. American Fisheries Society. 684 pp.
- DeMartini, E.E., D.A. Roberts y T.W. Anderson. 1989. Contrasting Patterns of Fish Density and Abundance at an Artificial Rock Reef and a Cobble-Bottom Kelp Forest. *Bulletin of Marine Science*, 44(2): 881-892.
- Doherty, P.J. 1981. Coral reef fishes: recruitment-limited assemblages?. *Proceedings International Coral Reef Symposium*, 4th 2: 465-470.
- Draud, M., D.E. Itzkowitz y M. Itzkowitz. 1990. Co-defense of territory space by two species of coral reef fishes. *Bulletin of Marine Science*, 47(3): 721-724.
- Ebeling, A.W. y M.A. Hixon. 1991. Tropical and temperate reef fishes: comparison of community structures. En P.F. Sale: *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, Inc. San Diego, USA. 754 pp.
- Fowler, A.J. 1987. The development of sampling strategies for population studies of coral reef fishes, A case study. *Coral Reefs*, 6: 49-58.
- García, C.J. 1995. Relaciones con el hábitat y factores ambientales que determinan la estructura espacial del poblamiento ictiológico de los fondos rocosos infralitorales del Mediterraneo Occidental. Tesis de Licenciatura, Universidad de Murcia, España. 128 pp.
- Gilligan, M.R. 1980. Beta diversity of a Gulf of California rocky-shore fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 5: 109-116.
- Gladfelter, W.B. y E.H. Gladfelter. 1978. Fish community structure as a function of habitat structure on West Indian patch reefs. *Revista Biología Tropical*, 26: 65-84.

- Gladfelter, W.B., J.C. Ogden y E.H. Gladfelter. 1980. Similarity and diversity among coral reef fish communities: A comparison between tropical western Atlantic (Virgin Islands) and tropical central Pacific (Marshall Islands) patch reefs. *Ecology*, 61: 1156-1168.
- Gotshall, D.W. 1982. Marine animals of Baja California. Sea Challengers, Monterey California, USA. 113 pp.
- Harmelin-Vivien, M., J.G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabe, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc y G. Lasserre. 1985. Evaluation des peuplements et populations de poissons. Methodes et problems. *Terre Vie*, 40: 467-539.
- Hixon, M.A. 1980. Competitive interactions between California reef fishes of the genus *Embiotoca*. *Ecology*, 6(14): 918-931.
- Hixon, M.A. 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities. En P.F. Sale: *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, Inc. San Diego, USA. 754 pp.
- Hixon, M.A. y J.P. Beets. 1989. Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: experiments with artificial reefs. *Bulletin of Marine Sciences*, 44: 666-680.
- Jiménez-Illescas, A.R., M. Obeso-Nieblas & D.A. Salas-de León. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B.C.S. pp. 31-41. En: J. Urbán-Ramírez & M. Ramírez-Rodríguez (ed.) *La Bahía de La Paz: investigación y conservación*, UABCS, CICIMAR y SCRIPPS, La Paz.
- Jones, G.P. 1991. Postrecruitment processes in the ecology of coral reef fish populations: a multifactorial perspective. En P.F. Sale: *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, Inc. San Diego, USA. 754 pp.
- Jones, R.S. y M.J. Thompson. 1978. Comparison of Florida reef fish assemblages using a rapid visual technique. *Bulletin of Marine Sciences*, 28: 159-172.
- Lambshead, P.J.D., H.M. Platt y K.M. Shaw. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *Journal of Natural History*, 17: 859-874.
- Leis, J.M. 1991. Vertical distribution of fish larvae in the Great Barrier Reef Lagoon, Australia. *Marine Biology*, 109: 157-166.

- Lewis, S.M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean Reef Community. *Ecological Monographs*, 56(3): 183-200.
- Luckhurst, B.E. y K. Luckhurst. 1978a. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49: 317-323.
- Luckhurst, B.E. y K. Luckhurst. 1978b. Diurnal space utilization in coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49: 325-332.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179 pp.
- Margalef, R. 1991. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona España. 951 pp.
- Molles, M.C.Jr. 1978. Fish species diversity on model and natural reef patches: experimental insular biogeography. *Ecological Monographs*, 48: 289-305.
- Montgomery, W.L. 1975. Interspecific associations of sea-basses (Serranidae) in the Gulf of California. *Copeia*, 1975: 784-787.
- Ogden, J.C. y J.P. Ebersole. 1981. Scale and community structure of coral reef fishes: A long term study of a large artificial reef. *Marine Ecology Progress Series*, 4: 97-103.
- Pérez-España, H. y L.A. Abitia-Cárdenas. 1996. Description of the digestive tract and feeding habits of the king angelfish and the Cortes angelfish. *Journal of Fish Biology*, 48: 807-817.
- Pérez-España, H., F. Galván-Magaña y L.A. Abitia-Cárdenas. 1996. Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del sur-oeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*, 22(3): 273-294.
- Reese, E.S. 1991. How Behavior Influences Community Structure of Butterflyfishes (Family Chaetodontidae) on Pacific Coral Reefs. *Ecology International Bulletin*, 19: 29-41.
- Reynolds, W.W. y L.J. Reynolds. 1977. Observations on Food Habits of the Angelfishes *Pomacanthus zonipectus* and *Holacanthus passer* in the Gulf of California. *California Fish and Game*, 63(2): 124-125.
- Risk, M.J. 1972. Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atollons Research Bulletin*, 153: 1-6.

- Roberts, C.M. y R.F.G. Ormond. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 41: 1-8.
- Robertson, D.R. y S.D. Gaines. 1986. Interference competition structures habitat use in a local assemblage of coral reef surgeonfishes. *Ecology* 67: 1372-1383.
- Russell, B.C., F.H. Talbot y S. Domm. 1974. Patterns of colonisation of artificial reefs by coral reef fishes. *Proceedings International Coral Reef Symposium*, 2nd 1: 207-215.
- Russell, B.C., G.R.V. Anderson y F.H. Talbot. 1977. Seasonality and recruitment of coral reef fishes. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 28: 521-528.
- Sale, P.F. 1974. Mechanisms of co-existence in a guild of territorial fishes at Heron Island. *Proceedings International Coral Reef Symposium*, 2nd 1: 193-206.
- Sale, P.F. 1975. Patterns of use of space in a guild of territorial reef fishes. *Marine Biology*, 29: 89-97.
- Sale, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist*, 111: 337-359.
- Sale, P.F. 1978. Coexistence of coral reef fishes: A lottery for living space. *Environmental Biology of Fishes*, 3: 85-102.
- Sale, P.F. 1979. Recruitment, loss and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes. *Oecologia*, 42: 159-177.
- Sale, P.F. 1991. *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, 754 pp.
- Sale, P.F. 1998. Appropriate spatial scales for studies of reef-fish ecology. *Australian Journal of Ecology*, 23: 202-208.
- Sale, P.F. y W.A. Douglas. 1984. Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*, 65: 409-422.
- Sale, P.F. y R. Dybdahl. 1975. Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat. *Ecology*, 56: 1343-1355.

- Sánchez, O.C., J.L. Arreola, O. Aburto y M. Cortés. 1997. Peces de Arrecife en la región de La Paz, B.C.S. pp. 177-188. En: La Bahía de La Paz, investigación y conservación. Urbán, R.J. y M. Ramírez Editores. UABCS, CICIMAR y SCRIPPS. La Paz B.C.S, México.
- Sano, M., M. Shimizu y Y. Nose. 1984. Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: observational and experimental views. *Pacific Science*, 38: 51-79.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Shaw, K.M., P.J.D. Lamshead y H.M. Platt. 1983. Detection of pollution induced disturbance in marine benthic assemblages with special reference to nematodes. *Marine Ecology Progress Series*, 11: 195-202.
- Smith, C.L. 1978. Coral reef fish communities: A compromise view. *Environmental Biology of Fishes*, 3: 109-128.
- Smith, C.L. y J.C. Tyler. 1972. Space resource sharing in a coral reef fish community. *Bulletin of Natural History Museum of Los Angeles County*, 14: 125-170.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. W.H. Freeman, San Francisco, CA. 573 pp.
- Strand, S.W. 1977. *Community Structure Among Reef Fish in the Gulf of California: the use of Reef Space and Interspecific Foraging Associations*. Ph. D. Thesis, University of California, Davis. 144 pp.
- Talbot, F.H. y G. Goldman. 1972. A preliminary report on the diversity and feeding relationships of the reef fishes on One Tree Island, Great Barrier Reef system. *Proceedings Symposium on Coral Reefs*, 1: 425-442.
- Talbot, F. H., Russell, B. C., and Anderson, G. R. V. (1978). Coral reef fish communities: Unstable, high-diversity systems? *Ecological Monographs*, 48:425-440.
- Thomson, D.A. y C.E. Lehner. 1976. Resilience of a rocky intertidal fish community in a physically unstable environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22: 1-29.
- Thomson, D.A., L.T. Findley y A.N. Kerstitch . 1979. *Reef Fishes of the Sea of Cortez*. University of Arizona Press. 302 pp.

- Thompson, M.J. y T.W. Schmidt. 1977. Validation of the species/time random count technique sampling fish assemblages. pp. 283-288. En D.L. Taylor. Proceedings of 3rd international symposium in coral reefs. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami. Vol. 1.
- Underwood, A.J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Edimburgo, Reino Unido. 504 pp.
- Victor, B.C. 1983. Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. Science, 219: 419-420.
- Villarreal, A. 1988. Distribución y Abundancia de los Peces del Arrecife de Cabo Pulmo-Los Frailes, B.C.S. Tesis de licenciatura UABCS, Departamento de Biología Marina, La Paz, B.C.S. 227 pp.
- Walsh, W.J. 1985. Reef fish community dynamics on small artificial reefs: The influence of isolation, habitat structure and biogeography. Bulletin of Marine Science, 36: 357-376.
- Williams, D.McB. 1980. Dynamics of the pomacentrid community on small patch reefs in One Tree Lagoon (Great Barrier Reef). Bulletin of Marine Science, 30: 159-170.
- Williams, D.McB. 1982. Patterns in the Distribution of Fish Communities Across the Central Great Barrier Reef. Coral Reef, 1: 35-43.
- Williams, D.McB. 1986. Temporal Variation in the Structure of the Reef Slope Fish Communities (Central Great Barrier Reef): Short-Term Effects of *Acanthaster planci* Infestation. Marine Ecology Progress Series, 28: 157-164.

Anexo I.- Listado de especies observadas en el presente estudio. Orden de acuerdo con Allen y Robertson (1994). Datos sobre el nivel trófico y talla máxima, estan basados en: Thomson et al., 1979; Bermúdez y García, 1985; Horn, 1989; Sale, 1991; Allen y Robertson, 1994; Fisher, 1995.

FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE COMÚN	Nivel trofico	Talla máxima (cm)
MURAENIDAE	<i>Gymnothorax castaneus</i>	Morena verde	piscívora	120
	<i>G. dovii</i>	Morena puntos blancos	piscívora	140
	<i>G. panamensis</i>	Morena de antifaz	piscívora	30
	<i>Muraena lentiginosa</i>	Morena pinta	piscívora	60
	<i>Gymnomuraena zebra</i>	Morena cebra	crustáceos y moluscos	150
OPHICHTHIDAE	<i>Myrichthys maculosus</i>	Anguila manchada	peces y crustáceos	50
CONGRIDAE	<i>Heteroconger digueti</i>	Anguila jardín	planctónica	65
CLUPEIDAE	<i>Harengula thrissina</i>	Sardina	planctónica	8
BELONIDAE	<i>Strongylura exilis</i>	Aguja	piscívora	30
APOGONIDAE	<i>Apogon retrosella</i>	Cardenal de banda	crustáceos	10
	<i>A. pacifici</i>	Cardenal rosa	crustáceos	10
FISTULARIIDAE	<i>Fistularia commersonii</i>	Pez corneta	piscívora	150
AULOSTOMIDAE	<i>Aulostomus chinensis</i>	Pez trompeta	piscívora	80
ANTENNARIIDAE	<i>Antennarius sanguineus</i>	Pez antenado	peces y crustáceos	10
HOLOCENTRIDAE	<i>Myripristis leiognathus</i>	Soldado	crustáceos	18
	<i>Sargocentron suborbitalis</i>	Candil	crustáceos	25
SYNGNATHIDAE	<i>Doryrhamphus excisus</i>	Pez pipa	?	7
SCORPAENIDAE	<i>Scorpaena mystes</i>	Lopón	piscívora	46
	<i>Scorpaenodes xyris</i>	Escorpión arcoiris	piscívora	9
SERRANIDAE	<i>Epinephelus labriformis</i>	Cabrilla piedra	peces, crustaceos y moluscos	50
	<i>E. panamensis</i>	Enjambre	piscívora	30
	<i>Alphestes immaculatus</i>	Guaseta	piscívora	30
	<i>Serranus psittacinus</i>	Serrano	crustáceos	11
	<i>Paranthias colonus</i>	Rabirrubia	planctónica	35
	<i>Liopropoma fasciatum</i>	Cabrilla arcoiris	?	15
	<i>Mycteroperca rosacea</i>	Cabrilla sardinera	piscívora	100
	<i>M. prionura</i>	Cabrilla manchada	piscívora	100
LUTJANIDAE	<i>Lutjanus viridis</i>	Pargo rayado	piscívora	30
	<i>L. argentiventris</i>	Pargo amarillo	piscívora	60
	<i>L. novemfasciatus</i>	Coconaco	piscívora	100
GRAMMISTIDAE	<i>Hoplopagrus guntheri</i>	Pargo prieto	peces, equinodermos y moluscos	80
	<i>Rypticus bicolor</i>	Jabonero	piscívora	30

Anexo I.- Continuación...

FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE COMÚN	Nivel trófico	Talla máxima (cm)
HAEMULIDAE	<i>Anisotremus interruptus</i>	Burrito	crustáceos	46
	<i>Haemulon maculicauda</i>	Burro moteado	?	23
	<i>H. sexfasciatum</i>	Burrito almejero	crustáceos y equinodermos (peces)	48
	<i>Microlepidotus inornatus</i>	Burrito perla	piscívora	45
SPARIDAE	<i>Calamus brachysomus</i>	Mojarrón	moluscos (crustáceos)	44
SCIAENIDAE	<i>Pareques fuscovittatus</i>	Roncador de roca	crustáceos	25
MULLIDAE	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	Chivato	crustáceos	30
SCOMBRIDAE	<i>Katsuwonus pelamis</i>	Barrilete	piscívora	110
CORYPHAENIDAE	<i>Coryphaena hippurus</i>	Dorado	piscívora	200
CARANGIDAE	<i>Caranx caballus</i>	Cocinero dorado	piscívora	70
	<i>Elagatis bipinnulata</i>	Jurel arcoiris	piscívora	120
KYPHOSIDAE	<i>Kyphosus elegans</i>	Chopa de Cortés	herbívoros	38
	<i>Hermosilla azurea</i>	Chopa bonita	herbívoros	43
POMACANTHIDAE	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	Ángel del Cortés	omnívoros	46
	<i>Holacanthus passer</i>	Ángel rey	omnívoros	49
CHAETODONTIDAE	<i>Chaetodon humeralis</i>	Mariposa tres bandas	omnívoros	20
	<i>Johnrandallia nigrrostris</i>	Barbero	omnívoros	15
	<i>Forcipiger flavissimus</i>	Mariposa narigona	omnívoros	22
POMACENTRIDAE	<i>Stegastes rectifraenum</i>	Damisela de Cortés	omnívoros	12
	<i>S. flavilatus</i>	Damisela dos colores	omnívoros	14
	<i>Abudefduf troschelii</i>	Mulegino	omnívoros	18
	<i>Chromis atrilobata</i>	Castañeta	planctónica	12
	<i>C. limbaughi</i>	Cromis azul y amarillo	crustáceos	12
	<i>Microspathodon dorsalis</i>	Damisela gigante	omnívoros	30
	<i>M. bairdii</i>	Damisela cabezona	omnívoros	30
	<i>Cirrhitus rivulatus</i>	Mero chino	peces y crustáceos	52
CIRRHITIDAE	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	Halcón de coral	moluscos (crustáceos)	9
	<i>Oxycirrhites typus</i>	Halcón narigón	?	13
	<i>Halichoeres chierchiae</i>	Señorita herida	crustáceos	20
LABRIDAE	<i>H. dispilus</i>	Señorita camaleón	crustáceos	25
	<i>H. nicholsi</i>	Soltera	crustáceos	38
	<i>Thalassoma lucasanum</i>	Señorita arcoiris	omnívoros	15
	<i>T. grammacum</i>	Señorita atardecer	omnívoros	24
	<i>Bodianus diplotaenia</i>	Vieja	omnívoros	76
	<i>Xyrichtys pavo</i>	Viejita	moluscos y crustáceos	35
	<i>Navaculichthys taeniourus</i>	Payasito	moluscos y crustáceos	30

Anexo I.- Continuación...

FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE COMÚN	Nivel trófico	Talla máxima (cm)
SCARIDAE	<i>Scarus perrico</i>	Perico cabezón	herbívoros	80
	<i>S. compressus</i>	Perico azulado	herbívoros	50
	<i>S. rubroviolaceus</i>	Perico bicolor	herbívoros	70
	<i>S. ghobban</i>	Perico bandeado	herbívoros	75
SYNODONTIDAE	<i>Synodus lacertinus</i>	Pez lagarto	plavívoros	16
SPHYRAENIDAE	<i>Sphyaena lucasana</i>	Barracuda	plavívoros	70
OPISTOGNATHIDAE	<i>Opistognathus roseoblatti</i>	Gobio punto azul	planctónica	10
BLENNIIDAE	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	Trambolillo negro	herbívoros	25
	<i>Plagiotremus azaleus</i>	Diente de sable	parásita	10
	<i>Entomacrodus chiostictus</i>	Blenido de roca	herbívoros	8
	<i>Hypsoblennius brevipinnis</i>		crustáceos	7
TRIPTERYGIIDAE	<i>Crocodilichthys gracilis</i>	Lagartija tres aletas	herbívoros	6
LABRISOMIDAE	<i>Labrisomus xanti</i>	Blenido bocon	omnívoros	18
	<i>Starksia spinipenis</i>		omnívoros	5
CHAENOPSIDAE	<i>Acanthemblemaria balanorum</i>	Cabeza rugosa	planctónica	5
	<i>Chaenopsis alepidota</i>	Garganta roja	planctónica	15
	<i>Coralliozetus micropes</i>	Aletas plateadas	planctónica	4
	<i>Protomblemaria bicirris</i>	Cabeza de verruga	planctónica	5
GOBIIDAE	<i>Lythrypnus dalli</i>	Gobio bonito	crustáceos	6
	<i>Elacatinus puncticulatus</i>	Gobio cabeza roja	omnívoros	4
	<i>Elacatinus sp.</i>	Gobio neón	omnívoros	3
	<i>Barbulifer pantherinus</i>	Gobio pantera	?	5
	<i>Coryphopterus urospilus</i>	Gobio semáforo	?	7
	<i>Prionurus punctatus</i>	Cochinito	herbívoros	60
ACANTHURIDAE	<i>Acanthurus nigricans</i>	Cirujano aleta blanca	herbívoros	21
	<i>A. xanthopterus</i>	Cirujano aleta amarilla	herbívoros	56
	<i>Zanclus cornutus</i>	Idolo moro	herbívoros	23
ZANCLIDAE	<i>Zanclus cornutus</i>	Idolo moro	herbívoros	23
BALISTIDAE	<i>Balistes polylepis</i>	Cochito	omnívoros	76
	<i>Sufflamen verres</i>	Cochito amarillo	omnívoros	38
	<i>Pseudobalistes naufragium</i>	Cochito tigre	omnívoros	100
	<i>Canthigaster punctatissima</i>	Botete bonito	omnívoros	9
TETRAODONTIDAE	<i>Arothron meleagris</i>	Botete negro	omnívoros	30
	<i>Diodon holocanthus</i>	Pez erizo	equinodermos y moluscos	29
DIODONTIDAE	<i>D. hystrix</i>	Pez puercoespín	equinodermos y moluscos	71
42 FAMILIAS	82 GÉNEROS, 102 ESPECIES			

Anexo II. Pruebas estadísticas para el análisis de varianza

1) Variables descriptoras del hábitat

	Homogeneidad de varianzas		Normalidad		
	Prueba de Levene		Chi-cuadrada		
	F	p	χ^2	g.l.	p
Profundidad	0.40	0.85	13.13	10	0.21
A (<30 cm)	15.46	< .001	170.55	10	< .01
B (30cm - 1m)	4.22	0.00	50.55	10	< .01
C (1m -3m)	0.44	0.82	34.22	5	< .01
D (>3m)	5.27	< .001	45.30	5	< .01
Rocosidad	0.38	0.86	10.26	5	0.06
Roca	18.00	< .001	131.42	9	< .01
Arena	19.11	< .001	107.77	9	< .01
Coral	13.24	< .001	570.36	7	< .01
Diversidad Horizontal	7.75	< .001	31.77	6	< .01
Rugosidad	3.89	< .01	92.07	8	< .01

2) Índices ecológicos comunitarios

	Homogeneidad de varianzas		Normalidad		
	Prueba de Levene		Chi-cuadrada		
	F	p	χ^2	g.l.	p
Número de especies	2.84	0.02	14.45	12	0.27
Abundancia	1.88	0.098	43.83	11	< .01
Diversidad (Shannon-Wiener)	1.01	0.41	11.86	13	0.53