



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**INFLUENCIA DE LA COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT SOBRE LA
VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA MACROFAUNA EN
ARRECIFES ROCOSOS DE LA BAHÍA DE LA PAZ**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

**PRESENTA
DANA FANNY TIZOL ROSADO**

LA PAZ, B.C.S., FEBRERO DE 2019



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 21 del mes de Mayo del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"INFLUENCIA DE LA COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT SOBRE LA VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA MACROFAUNA EN ARRECIFES ROCOSOS DE LA BAHÍA DE LA PAZ"

Presentada por el alumno:

TIZOL
Apellido paterno

ROSADO
materno

DANA FANNY
nombre(s)

Con registro:

B	1	7	0	7	6	0
---	---	---	---	---	---	---


Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

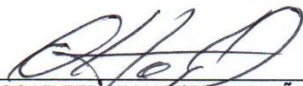
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis



DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA
Director de Tesis



DR. OSCAR EFRAÍN HOLGUÍN QUIÑONEZ
2º. Director de Tesis



DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ



DR. JOSÉ MANUEL BORGES SOUZA



M en C. MARCIAL TRINIDAD VILLALEJO FUERTE

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 05 del mes de Junio del año 2019

El (la) que suscribe BIÓL. DANA FANNY TIZOL ROSADO Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B170760 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA Y OSCAR EFRAIN HOLGUIN QUIÑONEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"INFLUENCIA DE LA COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT SOBRE LA VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL

DE LA MACROFAUNA EN ARRECIFES ROCOSOS DE LA BAHÍA DE LA PAZ"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: danaf04@gmail.com - rmoncayo@ipn.mx - oholguin@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BIÓL. DANA FANNY TIZOL ROSADO

Nombre y firma del alumno

Índice

Índice de Figuras	1
Índice de Tablas	4
Resumen	6
Abstract.....	8
Introducción	10
Antecedentes	13
Hipótesis	17
Objetivo general	17
Objetivos específicos.....	17
Materiales y métodos.....	18
Área de estudio	18
Trabajo de campo	19
Trabajo de gabinete	22
Caracterización de la complejidad estructural del hábitat.....	22
Descripción cuantitativa de la comunidad.....	24
Análisis estadístico	27
Relación de la estructura de la comunidad con la heterogeneidad del hábitat	28
Resultados.....	31
Caracterización del grado de complejidad estructural del hábitat	31
Índice de heterogeneidad	32
Proporción de sustrato (Elementos del hábitat)	33
Índice de Rugosidad (IR) e Índice de Amplitud (IA)	34
Variables ambientales	37
Patrones espacio-temporales en la estructura de la comunidad.....	38
Curva de acumulación de especies	38

Organismos sésiles	39
Organismos motiles	44
Influencia de la complejidad del hábitat sobre la estructura de la comunidad.....	51
Discusión	62
Complejidad estructural del hábitat	64
Estructura de la comunidad de peces e invertebrados.....	67
Influencia de la complejidad del hábitat sobre la estructura y organización trófica de peces e invertebrados	75
Análisis de gremios tróficos y su relación con la complejidad estructural del hábitat	79
Conclusiones	84
Referencias Bibliográficas	86
Anexos.....	104

Índice de Figuras

Figura 1: Área de estudio donde se muestran las siete localidades de muestreo.	20
Figura 2: Agrupamiento de las localidades en función de los atributos del hábitat ...	31
Figura 3: Frecuencia de aparición (FA) de los tipos de sustratos en cada localidad, ordenados de menor a mayor IH, (A) heterogeneidad baja y (B) heterogeneidad media y alta.....	34
Figura 4: Promedio del Índice de rugosidad (IR) en barras azules e índice de amplitud (IA) en barras negras, en cada nivel de heterogeneidad del hábitat.	36
Figura 5: Valor promedio de la salinidad (línea) y la temperatura (barras) registrada en los cuatro meses de muestreo, las barras en rojo representan la temporada cálida y las azules la temporada fría.	37
Figura 6: Curva de acumulación de especies registradas en el periodo de estudio ajustada a la función de Clench y los valores de “a” y “b”. Las unidades de muestreo (UM) representan los transectos analizados en el periodo de estudio.	38
Figura 7: Riqueza y abundancia de los organismos sésiles en los niveles de heterogeneidad (A) y meses de estudio (B), las letras “a”, “b”, “c” y “d” designan la igualdad o desigualdad entre los grupos y “EE” el error estándar.....	39
Figura 8: Diversidad (H') y equidad (J') de los organismos sésiles en los niveles de heterogeneidad (A) y meses de estudio (B), las letras “a”, “b” y “c” designan la igualdad o desigualdad entre los grupos y “EE” el error estándar.	42
Figura 9: Riqueza y abundancia y de los organismos motiles en los niveles de heterogeneidad (A) y meses de estudio (B), las letras “a”, “b”, “c” y “d” designan la igualdad o desigualdad entre los grupos y “EE” el error estándar.....	44
Figura 10: Diversidad (H') y equidad (J') de los organismos motiles en los niveles de heterogeneidad (A) y meses de estudio (B), las letras “a” y “b” designan la igualdad o desigualdad entre los grupos y “EE” el error estándar.	47

Figura 11: Índice de Valor Biológico (IVB rango) para cada especie en los meses de muestreo. (A) temporada cálida y (B) temporada fría.	50
Figura 12: Índice de Valor Biológico (IVB rango) para cada especie en el nivel de heterogeneidad alta (azul), media (rojo) y baja (verde).....	51
Figura 13. Análisis de agrupamiento basado en una matriz de similitud de Bray-Curtis de la abundancia de especies motiles en los tres niveles de heterogeneidad: alta (Ha), media (Hm) y baja (Hb) y en los diferentes meses de muestreo septiembre (Sep), diciembre (Dic), abril (Abr) y junio (Jun).	52
Figura 14: Gráficas de dispersión que muestran la relación de la riqueza de especies con las variables de mayor correlación.	54
Figura 15: Gráficas de dispersión que muestran la relación de la diversidad de especies (H') con las variables de mayor correlación.....	55
Figura 16: Diagrama de ordenación del Análisis Canónico de Correspondencia (CCA) que muestra las especies dominantes en cada nivel de heterogeneidad en los diferentes meses del estudio y las variables ambientales (vectores): Arena, abundancia de coral (AbCoral), temperatura (T), índice de rugosidad (IR), tepetate, macroalgas (Macr), frecuencia de roca (FrR), índice de amplitud (IA), diversidad de organismos sésiles (H'Os) y profundidad (P).....	57
Figura 17: Grupos funcionales tróficos en la Ha a partir de una matriz de similitud de Jaccard. Los símbolos representan la estrategia alimentaria y los números cada grupo funcional.....	61
Figura 18: Grupos funcionales tróficos en la Hm a partir de una matriz de similitud de Jaccard. Los símbolos representan la estrategia alimentaria y los números cada grupo funcional.....	62
Figura 19: Grupos funcionales tróficos en la Hb a partir de una matriz de similitud de Jaccard. Los símbolos representan la estrategia alimentaria y los números cada grupo funcional.....	63

Figura 20: Correlación de Pearson (coeficiente de correlación r) entre la riqueza de especies (S) y los elementos del hábitat (índice de heterogeneidad (IH), profundidad (P), diversidad de organismos sésiles (H'Os), riqueza de corales (Scorales), abundancia de corales (AbCora), macroalgas (Macr), frecuencia de roca pequeña (FrRp), frecuencia de roca mediana (FrRm), índice de rugosidad (IR), índice de amplitud (IA), tepetate y arena) y la temperatura (T)..... 109

Figura 21: Correlación de Pearson (coeficiente de correlación r) entre la abundancia de especies (A) y los elementos del hábitat (índice de heterogeneidad (IH), profundidad (P), diversidad de organismos sésiles (H'Os), riqueza de corales (Scorales), abundancia de corales (AbCora), macroalgas (Macr), frecuencia de roca pequeña (FrRp), frecuencia de roca mediana (FrRm), índice de rugosidad (IR), índice de amplitud (IA), tepetate y arena) y la temperatura (T)..... 110

Figura 22: Correlación de Pearson (coeficiente de correlación r) entre la diversidad de especies (H') y los elementos del hábitat (índice de heterogeneidad (IH), profundidad (P), diversidad de organismos sésiles (H'Os), riqueza de corales (Scorales), abundancia de corales (AbCora), frecuencia de roca pequeña (FrRp), macroalgas (Macr), frecuencia de roca mediana (FrRm), índice de rugosidad (IR), índice de amplitud (IA), tepetate y arena) y la temperatura (T)..... 111

Figura 23: Perfiles batimétricos de las localidades de estudio obtenidos a partir del programa Global Mapper en los arrecifes rocosos someros del Archipiélago Espíritu Santo..... 112

Figura 24: Perfiles batimétricos de las localidades de estudio obtenidos a partir del programa Global Mapper en los arrecifes rocosos someros del litoral peninsular de la Bahía de La Paz..... 113

Índice de Tablas

Tabla 1: Características generales de las localidades de muestreo.....	21
Tabla 2: Para cada sitio se presentan los valores del índice de diversidad de los elementos del hábitat (H'Eh) y de los organismos sésiles (H'Os) normalizados y el índice de heterogeneidad (IH) como reflejo de la complejidad estructural del hábitat.	32
Tabla 3: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para datos transformados de raíz basada en las similitudes de Bray-Curtis con el factor heterogeneidad del hábitat (HH).	33
Tabla 4. Valores del índice de rugosidad (IR) e índice de amplitud (IA) para cada localidad y nivel de heterogeneidad (Nh).	35
Tabla 5: Resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) basada en las similitudes de Bray-Curtis del IR (Índice de rugosidad) y el IA (Índice de amplitud) con el factor heterogeneidad del hábitat (HH).....	36
Tabla 6: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para la riqueza y la abundancia de organismos sésiles, basada en las similitudes de Bray-Curtis con dos factores: Nivel de heterogeneidad (Nh) y los meses (Me).....	40
Tabla 7: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para la diversidad y la equidad de organismos sésiles, basados en las similitudes de Bray-Curtis con dos factores: Nivel de heterogeneidad (Nh) y los meses (Me).	43
Tabla 8: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para la riqueza y la abundancia de organismos motiles, basada en las similitudes de Bray-Curtis con dos factores: Nivel de heterogeneidad (Nh) y los meses (Me):	45

Tabla 9: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para la diversidad y la equidad de organismos motiles, basados en las similitudes de Bray-Curtis con dos factores: Nivel de heterogeneidad (Nh) y los meses (Me	47
Tabla 10. Correlación de Pearson (coeficiente de correlación r) entre la riqueza (S) abundancia (A) y diversidad (H') de especies y los elementos del hábitat (índice de heterogeneidad (IH), profundidad (P), diversidad de organismos sésiles (H'Os), riqueza de corales (Scorales), abundancia de corales (AbCora), macroalgas (Macr), frecuencia de roca pequeña (FrRp), frecuencia de roca mediana (FrRm), índice de rugosidad (IR), índice de amplitud (IA), tepetate y arena) y la Temperatura (T)	53
Tabla 11: Resultados del análisis de regresión lineal múltiple para el conjunto de variables de mayor correlación con los descriptores de la comunidad: Riqueza de especies (S); Diversidad de especies (H'); índice de heterogeneidad (IH), diversidad de organismos sésiles (H'Os); Macroalgas (Macr); Frecuencia de roca mediana (FrRm) y Temperatura (T).	55
Tabla 12. Listado de especies de invertebrados bentónicos y peces registrados en arrecifes rocosos someros del Archipiélago Espíritu Santo y el litoral peninsular de la Bahía de la Paz	104

Resumen

El establecer la relación entre las características del hábitat y las comunidades ahí presentes, proporciona información relevante sobre la riqueza y abundancia de especies, los procesos que les permiten coexistir y la extinción local que se relaciona con la pérdida del hábitat. Con base en esto, el objetivo del presente trabajo fue caracterizar los cambios en la estructura de la macrofauna en arrecifes rocosos someros con diferente complejidad del hábitat de la bahía de La Paz. Los muestreos se realizaron de forma trimestral en siete localidades, cuatro en la isla Espíritu Santo y tres en el continente. Para registrar y cuantificar a las especies de peces e invertebrados se usaron dos transectos de banda paralelos a la costa de 30 x 2m y se tomaron registros fotográficos para estimar la frecuencia de aparición de los sustratos tanto bióticos como abióticos, mediante el método de puntos aleatorios estratificado. Simultáneamente, se registró la temperatura y la salinidad por medio de un CTD marca CastAway. La estimación de la complejidad estructural del hábitat y su clasificación se hizo por medio del índice de heterogeneidad (IH) obtenido mediante el promedio de la diversidad de elementos abióticos y la diversidad de la fauna sésil. Se identificaron tres niveles de heterogeneidad y tres localidades se clasificaron con IH alto (región insular), dos con IH medio y tres con IH bajo (parte peninsular). Esto se corroboró con un análisis de varianza (PERMANOVA) obteniendo diferencias significativas entre los niveles ($P-F= 5.44$, $p= 0.001$). Además, se determinó el índice de rugosidad (IR) e índice de amplitud (IA) a partir del perfil batimétrico del fondo para cada localidad de estudio. En el periodo anual se registró un total de 109 especies (45% invertebrados y 55% peces), comprendidas en 61 familias y 31 órdenes. Particularmente, tanto la riqueza como la diversidad de organismos sésiles varió significativamente entre los meses ($P-F= 4.24$, $p=0.01$ y $P-F= 11.2$, $p= 0.001$ respectivamente) y dentro de cada nivel de heterogeneidad ($P-F= 6.28$, $p=0.01$ y $P-F= 11.04$, $p= 0.001$), sugiriendo que la heterogeneidad del hábitat no es un carácter estático. Lo que implica que la complejidad del hábitat en la zona puede aumentar o disminuir en dependencia de las épocas del año. En la fauna motil, las principales diferencias se observaron entre los

niveles de heterogeneidad tanto para la riqueza ($P-F= 15.41$, $p=0.001$) como para la diversidad ($P-F= 14.24$, $p=0.001$), mas no entre los meses, lo cual ha sido reportado por otros autores tanto para peces como invertebrados en zonas aledañas. El Índice de Valor Biológico mostró que las variaciones en el orden de importancia de las especies dominantes en las temporadas pudieran estar reflejando las diferentes épocas de alimentación y reproducción. Por otra parte, la composición de grupos funcionales tróficos entre los niveles de heterogeneidad reflejó una alta redundancia ecológica lo que sugiere una relativa estabilidad en la comunidad.

Abstract

Establishing the relationship between the characteristics of the habitat and the communities provides relevant information on the richness and abundance of species, the processes that allow them to coexist, and their local extinction related to the loss of habitat. Therefore, the objective of this work was to characterize the structure and spatiotemporal variation of the macrofauna in shallow rocky reefs of the Bay of La Paz, with different habitat complexity. The samplings were conducted quarterly in seven locations, four on Espiritu Santo Island and three on the continent. To register and quantify fish and invertebrate species, two parallel transects of 30 x 2 m were set up along the coast, and photographic records were taken to estimate the frequency of occurrence of both biotic and abiotic substrates, using the stratified random point method. Simultaneously, abiotic variables such as temperature and salinity were recorded by means of a CTD. The estimation of the structural complexity of the habitat and its classification was made by means of the index of heterogeneity (IH) obtained from the average of the diversity of abiotic elements and the diversity of the sessile fauna. Three levels of heterogeneity were identified, and three localities were classified with high IH (insular region), two with medium IH and three with low IH (peninsular part). This result was corroborated with an analysis of variance (PERMANOVA) obtaining significant differences between the levels ($P-F = 5.44$, $P = 0.001$). In addition, the rugosity index (IR) and amplitude index (IA) were determined from the bathymetric profile in each study location. In the annual period, a total of 109 species were recorded (45% invertebrates and 55% fish), comprised in 61 families and 31 orders. Both, the richness and the diversity of sessile organisms varied significantly between months ($P-F = 4.24$, $P = 0.01$ and $P-F = 11.2$, $P = 0.001$ respectively) and within each level of heterogeneity ($P-F = 6.28$, $P = 0.01$ and $P-F = 11.04$, $P = 0.001$), suggesting that the level of heterogeneity of the habitat is dynamic. This implies that the complexity of the habitat in the area can increase or decrease depending on the seasons. In the motile fauna, the main differences were observed between the levels of heterogeneity both for the richness ($P-F = 15.41$, $P = 0.001$) and for the diversity ($P-F = 14.24$, $P = 0.001$),

but not between the months, aspects that has been reported by other authors for both fish and invertebrates in nearby areas. The Biological Value Index showed that the variations in the order of importance of the dominant species in the seasons could be reflecting the different feeding and reproduction times. On the other hand, the composition of trophic functional groups between the levels of heterogeneity reflected a high ecological redundancy, which suggests relative stability in the community.

Introducción

Desde una perspectiva ecológica, un arrecife es cualquier estructura sumergida que funcione como sustrato para el crecimiento y desarrollo de organismos marinos. Esta definición incluye todas las superficies rocosas como las playas rocosas consolidadas, las playas de cantos rodados y las paredes de acantilados (Thomson *et al.*, 2000). Sin embargo, probablemente los arrecifes más conocidos son los formados por coralinas.

Las asociaciones coralinas del Pacífico Oriental no son consideradas arrecifes de coral en un sentido estricto, más bien se clasifican como parches arrecifales o ambientes coralinos rocosos con comunidades de coral relevantes. En su gran mayoría se encuentran aislados entre sí (Allen & Robertson, 1994), suelen ser pequeños en extensión (unas pocas hectáreas; Cortés, 1997) y presentan pocas especies (Reyes-Bonilla *et al.*, 2017). Hasta la fecha se han registrado un total de 69 especies de corales agrupados en 29 géneros y 12 familias y los géneros más abundantes son *Pocillopora* y *Porites* (Calderón-Aguilera *et al.*, 2009).

Los principales parches arrecifales se encuentran en el Golfo de California, en isla del Carmen, isla Espíritu Santo y Cabo Pulmo (Brusca & Thomson, 1975). Algunos de ellos se encuentran dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas en diversas modalidades, ya sea como parte de un área general o por sí solos (Ogarrio, 2002; Havard *et al.*, 2015).

Los arrecifes rocosos someros son ambientes complejos y heterogéneos importantes para el desarrollo de bienes y servicios (turismo, pesquerías; Eastwood *et al.*, 2016), donde existen agrupaciones de organismos (peces, moluscos, crustáceos, equinodermos, entre otros) altamente variables en composición y estructura (García-Hernández *et al.*, 2014). Estos últimos juegan un papel esencial en la transferencia energética a niveles tróficos superiores y en la estructura de la comunidad, debido a que parte de éstos funcionan como reguladores ecológicos de otras especies (Caso, 1994; Graham *et al.*, 2017) e indicadores de cambios en el ecosistema (Halloy, 1997; Segnini, 2003; González-Medina *et al.*, 2006).

Los organismos que componen los arrecifes compiten intensamente por el espacio y el alimento, factores que modulan las variaciones tanto en su distribución como en su abundancia a diferente escala de tiempo y espacio (Dayton & Tegner, 1984; Underwood & Chapman, 1998). A su vez, su distribución va a depender de los requerimientos particulares de las especies para su subsistencia. Así como de otros factores, tales como: la intensidad del movimiento del agua, la dirección de las corrientes, las tasas de erosión o sedimentación, el contenido orgánico de sedimentos, el número o tipo de depredadores, etc (Barros *et al.*, 2001).

Asimismo, se ha observado la existencia de una estrecha relación entre la cantidad de especies arrecifales y el número de organismos con la complejidad estructural del hábitat (Ferrari *et al.*, 2016). Entiéndase como complejidad del hábitat a la heterogeneidad en la composición tridimensional de la estructura física del hábitat en un lugar y tiempo determinado (Burlakova *et al.*, 2012; Kovalenko *et al.*, 2012). Donde la estructura del hábitat se refiere al tipo, cantidad y arreglo tridimensional de diferentes elementos estructurales, tanto de elementos abióticos como bióticos (Carvalho *et al.*, 2017).

El componente abiótico hace referencia a los elementos inertes del hábitat como roca, arena, sedimentos (Losi *et al.*, 2018). Mientras que la componente biótica se refiere a las especies ingenieras del ecosistema (corales, esponjas, bivalvos, entre otros) que con su acción o presencia pueden modular la estructura física, la complejidad y la heterogeneidad del entorno (Wright & Jones, 2006; Sueiro *et al.*, 2011). La magnitud de la influencia que ejercen las especies ingenieras a menudo depende de la complejidad del hábitat introducida por ellos. Por ejemplo, se ha observado que las especies ingenieras pueden estructurar diferentes tipos de comunidades ya que proveen un mayor número de microhábitats, y alimento disponible por lo que propician un aumento en la complejidad.

Los hábitats con alta complejidad estructural generalmente pueden sostener una mayor riqueza y diversidad de especies que los menos complejos (Almany, 2004a). Estos definen en gran medida el grado de protección contra el stress físico que sufren

los diferentes *taxa*, además de modificar la disponibilidad de recursos alimenticios y sus tasas de adquisición (Fariña & Méndez, 2009; Teagle *et al.*, 2017). Uno de los aspectos propuestos para explicar este patrón es que una mayor complejidad proporciona mayor disponibilidad de refugios. Además, puede disminuir las tasas de encuentro entre competidores y entre los depredadores y sus presas, reduciendo así los efectos de la depredación y la competencia (Almany, 2004b). Una alta complejidad también puede promover la coexistencia de especies especializadas en diferentes características o recursos del hábitat (Depczynski & Bellwood, 2004).

En este sentido se ha propuesto que establecer relaciones entre las características del hábitat y las comunidades que en ella se encuentran proporciona información relevante sobre la riqueza de especies, la extinción de éstas en relación con la pérdida del hábitat y los procesos que les permiten coexistir (Fariña & Méndez, 2009). Además, permite describir patrones de distribución y abundancia de las especies que lo componen, y su relación con diversas perturbaciones naturales, o antropogénicas (Guzmán del Proó *et al.*, 2003; Matias *et al.*, 2007). Se sugiere que el estudio de las comunidades marinas debe realizarse utilizando como herramientas de análisis la relación entre las especies que integran a las diversas biocenosis y los factores ambientales a los que se encuentran asociados (Henderson, 2003).

Por lo anterior, en esta investigación se relacionaron las variaciones espacio-temporales de la comunidad de invertebrados y peces con el nivel de complejidad estructural de los arrecifes rocosos de la Isla Espíritu Santo y el litoral peninsular de la Bahía de La Paz. Estas zonas poseen características biológicas, geomorfológicas y oceanográficas que generan un sitio idóneo para la investigación. Además, son objeto de un permanente aprovechamiento de sus recursos marinos (Holguín-Quiñones & García-Domínguez, 1997; Holguín-Quiñones *et al.*, 2000; Wright- López *et al.*, 2001; González-Medina *et al.*, 2006; Holguin-Quiñones *et al.*, 2008). Evidenciando este efecto en algunas especies de gasterópodos, bivalvos y equinodermos de interés comercial (altamente vulnerables a la extracción debido a su nulo o escaso

movimiento), que antaño fueron muy abundantes (Félix-Pico, 1996; Arizpe, 1997; Ezcurra, 2002).

En este sentido se hace necesario incrementar los estudios de las poblaciones y comunidades marinas adyacentes a la Bahía de La Paz, para determinar su condición actual y ampliar el conocimiento ecológico y biológico de una manera integral utilizando diferentes herramientas y análisis. Adicionalmente se propone un índice de heterogeneidad (IH) como reflejo del nivel de complejidad estructural del hábitat. El cual, permitirá evaluar la estructura de la comunidad con un enfoque integrador e identificar patrones de los atributos de la comunidad (abundancia, diversidad y riqueza de especies) que la caractericen o describan, y su relación con diferentes componentes del hábitat. Se podrán realizar interpretaciones ecológicas que servirán de apoyo a autoridades gubernamentales en las definiciones necesarias para el desarrollo de la actividad económica, así como en el monitoreo y manejo de áreas protegidas.

Antecedentes

Uno de los objetivos fundamentales de la ecología comunitaria es determinar qué factores e interacciones influyen en la estructura de las comunidades naturales. En este sentido la complejidad estructural del hábitat resulta de particular interés, ya que se ha reportado que los ambientes más complejos, potencialmente, pueden aumentar la disponibilidad de espacios para el asentamiento y proveer de una mayor variedad de refugios y alimento para reclutas de peces e invertebrados (Connell & Jones, 1991; Beck, 1997; García-Charton *et al.*, 2000; Bradshaw *et al.*, 2003; Taniguchi *et al.*, 2003; Grabowski *et al.*, 2008; Margiotta *et al.*, 2016). A su vez, una mayor complejidad estructural proporciona refugios transitorios y permanentes a organismos con alta variedad en tamaños y formas, lo cual contribuye a disminuir la tasa de depredación y mortalidad (Almany, 2004a; b; Jana & Bairagi, 2013) y brindan protección ante el embate de las olas o corrientes inducidas por mareas (Guichard & Bourget, 1998).

Debido a esto, numerosos autores se han enfocado en la influencia que ejercen las variables del sustrato en la estructura de ambas comunidades biológicas (Kohn & Leviten, 1976; Luckhurst & Luckhurst, 1978; Walters & Wetthey, 1996; Beck, 2000; Delgadillo-Garzón & Zapata-Ramírez, 2009; Fuchs, 2013; Graham & Nash, 2013). Sin embargo, ha habido poca consistencia en la definición y/o medición del grado de complejidad del hábitat entre los diferentes estudios. Por ejemplo, la complejidad del hábitat se ha definido utilizando una gama de términos como complejidad topográfica (Wilding *et al.*, 2010), heterogeneidad de sustrato (Menge *et al.*, 1985), y como la heterogeneidad del hábitat (Taniguchi *et al.*, 2003; Chávez- Hidalgo, 2017). A su vez, se ha medido en función de la diversidad de formas de crecimiento (Luckhurst & Luckhurst, 1978), la diversidad de tipos de sustratos, tamaños de la roca y oquedades (Roberts & Ormond, 1987; Ferreira *et al.*, 2001), la composición de especies ingenieras (Sueiro *et al.*, 2011) o el cálculo de índices de complejidad (Brokovich *et al.*, 2006; Pais *et al.*, 2013). Esto ha dificultado la comparación de métodos y resultados entre las investigaciones, lo cual probablemente ha limitado el desarrollo de una comprensión más amplia de la influencia que ejerce la complejidad del hábitat en la riqueza abundancia y diversidad de especies.

Si bien existe una extensa bibliografía sobre la influencia de la complejidad del hábitat en diferentes ecosistemas de arrecifes, la gran mayoría se ha llevado a cabo en arrecifes coralinos y en menor cantidad en los formados por organismos sésiles (e.g., ostiones; Margiotta *et al.*, 2016) y en aquellos formados por sustratos mixtos (e.g., rocas con parches de arena y de coral; Giakoumi & Kokkoris, 2013). En el Golfo de California, donde predominan los arrecifes rocosos con parches de coral, se han realizado numerosos estudios dirigidos a los invertebrados marinos, fundamentalmente a los *taxa* de moluscos, crustáceos y equinodermos (Brusca, 1980; Wicksten, 1983; Villalobos *et al.*, 1989; Hendrickx, 1993). Por lo tanto, son considerados los componentes faunísticos mejor estudiados en esta área (Sosa-Gómez, 1998; Cortés-Fernández, 1999; Holguín-Quiñones *et al.*, 2000). En el caso de los peces se tienen diferentes análisis con énfasis en las zonas arrecifales (Allen & Robertson, 1994; Thomson *et al.*, 2000). Sin embargo, la mayor parte han sido en una

perspectiva taxonómica, de conocimiento biológico de las especies y para cultivo o reproducción.

En las últimas décadas las investigaciones con enfoque ecológico han tomado relevancia, pero en su mayoría orientadas a grupos particulares. Una menor cantidad de estudios abordan aspectos sobre la estructura de la comunidad integrando diferentes grupos de invertebrados (González-Medina *et al.*, 2006; Guzmán-Méndez, 2009), incluso menos que además incluyan los peces (Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017). Beltrán-Ramírez (1999) analizó la estructura comunitaria de siete zonas coralinas del sur del Golfo. Reportó que las comunidades coralinas del golfo están constituidas por 10 especies pertenecientes a cinco géneros, siendo *Pocillopora verrucosa* la especie dominante. Aunque la riqueza de especies fue baja, su cobertura, diversidad y uniformidad fueron consideradas de los más altos en el Pacífico Oriental Tropical.

Por otra parte, González-Medina *et al.* (2004 y 2006) analizaron la variación temporal de macroinvertebrados en el archipiélago Espíritu Santo; sin embargo, solo consideraron equinodermos, bivalvos y gasterópodos. Encontraron que la comunidad de macroinvertebrados bentónicos estaba compuesto por 32 especies (18 equinodermos, nueve bivalvos y cinco gasterópodos). Particularmente, la especie *Tripneustes depressus* fue la de mayor dominancia para los equinodermos mientras que para los moluscos fue *Pinctada mazatlanica*. Estos autores, además concluyen que se observó un gradiente espacial de diversidad, equidad y riqueza de especies que empieza con niveles bajos en litoral expuesto y de medios a altos en el semiprotegido.

Guzmán-Méndez (2009) evaluó la estructura de las asociaciones de algunos invertebrados (fundamentalmente corales, moluscos y equinodermos) en el archipiélago Espíritu Santo. Este autor resalta la relación de la abundancia de equinodermos con el tipo de sustrato y la preferencia por zonas rocosas, con presencia de arrecife coralino. Mientras que en moluscos la abundancia se relaciona con el tipo de costa este/oeste o zona protegida/expuesta prefiriendo áreas donde hay corriente, pero con protección del sustrato.

La variación de la comunidad de peces arrecifales en espacio y tiempo se relacionaron con la complejidad estructural del hábitat en la isla Espíritu Santo y otras zonas (Pérez-España *et al.*, 1996). También, la estructura de seis diferentes tipos de hábitat y la distribución de especies conspicuas fue analizada en una localidad de la isla, encontrando diferentes densidades con respecto a los distintos hábitats (Aburto-Oropeza & Balart, 2001). Arreola-Robles y Elorduy-Garay (2002) identificaron 271 especies de peces arrecifales en la Bahía de La Paz y describieron algunos aspectos ecológicos como la riqueza, equidad, diversidad y dominancia. Viesca-Lobatón *et al.*, (2008) hicieron un estudio en Bahía de Los Ángeles de la estructura y función de los peces en los arrecifes, encontrando una distribución espacial generalizada de las especies y que la densidad de unas pocas especies determina la separación de los hábitats. En el contexto del uso de especies arrecifales como ornato, se presentan valores altos de densidad para algunas especies en particular (e.g., *Chromis limbaughi*, *Haemulon maculicauda*) y en número de individuos de especies con protección federal en la Bahía de La Paz, en comparación con diferentes sitios tanto en el Golfo de California como en el Pacífico Mexicano (Gijón-Díaz *et al.*, 2017).

Hipótesis

La comunidad que habita los ambientes coralinos rocosos depende del sustrato para realizar sus funciones vitales, y este influye en la estructura y composición de especies presentes. De este modo, la comunidad será más compleja cuando el hábitat sea estructuralmente más heterogéneo.

Asimismo, debido a la influencia de los factores ambientales es de esperarse que la estructura comunitaria varíe de acuerdo con las temporadas, cálida y fría.

Objetivo general

Caracterizar la estructura y variación espacio-temporal de la macrofauna con relación a la complejidad del hábitat en arrecifes rocosos someros en la Bahía de La Paz.

Objetivos específicos

1. Identificar las especies en arrecifes rocosos de fondos someros.
2. Estimar la proporción de sustrato para cada sitio de muestreo y caracterizar la complejidad del hábitat de acuerdo con los diferentes componentes bióticos y abióticos.
3. Determinar aspectos estructurales y funcionales comunitarios mediante los atributos de la comunidad e índices ecológicos y gremios tróficos de acuerdo a los niveles de complejidad.
4. Identificar patrones espacio-temporales en la estructura de la comunidad, de acuerdo a la complejidad del hábitat y su posible relación con los factores ambientales.

Materiales y métodos

Área de estudio

La Bahía de La Paz ubicada en el Golfo de California, presenta un tamaño de 80 km de largo y 35 km de ancho y un gradiente batimétrico con profundidades desde 10 m en su porción sur hasta 450 m al norte (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). Se localiza muy próxima al sur de la península de Baja California en las coordenadas 24° 07' y 24° 21' de latitud norte y 110° 17' y 110° 40' de longitud oeste. La comunicación con el Golfo de California ocurre a través del canal San Lorenzo y la propia boca de la bahía en su porción noreste (Verdugo-Díaz *et al.*, 2014). La mayor parte de la línea de costa y márgenes insulares corresponden a sustrato rocoso, exceptuando la región interior de la bahía y la ensenada de La Paz, que presenta sustratos arenosos y zonas de manglar (González-Cabello, 2003).

Hacia la zona oriente de la Bahía de La Paz se ubica el archipiélago Espíritu Santo. El cual está conformado por las islas mayores Espíritu Santo y La Partida, y las islas menores La Ballena, Los Islotes, El Gallo y La Gallina. Presenta una gran variedad de hábitats costeros como son playas arenosas, alternadas con playas de guijarros, cantos rodados, paredones de roca sedimentaria y un arrecife coralino en la bahía San Gabriel (Arizpe, 1997).

En la Bahía de La Paz se pueden identificar dos patrones de vientos característicos: (1) vientos del sur y del suroeste conocidos como “coyas” o “coromuel” (Jimenez-Illescas *et al.*, 1997) que ocurren al final de la primavera y persisten en verano hasta inicio del otoño con calmas frecuentes. (2) Los vientos del norte y noroeste, dominantes en los meses de noviembre a mayo, soplan por la mañana del noroeste y después del crepúsculo cambian a vientos del sur, son fuertes y persistentes, y alcanzan magnitudes de $12 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008).

El clima predominante en la región por sus temperaturas y precipitación, según la escala propuesta por Köppen es del tipo árido seco cálido, con régimen de lluvias en verano que no exceden los $200 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ (Cruz-Falcón, 2007). La temperatura

promedio anual es de 23°C, la mínima promedio en invierno es de 8°C y la máxima promedio para verano es de 37°C (INEGI, 1994) con una evaporación total anual de 2387.2 mm, que excede a los valores de precipitación total anual (219.7 mm; Secretaría de Marina, 1979).

Las masas de agua que ocupan la Bahía de La Paz de forma permanente son: el agua corriente del Golfo de California y agua subsuperficial subtropical (Obeso-Nieblas, 2003). Eventualmente, el agua superficial ecuatorial puede tener influencia en la bahía en el verano. Las corrientes superficiales entran por la parte noreste de la bahía en la época de vientos del norte, generando un giro ciclónico, mientras en verano ocurre lo contrario, es decir, la entrada de aguas cálidas es por el canal de San Lorenzo (Obeso-Nieblas, 2003). Las mareas son de tipo mixto dominante semidiurno, con rango máximo del orden de ~1.4 m y las corrientes alcanzan velocidades máximas en el canal de mareas de la ensenada de La Paz de 10 cm·s⁻¹ y en el canal de San Lorenzo de 25 cm·s⁻¹.

Trabajo de campo

Se seleccionaron siete localidades de la Bahía de La Paz, cuatro en el archipiélago Espíritu Santo (isla Ballena, El Gallo, Corralito y San Gabriel) y tres en costa rocosa firme peninsular (punta Balandra, punta Pichilingue y Merito-punta Diablo, como una sola; Figura 1). Los sitios fueron seleccionados en función de las características fisiográficas que presenta cada área y de la cobertura de coral. Las coordenadas de cada localidad se tomaron con un geoposicionador por satélite (GPS Garmin Etrex), con la finalidad de relocalizar los sitios en muestreos posteriores (Tabla 1).

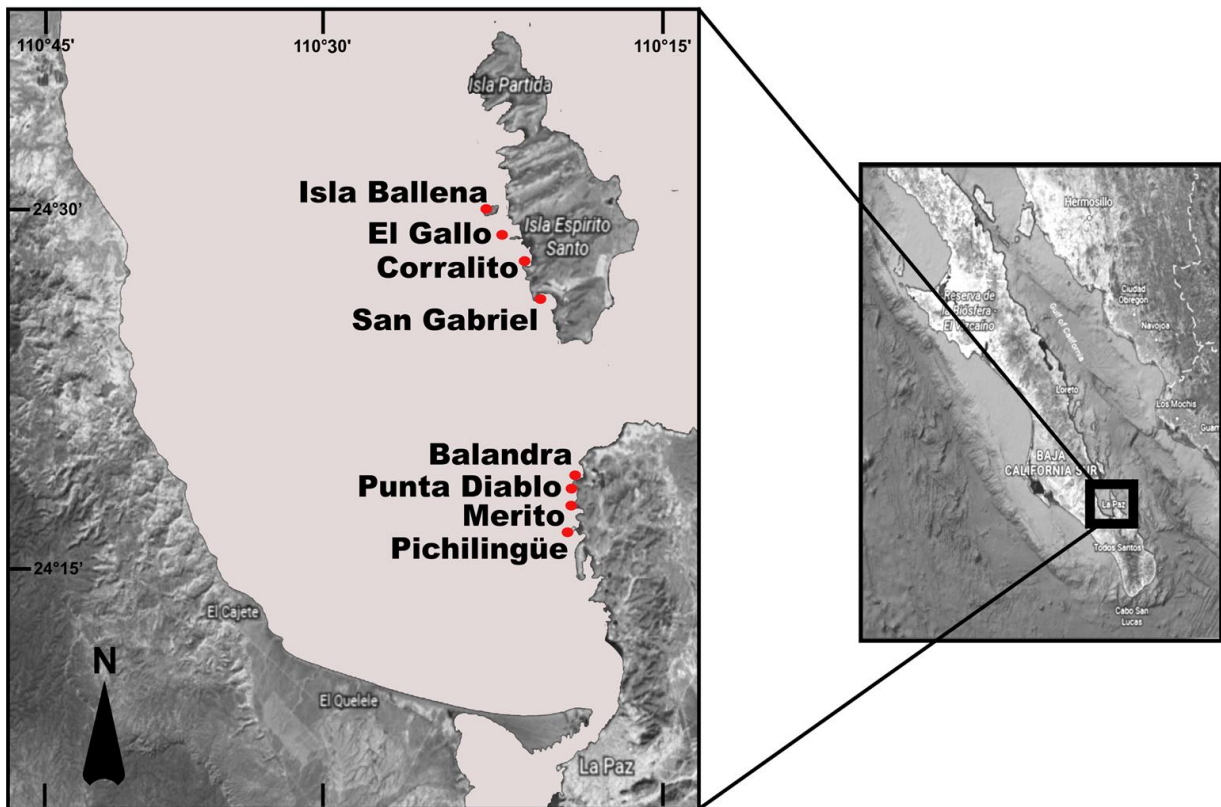


Figura 1: Área de estudio donde se muestran las siete localidades de muestreo.

Los muestreos se realizaron de forma trimestral (septiembre, diciembre, abril y junio) en los años 2017-2018, mediante buceo autónomo (SCUBA) en horas de mayor iluminación. Para cada sitio se fijaron dos transectos de banda paralelos a la costa de 30 x 2 m, con margen visual de 1 m a cada lado, entre las profundidades de 3 a 12 m. En cada transecto se tomaron videos y registros fotográficos. La estimación del número de especies y abundancia se determinó por medio de conteo directo a lo largo del transecto y los registros se llevaron en tablas de acrílico. La identificación de los diferentes grupos se realizó *in situ*, mediante censos visuales.

Los registros de las variables ambientales como temperatura, profundidad y salinidad se obtuvieron a partir de un CTD marca CastAway (YSI, SonTek).

Tabla 1: Características generales de las localidades de muestreo.

Localidad	Ubicación	Profundidad	Observaciones
Isla Ballena	24°29.001' N 110°24.349' W	4-11 m	Sustrato predominantemente rocoso de tamaños diversos, desde canto rodado (20 cm a 30 cm) hasta grandes bloques. Pendiente muy pronunciada.
El Gallo	24°27.958' N 110°23.287' W	3-4 m	Sustrato predominante rocoso tipo tepetate con presencia de rocas de diversos tamaños. Pendiente poco pronunciada en T1 y muy pronunciada en T2.
Corralito	24°26.818' N 110°22.658' W	6-7 m	Sustrato predominante rocoso de tamaños diversos, con presencia de parches coralinos de <i>Porites panamensis</i> . Pendiente muy pronunciada
San Gabriel	24°25.779' N 110°21.872' W	2-3 m	Sustrato predominante arenoso con extensos parches de coral del género <i>Pocillopora</i> . Pendiente poco pronunciada.
Balandra	24°19.010' N 110°20.213' W	5-6 m	Sustrato arenoso con rocas de mediano a pequeño tamaño y grandes extensiones de coral. Pendiente poco pronunciada.
Punta Diablo	24°18.750' N 110°20.148' W	5-6 m	Sustrato con abundantes parches coralinos, con presencia de rocas de diversos tamaños. Pendiente ligeramente pronunciada.

Merito	24°18.089' N 110°20.237' W	2-3 m	Sustrato arenoso con rocas de pequeño tamaño y parches coralinos. Pendiente poco pronunciada.
Pichilingue	24°17.033' N 110°20.026' W	2-3 m	Sustrato arenoso con rocas de pequeño tamaño y parches coralinos. Pendiente poco pronunciada.

Trabajo de gabinete

Caracterización de la complejidad estructural del hábitat

La caracterización de la complejidad del hábitat se realizó a partir de los datos obtenidos de fotografía submarina. En cada transecto se tomaron 20 fotos de manera perpendicular al sustrato a una distancia constante de 1.20 m, controlada con ayuda de un bastón fijo a la cámara. La foto digital registra un área de 1 m² para un total de 20 m² por transecto. Cada imagen fue analizada en el programa CPCe Ver 3.4 (Coral Point Count w/excel extensions; Kohler & Gill, 2006) mediante el método de puntos aleatorios estratificado (9 estratos). El método asigna un punto al azar a cada estrato y se registra la naturaleza del ítem que se ubica debajo del punto.

Los descriptores de la complejidad estructural del hábitat considerados en cada transecto fueron:

Índice de Rugosidad (IR) e Índice de Amplitud (IA): Para determinar el índice de rugosidad del sustrato se utilizó el método del contorno contra distancia lineal. En cada localidad se registró el perfil batimétrico mediante una sonda Lowrance HDS-5. Posteriormente estos fueron graficados en el programa Surfer Ver. 10 (Golden Software). Mediante el programa Global Mapper Ver. 16 (2014, Blue Marble Geographics) se obtuvo el perfil de cada transecto a una distancia lineal constante de 60 m y se estimó la distancia del contorno. El cálculo del IR se realizó dividiendo la distancia del contorno entre la distancia lineal y el resultado toma valores de uno a infinito, los valores más cercanos a uno se consideraron menos rugosos. El IA que se

refiere a la altura máxima que puede alcanzar el accidente del terreno, se obtuvo mediante la diferencia entre el punto más somero y el más profundo.

Tamaño de Roca: Mediante el programa CPCe y apoyados en los videos de cada transecto se estimó de forma visual el tamaño de las rocas y se clasificaron según la metodología propuesta por Aburto-Oropeza (1999) en función del diámetro (\emptyset). Las categorías fueron: Tr1 (roca pequeña) = (\emptyset) < 30 cm (canto rodado); Tr2 (roca mediana) = 30 cm < (\emptyset) < 1m; Tr3 (roca grande) = 1m < (\emptyset) < 3m; Tr4 (roca extragrande) = L (\emptyset) 3m

Elementos hábitat (Eh): Mediante el análisis fotográfico se registró la frecuencia de aparición de los siguientes elementos del hábitat: tamaño de las rocas (Tr1, Tr2, Tr3, Tr4); arena; tepetate; tepetate con macroalgas, macroalgas; algas coralinas; coral, coral muerto, coral muerto con macroalgas, poliquetos, esponjas, bivalvos y octocorales. Estas fueron obtenidas de los análisis fotográficos en cada transecto.

Organismos sésiles (Os): Para cada transecto se registró la abundancia de especies tales como: corales, esponjas, bivalvos, octocorales y otros grupos sésiles, a partir de los censos visuales para obtener una mejor representación.

Caracterización del nivel de complejidad estructural del hábitat.

Índice de heterogeneidad (IH): La complejidad del hábitat se determinó mediante el IH para cada transecto. Este índice se estimó a partir del promedio de los valores de diversidad (previamente normalizado) de los elementos del hábitat y los organismos sésiles, como reflejo de la variedad y proporcionalidad de los tipos de sustrato.

Debido a que el origen de los datos tanto bióticos como abióticos fue diferente, los índices de diversidad en ambos casos fueron normalizados en una escala de 0 a 1 mediante la fórmula propuesta por Recatalá-Boix *et al.*, (2009):

$$V_n = \frac{(V + V_{min})}{(V_{máx} - V_{min})}$$

Donde:

V_n = valor normalizado del indicador

V = valor real del indicador

V_{min} = valor mínimo

$V_{máx}$ = valor máximo

De modo que la fórmula utilizada para el IH fue:

$$IH = \frac{H'Ehn + H'Osn}{2}$$

Donde:

$H'Ehn$ = índice de diversidad de Shannon-Wiener normalizado para los elementos del hábitat y

$H'Osn$ = índice de diversidad de Shannon-Wiener normalizado para los organismos sésiles.

Las localidades se clasificaron en Ha (heterogeneidad alta), Hm (heterogeneidad media) y Hb (heterogeneidad baja) en función del valor del índice. Aquellos casos en que se obtuvieron valores altos del IH se consideraron con una elevada heterogeneidad, es decir una mayor complejidad referida al hábitat (Chávez-Hidalgo, 2017).

Descripción cuantitativa de la comunidad

Para describir la estructura y composición de la comunidad se utilizaron los siguientes atributos e índices ecológicos clásicos:

Riqueza específica (S)

La riqueza específica se evaluó cuantificando el número de especies por localidad y época del año. Debido a que es prácticamente imposible enumerar todas las especies, la S dependerá en gran medida del esfuerzo de muestreo. Para demostrar la eficiencia del muestreo y la representatividad de la riqueza de especies registradas, se realizó la curva de acumulación de especies, estimando la S observada mediante el programa

EstimateS (Version 9; Colwell, 2013). Además, se evaluó el ajuste a la ecuación de Clench, ya que es el modelo más utilizado para evaluar la calidad del muestreo y ha demostrado un buen ajuste, tomando en cuenta que se consideró la heterogeneidad espacial y temporal que afecta a estos organismos en la región (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003). El ajuste de la función se realiza mediante la estimación no lineal del algoritmo de Simplex & Quasi-Newton en el programa STATISTICA (Ver 10, StatSoft, 2010) de donde se obtienen los valores de a y b . El parámetro a representa la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario y b está relacionado con la forma de la curva. Los resultados de a y b se utilizan para evaluar la calidad del inventario (se considerarse suficientemente confiable cuando la pendiente se hace aproximadamente <0.1 , con un intervalo de confianza al 95%), la proporción de la fauna representada en el muestreo y el esfuerzo de muestreo necesario para registrar una determinada proporción de la fauna.

Índice de Shannon-Wiener (H')

Este índice de diversidad se basa en las abundancias relativas de las especies expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay solo una especie, y el logaritmo de p_i , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Moreno, 2001).

Este índice se define como:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

Donde:

S = número de especies

p_i = es la proporción de individuos de cada especie i .

Índice de equidad de Pielou (J')

Este índice analiza la forma en que la abundancia está repartida entre las especies. Mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 2004).

$$J' = \frac{H'}{H'_{\text{máx}}}$$

Donde:

H' = Diversidad de las especies.

$H'_{\text{máx}}$ = Diversidad máxima de las especies = $\log_2 S$

S = Número total de especies.

Los valores de riqueza específica (S), diversidad de Shannon-Wiener (H'), y equidad (J'), se obtuvieron con el paquete estadístico Primer© (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research) versión 6.1 (Clarke & Gorley, 2006).

Índice de Valor Biológico (IVB)

Para determinar las especies dominantes se aplicó el Índice de Valor Biológico propuesto por Sanders (1960). Se implementó la metodología propuesta por Loya-Salinas & Escofet (1990), quienes realizaron un aporte al cálculo del IVB y trabaja sobre el 95% de abundancia acumulativa.

Tiene como ventaja la combinación de los datos de abundancia y la frecuencia de aparición de cada una de las especies. Este índice mide semicuantitativamente el intervalo de la importancia relativa de cada especie i , en función de su abundancia en cada muestra o evento de colecta j y es expresada en puntajes. Los valores de importancia obtenidos son ponderados por un valor w_x y posteriormente se suma en cada una de las especies. La estimación de dicho índice se calculó para cada nivel de heterogeneidad y por temporadas.

$$IVB_i = \sum_{j=1}^m w_x x_{ij}$$

Donde:

i = especie i de un total de S especies

j = evento de muestreo de un total de m eventos

x_{ij} : intervalo de importancia relativa de la especie i en el evento de muestreo j

w_x : valor ponderal para el intervalo de importancia x

Caracterización trófica de la comunidad.

Se efectuó un análisis de gremios tróficos con los diferentes grupos de la comunidad. Para esto se realizó una revisión de la literatura se visitaron sitios Web especializados como Global Biotic Interactions en invertebrados (Poelen *et al.*, 2014) y Fishbase para peces (Froese & Pauly, 2015), con el objetivo de establecer la categoría trófica (carnívoro, detritívoro, herbívoro y omnívoro) y la forma de alimentación (carroñero, colector, filtrador y ramoneador).

Análisis estadístico

Con el objetivo de explorar el comportamiento de los datos se aplicó un análisis de clasificación (CLUSTER). Este método permitió agrupar las localidades de muestreo en función de la frecuencia de los elementos del hábitat y los géneros de coral. Dicha técnica estadística multivariante agrupa elementos (o variables) tratando de lograr la máxima homogeneidad en cada grupo y la mayor diferencia entre los grupos (Alenderfer & Blashfield, 1984). Los datos fueron transformados a escala logarítmica ($\text{Log } x+1$) con el objetivo de homogeneizar las variables. Se aplicó como medida de afinidad una correlación de Pearson y el método de unión media no ponderada para el agrupamiento. Además, se aplicó una prueba SIMPROF (similarity profile) para identificar la significancia en la estructura de grupos. Con este método se realiza un procedimiento de permutaciones a cada nodo del dendrograma obtenido para

identificar si los patrones de asociación son significativos en un grupo de muestras que *a priori* no estaban estructuradas (Clarke *et al.*, 2008).

Posteriormente, se aplicó un análisis de varianza multivariado de permutación (PERMANOVA) con los datos de los descriptores de la complejidad estructural del hábitat considerados en cada localidad, con el objetivo de conocer si existían diferencias entre los grupos dentro del factor heterogeneidad de hábitat (HH). El PERMANOVA es una técnica de análisis multivariante (sobre medidas de distancia) con varios factores (balanceados), el cual aplica permutaciones sobre las matrices de distancia para obtener el p-valor (Anderson, 2001). El análisis está limitado por el número de permutaciones posibles donde el número recomendable se encuentra entre 200 y 1000. En este estudio siempre se utilizaron 999 permutaciones y como medida de distancia se aplicó el índice de Bray Curtis. En los casos donde se encontraron diferencias significativas se aplicó una prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test) para conocer entre cuales meses o niveles de heterogeneidad se encontraron esas diferencias. Los datos de abundancia fueron previamente estandarizados utilizando raíz cuadrada para minimizar la variación.

El análisis de la estructura de la comunidad se dividió en organismos motiles y sésiles, con el objetivo de detectar posibles diferencias en el nivel de heterogeneidad. En cada caso, se aplicaron (PERMANOVA) para detectar diferencias significativas entre la abundancia, diversidad, riqueza de especies y la equidad obtenidas durante los meses y entre los niveles de heterogeneidad. Los resultados de ambas pruebas en cada caso encuentran reportados en el anexo B. El análisis de agrupamientos, el SIMPROF y el PERMANOVA se desarrollaron con el software Primer© (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research) versión 6.1 (Clarke y Gorley, 2006).

Relación de la estructura de la comunidad con la heterogeneidad del hábitat

Se estructuraron grupos basados en la abundancia de las especies en cada zona con el índice de Bray-Curtis (Podani, 1999). Una vez calculada la matriz de similitud, se realizó una clasificación utilizando el método de unión media y se aplicó una prueba SIMPROF.

Además, se determinó la relación entre la riqueza, abundancia y diversidad de especies totales con los descriptores de la complejidad y las variables ambientales. Para esto previamente se correlacionaron las variables con el objetivo de seleccionar las que presentaron un mayor valor con relación a la riqueza, abundancia y diversidad de especies y evitar la colinealidad. Las variables que presentaron mayor correlación se les aplicó un análisis de regresión múltiple. Este análisis trata de comprobar estadísticamente si tal relación es posible ($p < 0.05$), y de serlo, expresarlo matemáticamente mediante una ecuación. La evaluación de la eficiencia del análisis se realizó mediante el valor del coeficiente de determinación (R^2). La R^2 mide la proporción de la variación de la variable respuesta que es explicada por las variables predictivas. El resultado del R^2 oscila entre 0 y 1, cuanto más cerca de 1 se sitúe su valor, mayor será el ajuste del modelo a la variable que estamos intentando explicar. De forma inversa, cuanto más cerca de cero, menos ajustado estará el modelo y, por tanto, menos fiable será.

Se realizó un análisis de correspondencias canónicas (CCA) para determinar qué variables ambientales y descriptores de la complejidad afectaron a las asociaciones de especies de peces e invertebrados en cada nivel de heterogeneidad por mes de muestreo. El CCA involucra la ordenación de una matriz (especies) mediante regresiones múltiples con una segunda matriz (variables ambientales) en un mismo espacio. En la ordenación del diagrama los parámetros ambientales se representan por vectores, donde la longitud del vector indica su importancia relativa y el ángulo de separación entre los ejes de ordenación indica la magnitud de la correlación (Ter-Braak, 1986). Se eligió este método debido a que presenta una relación de ordenación aproximadamente unimodal más que lineal con el eje Y (Anderson & Willis, 2003). Para la correlación y regresión lineal múltiple se utilizó el paquete Hmisc (Harrell Jr., 2019) y con el CCA el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2019) dentro del programa R (R Core Team, 2017)

Para la construcción de los grupos basados en los gremios tróficos se utilizó también un análisis de clasificación (CLUSTER). Con esta información se generó una matriz

binaria. La afinidad trófica entre las especies en cada nivel de heterogeneidad se realizó mediante el coeficiente de similitud de Jaccard y el método de unión media no ponderada para el agrupamiento. Además, se aplicó una prueba SIMPROF.

Resultados

Caracterización del grado de complejidad estructural del hábitat

Mediante la información obtenida del procesamiento de las imágenes en cada localidad, con el análisis exploratorio de agrupamiento se identificaron dos grandes grupos (Figura 2).

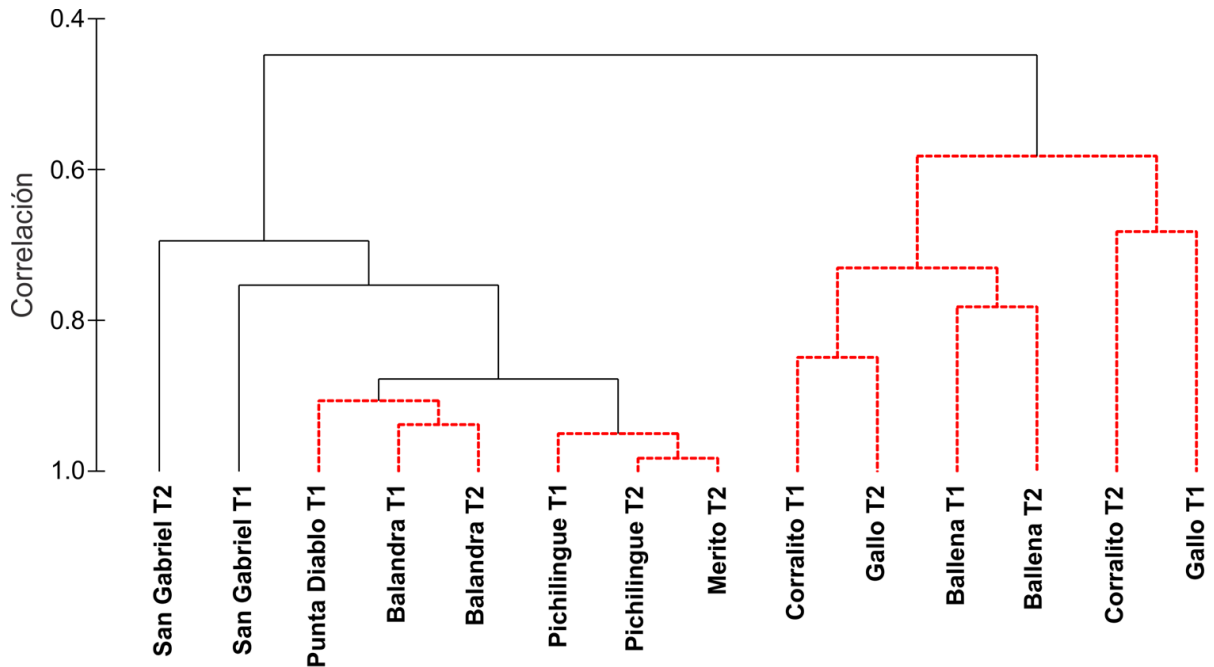


Figura 2: Agrupamiento de las localidades en función de los atributos del hábitat

Los sitios insulares que conforman el primer grupo (El Gallo, Corralito y La Ballena) mostraron menor correlación entre ellos (0.58) lo que determina que estos sitios presentan características estructurales mucho más variadas entre sí. El segundo grupo está formado por tres subgrupos: Pichilingue-Merito, Balandra-Punta Diablo y la localidad de San Gabriel ubicada al sur de la isla. Los sitios en la costa continental presentan características estructurales del hábitat muy similares, donde para Balandra-Punta Diablo se obtuvo el 0.91 de correlación entre los elementos que los componen y para Pichilingue-Merito un 0.95. Estructuralmente son ambientes con

menor rugosidad y menos complejos con relación a los sitios insulares que son más variados entre sí.

Índice de heterogeneidad

El índice de heterogeneidad del hábitat obtenido a partir de la estimación de la diversidad de los elementos del hábitat y los organismos sésiles en cada localidad reflejó dos rangos de valores (Tabla 2). El primer rango se encontró entre los valores de 0.5 a 0.9, mientras que el segundo abarcó desde 1 hasta 1.3.

Tabla 2: Para cada sitio se presentan los valores del índice de diversidad de los elementos del hábitat (H'Eh) y de los organismos sésiles (H'Os) normalizados y el índice de heterogeneidad (IH) como reflejo de la complejidad estructural del hábitat.

Localidad	H'Eh	H'Os	IH
<i>San Gabriel T1</i>	0.12	0.71	0.42
<i>Merito T2</i>	0.30	0.70	0.50
<i>Pichilingue T1</i>	0.33	0.69	0.51
<i>Pichilingue T2</i>	0.32	0.71	0.52
<i>San Gabriel T2</i>	0.40	0.69	0.55
<i>Balandra T1</i>	0.66	0.70	0.68
<i>Punta Diablo T1</i>	0.70	0.67	0.68
<i>Balandra T2</i>	0.71	0.74	0.73
<i>El Gallo T1</i>	0.74	0.74	0.74
<i>La Ballena T2</i>	0.70	0.79	0.75
<i>Corralito T2</i>	0.86	0.65	0.76
<i>La Ballena T1</i>	0.78	0.76	0.77
<i>El Gallo T2</i>	0.87	0.75	0.81
<i>Corralito T1</i>	0.84	0.79	0.81

Para hacer una clasificación más precisa en cuanto al nivel de heterogeneidad en cada localidad, se establecieron *a priori* tres grupos incluidos en el factor de heterogeneidad del hábitat (HH), para esto se utilizó como referencia el orden de las localidades resultantes del IH y del análisis de agrupamiento (Figura 2). El primer grupo se clasificó como heterogeneidad alta (Ha) compuesto por las localidades de Corralito, El Gallo y La Ballena. El segundo grupo fue la heterogeneidad media (Hm) formado por Balandra y Punta Diablo y un tercer grupo de heterogeneidad baja (Hb) con las localidades de San Gabriel, Merito y Pichilingue. El análisis de varianza detectó diferencias significativas entre los grupos del factor HH ($P-F= 5.44$, $p= 0.001$) (Tabla 3). Además, la prueba de comparaciones pareadas indicó diferencias significativas entre todas las comparaciones. Los resultados obtenidos en estas pruebas se consideraron suficientes para establecer tres niveles de heterogeneidad (alto, medio y bajo) en la zona de estudio.

Tabla 3: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para datos transformados de raíz basada en las similitudes de Bray-Curtis con el factor heterogeneidad del hábitat (HH).

PERMANOVA				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Nh	2.000	3091.200	5.436	0.001
Res	11.000	568.670	0.000	0.000
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Hm, Ha	2.024	0.009		
Hm, Hb	1.437	0.035		
Ha, Hb	2.953	0.005		

Proporción de sustrato (Elementos del hábitat)

Para analizar las variaciones de los tipos de sustratos obtenidas a partir del análisis fotográfico, se ordenaron las localidades de menor a mayor IH (Figura 3).

En la Hb se observó una alta dominancia de coral (45%), arena (31%) y roca pequeña (16%; Figura 3A). Los sustratos dominantes para la Hm presentaron una tendencia similar a los observados en la Hb (Figura 3B), donde el coral representó un 45%, la arena un 22% y la roca pequeña un 19%. Sin embargo, en este nivel comienzan a aparecer otros sustratos, aunque con una menor representatividad.

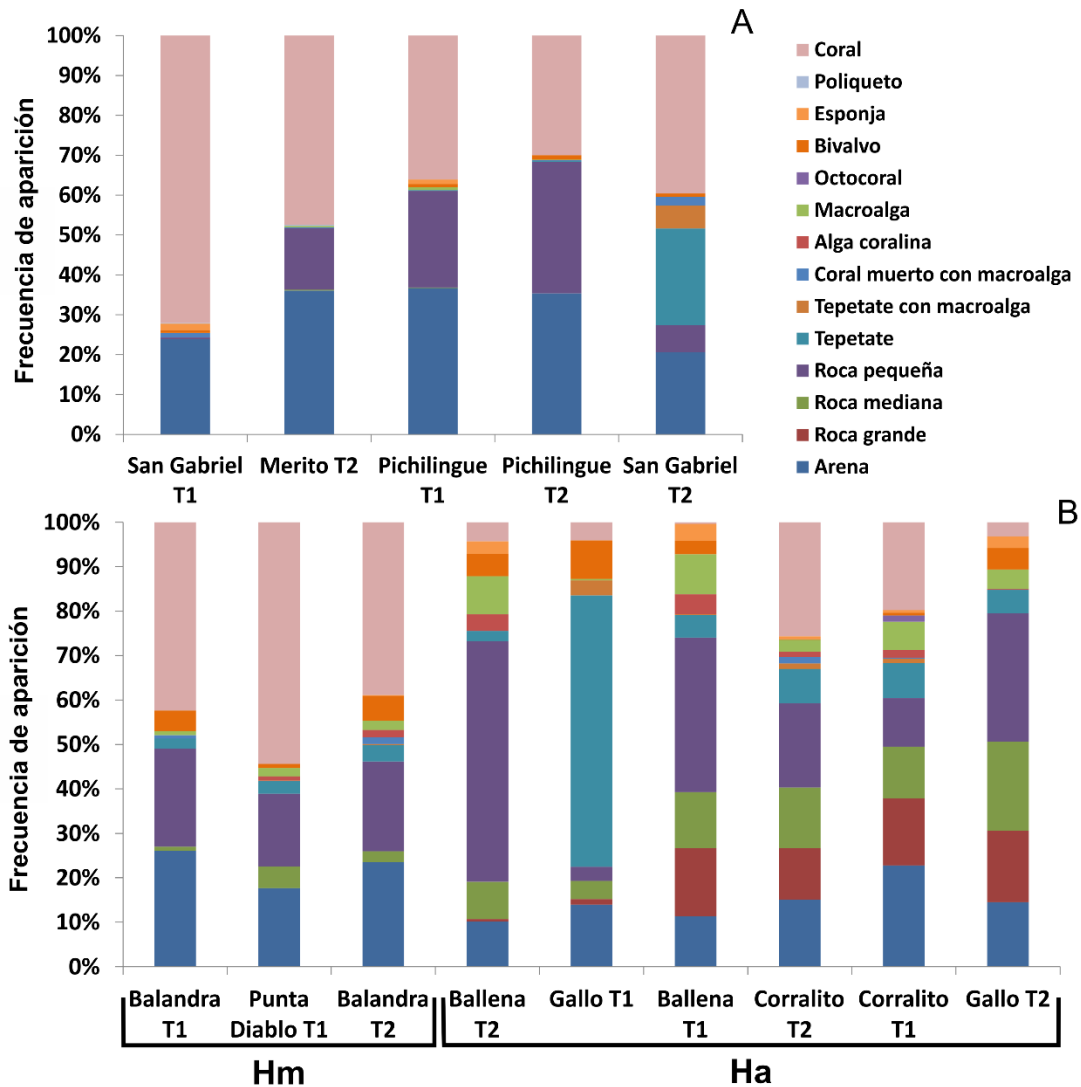


Figura 3: Frecuencia de aparición (FA) de los tipos de sustratos en cada localidad, ordenados de menor a mayor IH, (A) heterogeneidad baja y (B) heterogeneidad media y alta.

En la Ha se aprecia una tendencia diferente, donde los sustratos dominantes fueron: roca pequeña (25%), tepetate (15%), arena (15%), roca mediana (12%), roca grande

(10%) y coral (9%). De forma general, se puede apreciar una tendencia al aumento en la variedad y la proporcionalidad en la frecuencia de aparición de los sustratos, conforme aumente el IH.

Índice de Rugosidad (IR) e Índice de Amplitud (IA)

En la tabla 4 se muestra el IR y el IA, estimados a partir del relieve del fondo. El mayor valor en el IR se presentó en Pichilingue T2 (1.35), mientras que el menor se observó en Punta Diablo T1 (1.06). No se encontraron diferencias significativas en el IR entre los niveles de heterogeneidad ($P-F= 2.18$, $p = 0.146$), dado que se tienen tanto valores bajos como altos en los diferentes niveles. Sin embargo, el valor promedio del IR fue mayor en la Ha con 1.20, seguida por la Hb con 1.18, mientras que el menor valor correspondió a la Hm con 1.08 (Figura 4).

Tabla 4. Valores del índice de rugosidad (IR) e índice de amplitud (IA) para cada localidad y nivel de heterogeneidad (Nh).

Nh	Localidad	IR	IA (m)
Hb	San Gabriel T1	1.24	1.13
Hb	Merito T2	1.13	1.59
Hb	Pichilingue T1	1.1	1.48
Hb	Pichilingue T2	1.35	0.86
Hb	San Gabriel T2	1.11	1.04
Hm	Balandra T1	1.08	1.41
Hm	Punta Diablo T1	1.06	2.04
Hm	Balandra T2	1.1	1.6
Ha	La Ballena T2	1.17	1.6
Ha	El Gallo T1	1.11	2.21
Ha	La Ballena T1	1.1	5.99
Ha	Corralito T2	1.3	1.63
Ha	Corralito T1	1.26	0.83
Ha	El Gallo T2	1.28	1.97

El IA obtenido mediante la diferencia entre el punto de mayor y menor profundidad del relieve del fondo, presentó los mayores valores en La Ballena T1, El Gallo T1, Punta

Diablo T1, El Gallo T2 y Corralito T2 (5.99 m, 2.21 m, 2.04 m, 1.97 m y 1.63 m, respectivamente). Por otro lado, las menores amplitudes se registraron en Pichilingue T2 con 0.86 m y Corralito T1 con 0.83 m. No se obtuvieron diferencias significativas en el IA entre los niveles de heterogeneidad ($P-F = 1.54$, $p = 0.211$, Tabla 5). No obstante, el IA fue mayor en la Ha con un valor promedio de 2.37 m, seguido de la Hm con 1.68 m y por último la Hb con un valor de 1.22 m.

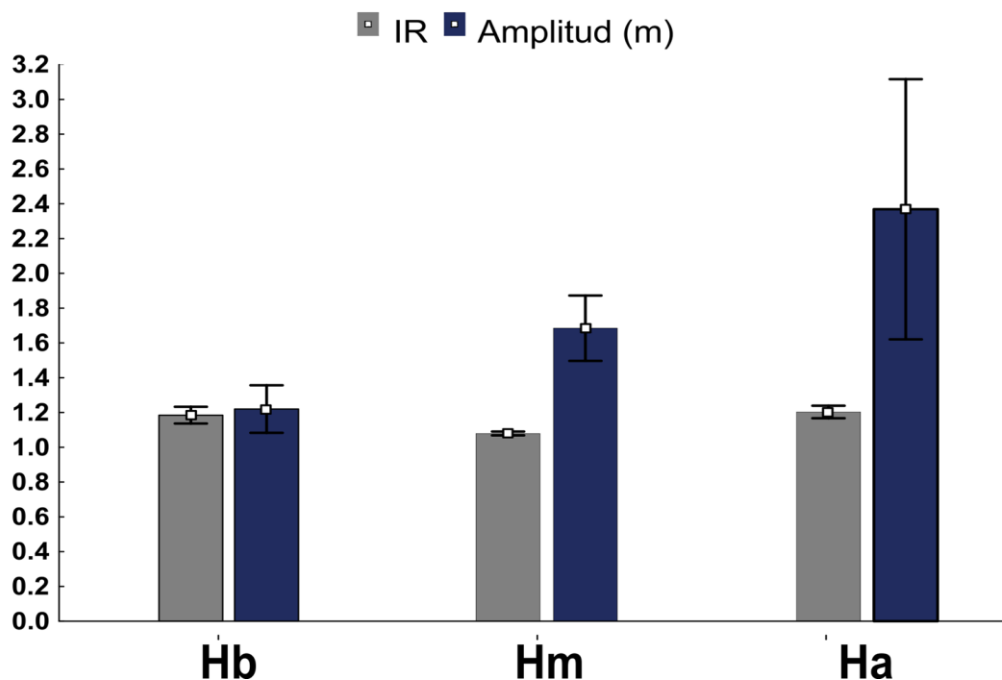


Figura 4: Promedio del Índice de rugosidad (IR) en barras azules e índice de amplitud (IA) en barras negras, en cada nivel de heterogeneidad del hábitat.

Tabla 5: Resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) basada en las similitudes de Bray-Curtis del IR (Índice de rugosidad) y el IA (Índice de amplitud) con el factor heterogeneidad del hábitat (HH)

Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Nh(IR)	2.000	29.453	2.180	0.146
Nh(IA)	2.000	662.530	1.542	0.211

Variables ambientales

Para poder describir en el contexto de las principales variables ambientales los resultados de la heterogeneidad del hábitat y las comunidades biológicas se revisó el comportamiento de la temperatura y la salinidad. La temperatura superficial del agua tuvo un promedio general de 26°C. Los meses por debajo de este valor se agruparon como temporada fría, mientras que los meses con igual o mayor valor promedio como temporada cálida. El mayor pico de temperatura se registró en el mes de septiembre con 30.1°C, mientras que el más bajo fue en abril con 23.7°C. La salinidad promedio en el periodo de estudio presentó variaciones mínimas, con un promedio de 35.2 ups (Figura 5).

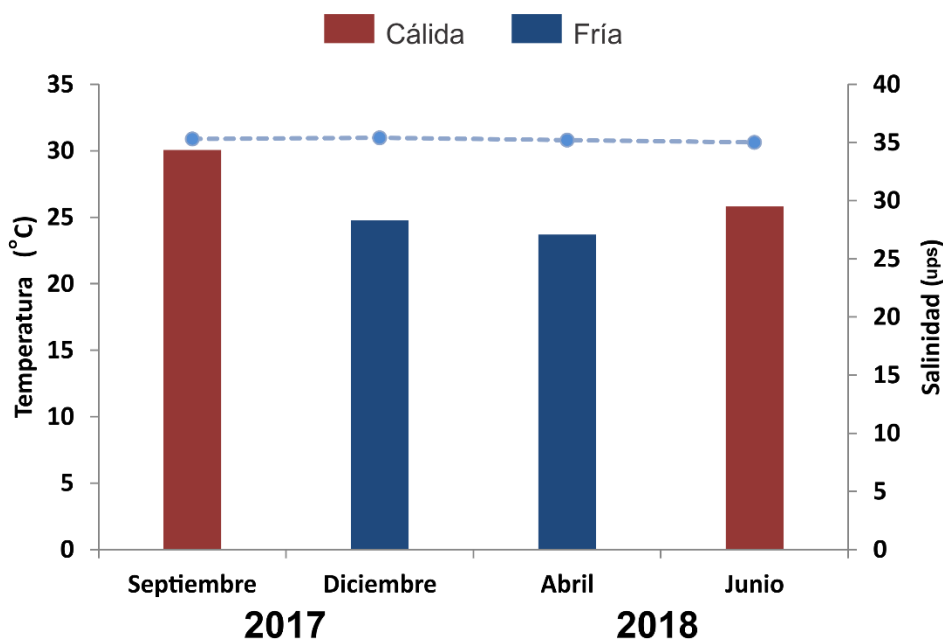


Figura 5: Valor promedio de la salinidad (línea) y la temperatura (barras) registrada en los cuatro meses de muestreo, las barras en rojo representan la temporada cálida y las azules la temporada fría.

Patrones espacio-temporales en la estructura de la comunidad.

Para todo el periodo de estudio se contabilizaron un total de 109 especies pertenecientes a 81 géneros, 62 familias, 31 órdenes y 15 clases. De las cuales 27 fueron invertebrados sésiles, 22 invertebrados motiles y 60 peces (Anexos).

Curva de acumulación de especies

Para la confección de la curva de acumulación de especies se tuvieron en cuenta todas las especies representadas en los 14 transectos en cada mes, para un total de 56 unidades de muestreo (Figura 6). Además, se evaluó el ajuste a la ecuación de Clench, donde se obtuvieron los valores de “a” (21.45961) y “b” (0.190191). Mediante estos se evaluó la proporción de la fauna representada en el muestreo (95%) y la calidad del inventario (0.16). A pesar de que en este último el valor obtenido no fue menor que 0.1, si fue cercano, por lo que se consideró una representación adecuada.

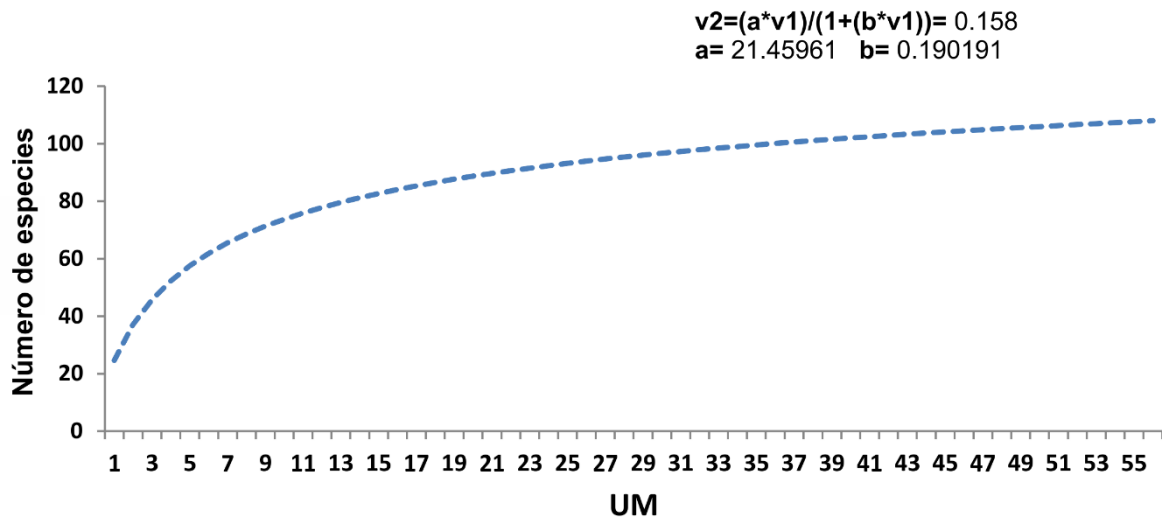


Figura 6: Curva de acumulación de especies registradas en el periodo de estudio ajustada a la función de Clench y los valores de “a” y “b”. Las unidades de muestreo (UM) representan los transectos analizados en el periodo de estudio.

Organismos sésiles

Riqueza específica y abundancia

En los 56 muestreos se registraron un total de 10,693 organismos sésiles pertenecientes a 27 especies. La prueba PERMANOVA arrojó diferencias significativas en la riqueza (P-F= 6.29, $p= 0.01$; P-F= 4.24, $p= 0.011$) y abundancia (P-F= 9.91, $p= 0.001$; P-F= 6.73, $p= 0.001$) entre el nivel de heterogeneidad y los meses de muestreo respectivamente.

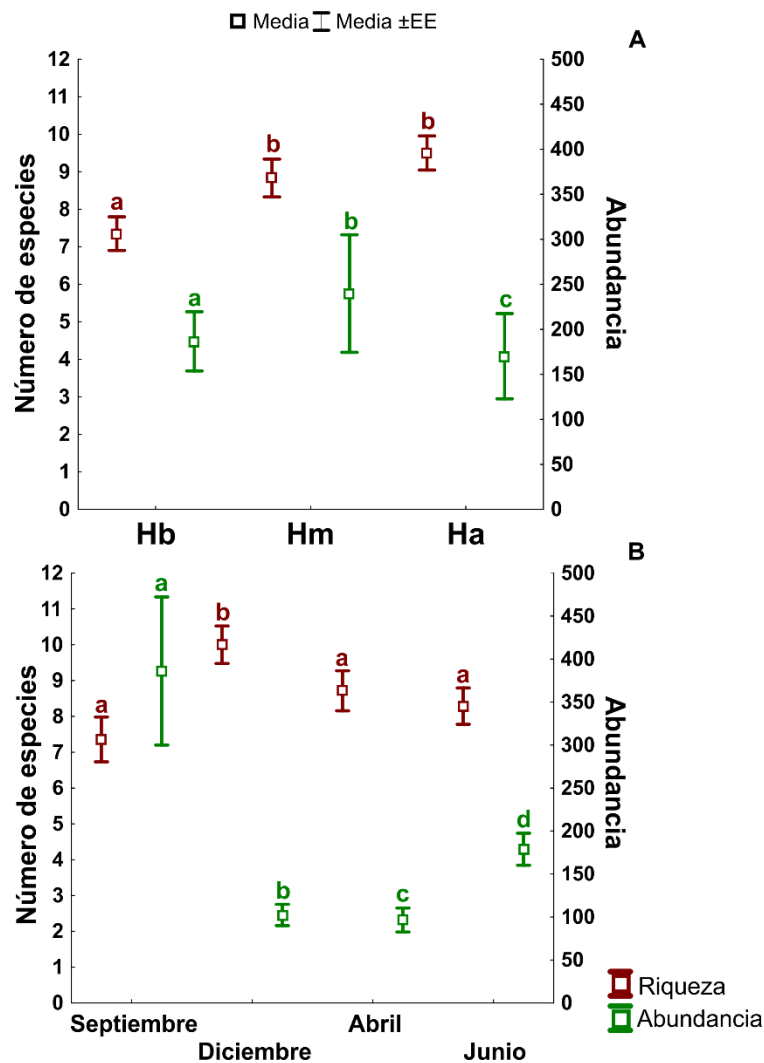


Figura 7: Riqueza y abundancia de los organismos sésiles en los niveles de heterogeneidad (A) y meses de estudio (B), las letras “a”, “b”, “c” y “d” designan la igualdad o desigualdad entre los grupos y “EE” el error estándar.

La riqueza presentó el mayor valor promedio en la Ha (10) seguida por la Hm (8), siendo estos estadísticamente diferentes a la Hb (7) (Figura 7A). Asimismo, la mayor riqueza promedio se registró en el mes de diciembre (10) (Figura 7B), presentando diferencias significativas con el resto de los meses (Tabla 6), mientras que la menor se observó en septiembre (7).

La abundancia presentó un patrón diferente a la riqueza, donde los mayores valores se registraron en la Hm y la Hb con 240 y 187 organismos, respectivamente, y el menor se reportó en la Ha (170). A su vez, las mayores abundancias promedio se observaron en los meses de septiembre (386) y junio (179), mientras que el menor valor fue en abril con 97 organismos. Todos los grupos presentaron diferencias estadísticamente significativas entre ellos, tanto en el nivel de heterogeneidad como entre los meses (Figura 7).

Tabla 6: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para la riqueza y la abundancia de organismos sésiles, basada en las similitudes de Bray-Curtis con dos factores: Nivel de heterogeneidad (Nh) y los meses (Me)

PERMANOVA-Riqueza				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Me	3.000	598.630	4.241	0.011
Nh	2.000	887.560	6.288	0.010
MexNh	6.000	82.073	0.581	0.793
Res	44.000	141.150	0.000	0.000
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Hm, Ha	0.820	0.447		
Hm, Hb	2.124	0.036		
Ha, Hb	3.368	0.002		
Septiembre, Abril	1.474	0.127		
Septiembre, Diciembre	2.917	0.006		
Septiembre, Junio	1.108	0.300		
Abril, Diciembre	2.414	0.019		
Abril, Junio	0.345	0.854		

Diciembre, Junio	2.284	0.030		
PERMANOVA-Abundancia				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Me	3.0	7,361.2	6.728	0.001
Nh	2.0	10,844.0	9.911	0.001
MexNh	6.0	2,094.8	1.915	0.001
Res	44.0	1,094.1	0.000	0.000
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Hm, Ha	3.128	0.001		
Hm, Hb	1.849	0.003		
Ha, Hb	3.763	0.001		
Septiembre, Abril	2.948	0.001		
Septiembre, Diciembre	3.149	0.001		
Septiembre, Junio	2.155	0.001		
Abril, Diciembre	2.321	0.002		
Abril, Junio	1.858	0.008		
Diciembre, Junio	2.702	0.001		

Diversidad (H') y equidad (J')

La diversidad mantuvo un patrón similar al encontrado en la riqueza con diferencias significativas entre los niveles de heterogeneidad ($P-F= 11.04$, $p= 0.001$) y los meses de estudio ($P-F= 11.2$, $p= 0.001$). Los mayores valores se registraron en la Ha (2.1 natios/Ind) y la Hm (1.9 natios/Ind), presentando diferencias significativas con la Hb (1.7 natios/Ind; Figura 8A). La diversidad mantuvo una tendencia a aumentar hacia los meses de diciembre (2.1 natios/Ind) y abril (1.9 natios/Ind; Figura 8B), presentando diciembre y septiembre, diferencias significativas entre ellos y con el resto de los meses (Tabla 7).

La equidad tuvo un comportamiento similar a la diversidad, reflejando una tendencia al aumento conforme aumenta el nivel de heterogeneidad. Sin embargo, no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los grupos ($P-F= 2.6$, $p= 0.087$). El mayor valor promedio se registró en la Ha con 0.9, mientras que el menor fue en la Hb con 0.8.

Se obtuvieron diferencias significativas en la equidad entre los meses ($P-F= 4.9$, $p= 0.007$). Los valores más altos se registraron en diciembre (0.94) y abril (0.93), los cuales presentaron diferencias significativas con el resto de los meses, siendo septiembre el de menor equidad promedio con 0.8.

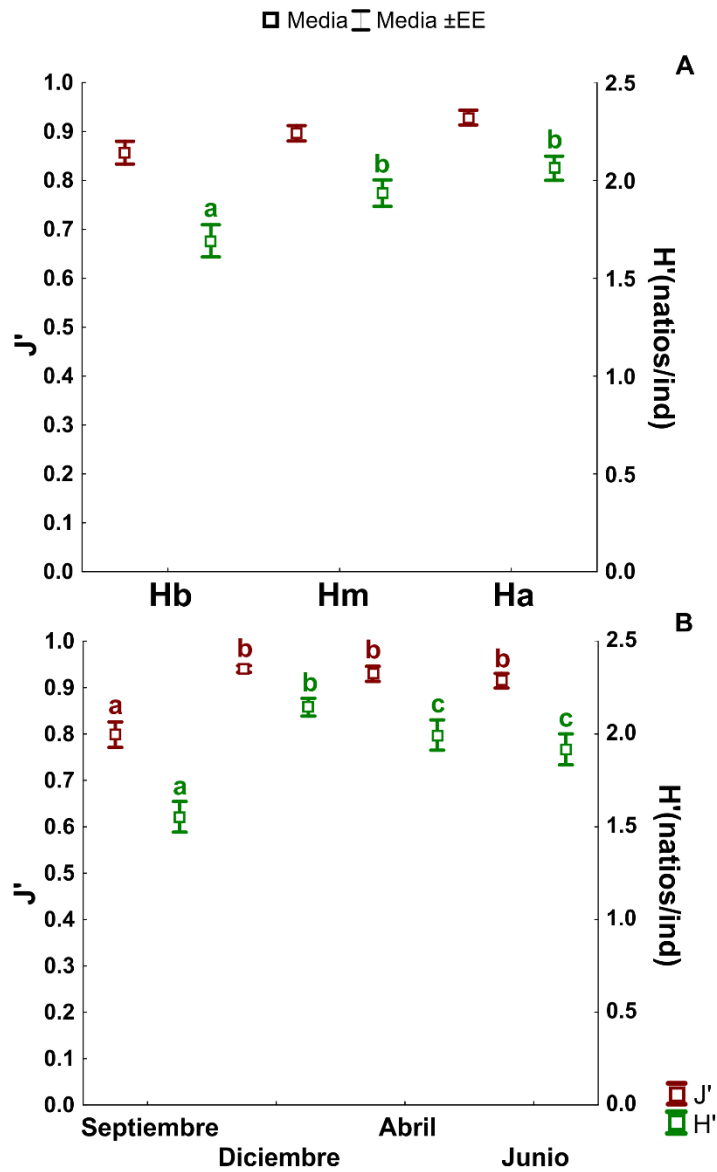


Figura 8: Diversidad (H') y equidad (J') de los organismos sésiles en los niveles de heterogeneidad (A) y meses de estudio (B), las letras “a”, “b” y “c” designan la igualdad o desigualdad entre los grupos y “EE” el error estándar.

Tabla 7: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para la diversidad y la equidad de organismos sésiles, basados en las similitudes de Bray-Curtis con dos factores: Nivel de heterogeneidad (Nh) y los meses (Me).

PERMANOVA-Diversidad				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Me	3	585.46	11.2	0.001
Nh	2	577.41	11.04	0.001
MexNh	6	38.85	0.74	0.645
Res	44	52.3		
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Hm, Ha	1.73	0.09		
Hm, Hb	2.29	0.031		
Ha, Hb	4.38	0.002		
Septiembre, Abril	3.75	0.001		
Septiembre, Diciembre	5.25	0.001		
Septiembre, Junio	2.64	0.006		
Abril, Diciembre	2.86	0.008		
Abril, Junio	0.65	0.571		
Diciembre, Junio	2.38	0.012		
PERMANOVA-Equidad				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Nh	2	40.7	2.6	0.087
Me	3	76.7	4.9	0.007
MexNh	6	18.15	1.16	0.354
Res	44	15.64		
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Septiembre, Abril	1.01	0.333		
Septiembre, Diciembre	1.13	0.272		
Septiembre, Junio	3.78	0.002		
Abril, Diciembre	0.32	0.756		
Abril, Junio	4.13	0.001		
Diciembre, Junio	2.75	0.008		

Organismos motiles

Riqueza específica y abundancia

Se registraron un total de 82 especies para la fauna motil. El grupo mejor representado lo conformaron los peces con 60 especies para una contribución del 55% al total de especies registradas.

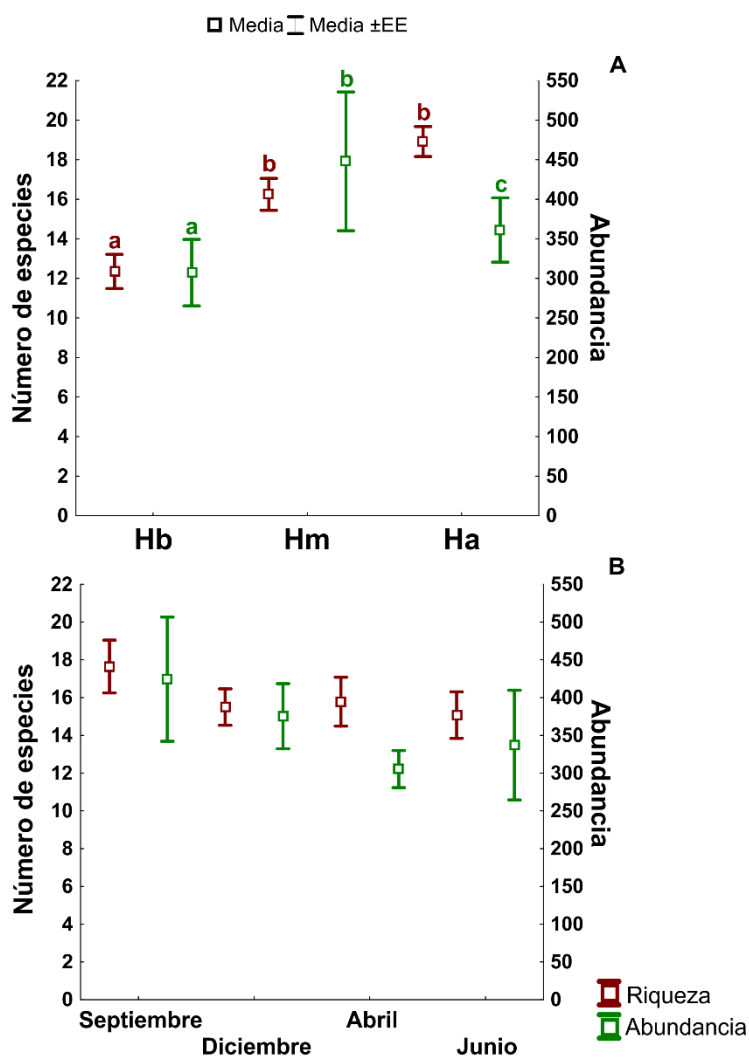


Figura 9: Riqueza y abundancia y de los organismos motiles en los niveles de heterogeneidad (A) y meses de estudio (B), las letras "a", "b", "c" y "d" designan la igualdad o desigualdad entre los grupos y "EE" el error estándar.

De las 22 especies de invertebrados motiles identificadas, el grupo mejor representado lo conformaron los equinodermos con 16 especies, de las cuales ocho fueron asteroideos (estrellas de mar), cuatro equinoideos (erizos) y cuatro holoturoideos (pepinos de mar). La Ha presentó la mayor riqueza promedio con 19 especies, seguida por la Hm con 16, las cuales se diferenciaron significativamente de la Hb con 12 y donde se observan los menores valores de riqueza (Figura 9A).

En la temporalidad, la mayor riqueza se presentó en el mes de septiembre (18) y la menor en junio (15) (Figura 9B). Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ($P-F = 0.654$, $p = 0.654$; Tabla 8).

Para la abundancia se contabilizaron un total de 20,189 organismos, presentándose los mayores valores en la Hm con 5,375 organismos y un promedio de 448. La menor abundancia se registró en la Hb con una media de 307 organismos. Se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas en la abundancia entre todos los niveles de heterogeneidad ($P-F = 4.489$, $p = 0.001$). Los meses de septiembre y diciembre fueron los de mayor abundancia promedio con 424 y 375 organismos, respectivamente. Los menores valores se reportaron en el mes de abril con una media de 305 organismos. A pesar de estas variaciones, no se encontraron diferencias significativas entre los meses ($P-F = 1.480$, $p = 0.052$).

Tabla 8: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para la riqueza y la abundancia de organismos motiles, basada en las similitudes de Bray-Curtis con dos factores: Nivel de heterogeneidad (Nh) y los meses (Me):

PERMANOVA-Riqueza				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Me	3.00	102.63	0.654	0.654
Nh	2.00	2,416.90	15.410	0.001
MexNh	6.00	125.79	0.802	0.624
Res	44.00	156.84	0.000	
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Hm, Ha	2.13	0.05		

Hm, Hb	2.69	0.009		
Ha, Hb	5.21	0.001		
PERMANOVA-Abundancia				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Me	3.00	2,294.40	1.480	0.052
Nh	2.00	6,954.40	4.489	0.001
MexNh	6.00	1,352.80	0.873	0.735
Res	44.00	1,549.40		
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Hm, Ha	2.18	0.001		
Hm, Hb	2.21	0.001		
Ha, Hb	2.02	0.001		

Diversidad (H') y equidad (J')

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas tanto en la diversidad como en la equidad entre los niveles de heterogeneidad ($P-F= 14.24$, $p= 0.001$; $P-F= 3.67$, $p= 0.034$), mas no entre los meses. Ambas presentaron un patrón similar, reflejando un aumento de menor a mayor nivel de heterogeneidad (Figura 10A).

Los mayores valores promedio en los índices se registraron en Ha con $H'= 2.6$ natios/Ind y $J'= 0.9$, presentando diferencias significativas con el resto de los grupos (Tabla 9). El mes que presentó menor diversidad promedio fue junio con 2.3 natios/Ind, mientras que los más altos se dieron en septiembre (2.5 natios/Ind) y abril (2.4 natios/Ind) (Figura 10B). La equidad resultó muy similar entre los meses, donde el mayor valor se obtuvo en abril con 0.869.

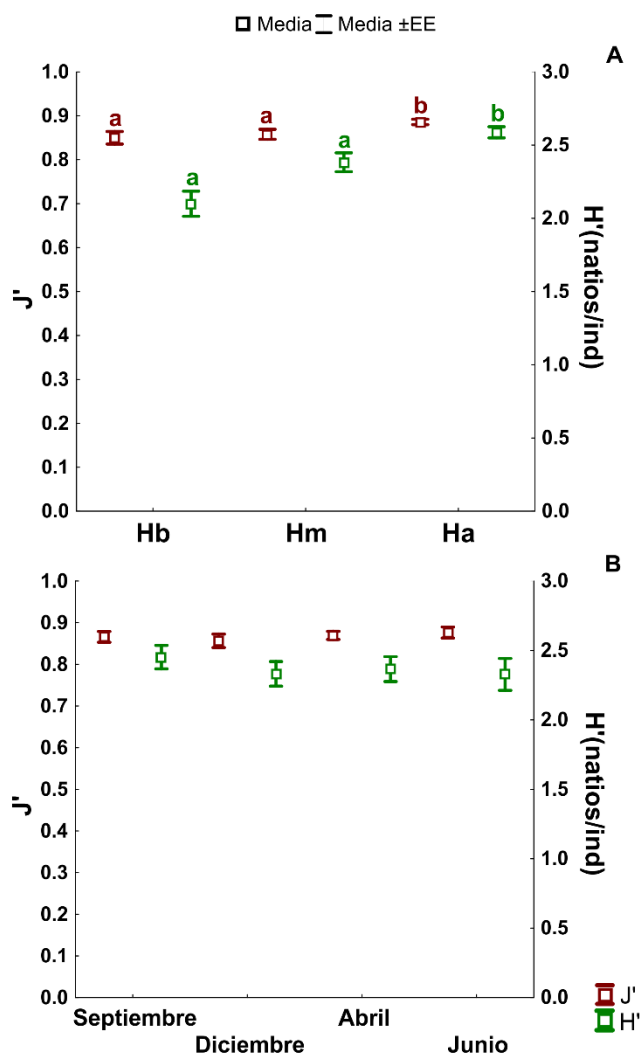


Figura 10: Diversidad (H') y equidad (J') de los organismos motiles en los niveles de heterogeneidad (A) y meses de estudio (B), las letras “a” y “b” designan la igualdad o desigualdad entre los grupos y “EE” el error estándar.

Tabla 9: Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariados de permutación (PERMANOVA) para la diversidad y la equidad de organismos motiles, basados en las similitudes de Bray-Curtis con dos factores: Nivel de heterogeneidad (Nh) y los meses (Me)

PERMANOVA-Diversidad				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Me	3	14.57	0.320	0.870
Nh	2	648.56	14.242	0.001

MexNh	6	45.15	0.991	0.428
Res	44	45.54	0.000	
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Hm, Ha	2.97	0.005		
Hm, Hb	2.18	0.05		
Ha, Hb	5.04	0.001		
PERMANOVA-Equidad				
Factor	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Me	3	4.26	0.560	0.654
Nh	2	27.9	3.670	0.034
MexNh	6	11.19	1.472	0.202
Res	44	7.6		
Prueba de comparaciones pareadas (Pair-Wise test)				
Grupos	t	P(perm)		
Hm, Ha	2.43	0.026		
Hm, Hb	0.46	0.66		
Ha, Hb	2.51	0.021		

Índice de Valor Biológico (IVB)

De acuerdo con el índice de valor biológico, de las 70 especies registradas en la temporada cálida 36 se encontraron como dominantes representando el 66% del total de especies. En la temporada fría, de 62 especies solo 35 resultaron dominantes conformando un 68% del total de especies (Figura 11). De forma general las especies dominantes fueron muy similares entre las temporadas, sin embargo, se puede apreciar una variación en el orden de dominancia. En este sentido sobresalen las especies *Stegastes rectifraenum*, *Abudefduf troschelii*, *Scarus ghobban*, *Thalassoma lucasanum*, *Toxopneustes roseus* y *Phataria unifascialis*, las cuales se encuentran entre las que tienen mayor IVB, sin embargo, alternan su orden de dominancia entre las temporadas.

Para cada mes se obtuvieron especies exclusivas, tal es el caso de *Stegastes flavilatus*, *Calamus brachysomus*, *Fistularia commersoni*, *Halichoeres notospilus* y *Centrostephanus coronatus* en septiembre y *Balistes polylepis*, *Holothuria fuscocinerea* y *Scarus compressus* en junio (Figura 11A). En la temporada fría las especies exclusivas fueron *Thalassoma grammaticum*, *Diodon hystrix*, *Halichoeres semicinctus*, *Myripristis leiognathus* y *Sufflamen verres* en diciembre y *Holothuria impatiens*, *Halichoeres nicholsi* y *Halichoeres chierchiae* en abril (Figura 11B).

De las 68 especies registradas para la Ha se encontraron 22 como dominantes, representando un 42% del total de especies en el nivel de heterogeneidad. La Hm presentó solo 13 especies dominantes de un total de 43, conformando el 34% y en la Hb de 57 especies 17 resultaron dominantes para un 39%. Los niveles de heterogeneidad mostraron un patrón similar al observado por temporada, donde las especies con mayor IVB fueron: *A. troschellii*, *S. rectifraenum*, *T. lucasanum*, *T. roseus*, *Canthigaster punctatissima*, *P. unifascialis* y *S. ghobban* (Figura 12). En este sentido los mayores valores en el IVB se registraron en la Ha y Hb.

Igualmente se obtuvieron especies exclusivas para cada nivel de heterogeneidad como: *Chromis atrilobata*, *Pentaceraster cumingi*, *H. nicholsi*, *Cephalopholis panamensis*, *Acanthaster planci*, *Halichoeres dispilus*, *Hexaplex princeps* y *Serranus psittacinus* en la Ha, *Tripneustes depressus* en la Hm y *Lutjanus argentiventris*, *Mycteroperca rosacea*, *Eucidaris thouarsii*, *Holothuria impatiens* y *Pharia pyramidata* en la Hb.

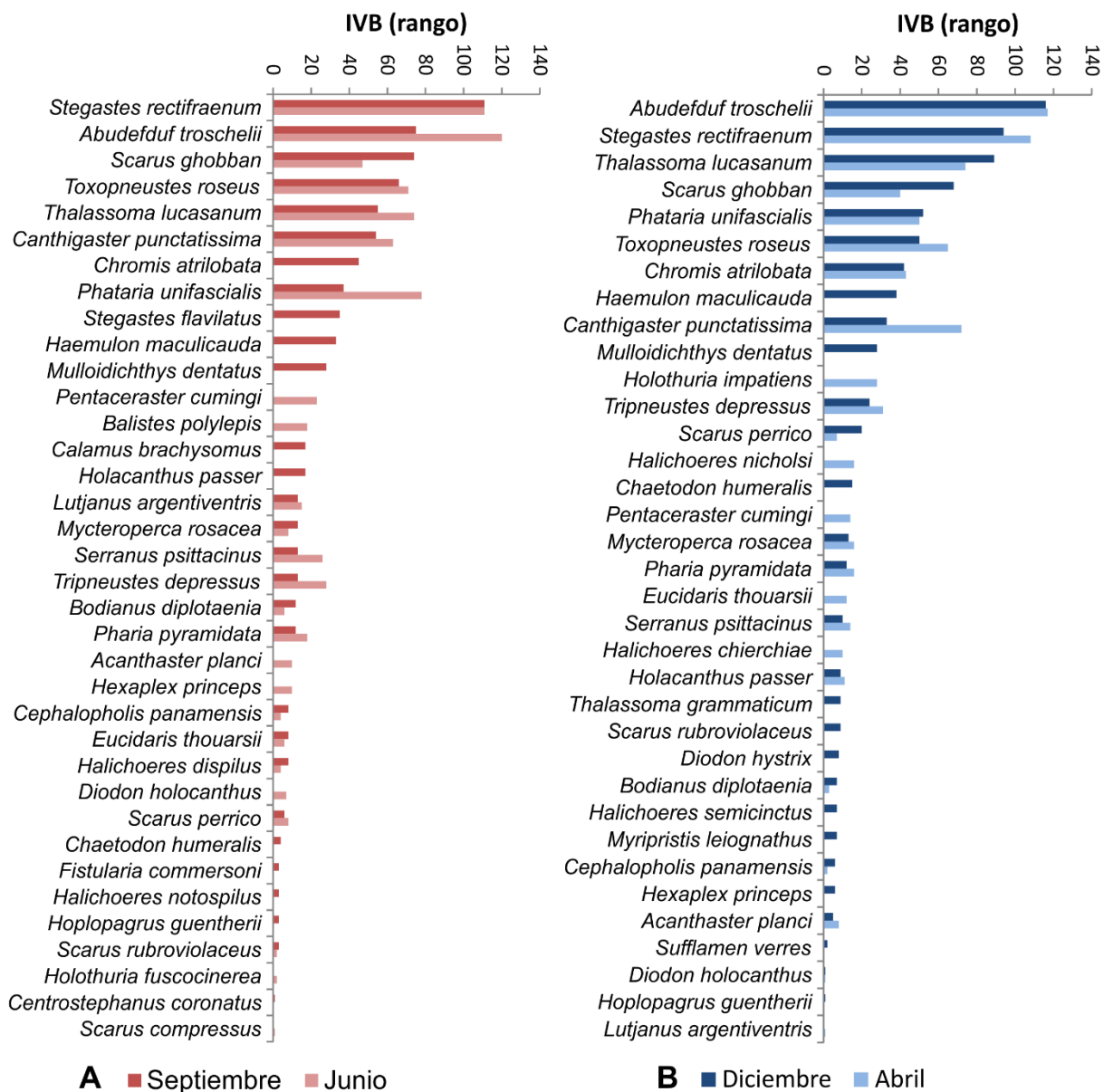


Figura 11: Índice de Valor Biológico (IVB rango) para cada especie en los meses de muestreo. (A) temporada cálida y (B) temporada fría.

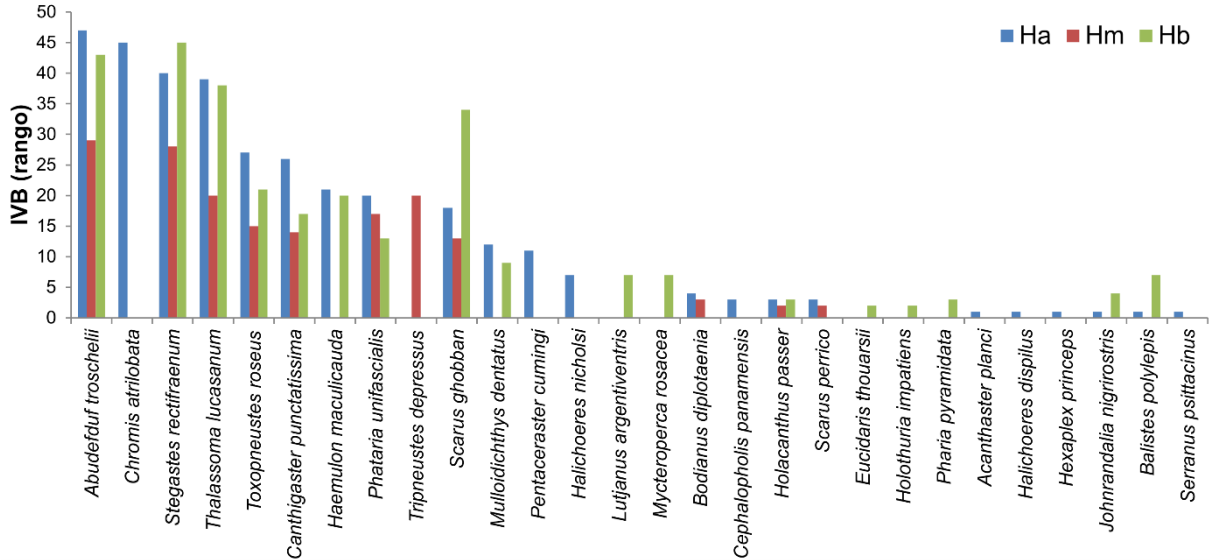


Figura 12: Índice de Valor Biológico (IVB rango) para cada especie en el nivel de heterogeneidad alta (azul), media (rojo) y baja (verde).

Influencia de la complejidad del hábitat sobre la estructura de la comunidad.

Para explorar la similitud espacial y temporal en el área de estudio y poder detectar patrones de agrupamiento en los datos, se realizó un análisis de clasificación con los datos de abundancia de 81 especies de la fauna motil. Los resultados obtenidos confirmaron la separación en tres grandes grupos en función del nivel de heterogeneidad en los meses de estudio (Figura 13). El grupo de la Ha presentó un 67% de similitud, la Hm 64% y la Hb un 62%. Solo la Hb para el mes de abril presentó una asociación diferente encontrándose dentro del grupo de Hm con 66% de similitud.

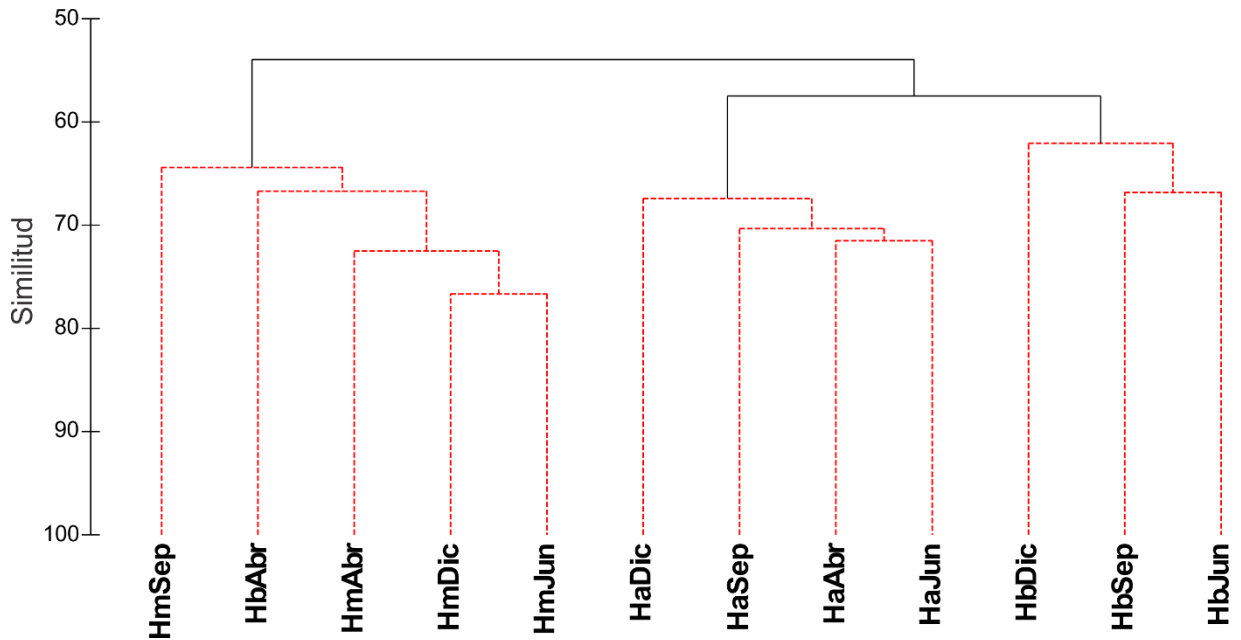


Figura 13. Análisis de agrupamiento basado en una matriz de similitud de Bray-Curtis de la abundancia de especies motiles en los tres niveles de heterogeneidad: alta (Ha), media (Hm) y baja (Hb) y en los diferentes meses de muestreo septiembre (Sep), diciembre (Dic), abril (Abr) y junio (Jun).

Para evaluar la posible relación entre los atributos de la comunidad motil (riqueza, abundancia y diversidad), las variables ambientales y los atributos del hábitat que caracterizan los niveles de heterogeneidad, se aplicó un análisis de regresión múltiple. En cada caso se realizó previamente una correlación de Pearson para determinar las variables de mayor influencia. El análisis de correlación reflejó una relación entre la riqueza (S) y la diversidad (H') con variables como el IH, la frecuencia de roca mediana y la arena. Sin embargo, en la abundancia (A) los valores del coeficiente de correlación fueron muy bajos (Tabla 10).

Tabla 10. Correlación de Pearson (coeficiente de correlación r) entre la riqueza (S) abundancia (A) y diversidad (H') de especies y los elementos del hábitat (índice de heterogeneidad (IH), profundidad (P), diversidad de organismos sésiles (H'Os), riqueza de corales (Scorales), abundancia de corales (AbCora), macroalgas (Macr), frecuencia de roca pequeña (FrRp), frecuencia de roca mediana (FrRm), índice de rugosidad (IR), índice de amplitud (IA), tepetate y arena.

	S	A	H'
<i>IH</i>	0.76	0.17	0.78
<i>P</i>	0.4	0.39	0.36
<i>H'Os</i>	0.56	0.051	0.49
<i>Scorales</i>	-0.3	-0.43	-0.17
<i>AbCora</i>	-0.15	-0.34	-0.037
<i>Macr</i>	0.58	0.2	0.57
<i>FrRp</i>	-0.1	-0.087	0.077
<i>FrRm</i>	0.69	0.15	0.66
<i>IR</i>	0.32	-0.22	0.35
<i>IA</i>	0.099	0.43	0.084
<i>Tepetate</i>	0.43	-0.051	0.44
<i>Arena</i>	-0.67	-0.028	-0.65

En la riqueza los mayores valores de correlación se encontraron con el IH (0.76), la FrRm (0.69), las macroalgas (0.58), los H'Os (0.56) y la arena (-0.67). Las cuatro primeras variables muestran una relación positiva con la riqueza, reflejando un aumento del número de especies conforme se incrementa el IH, la H'Os, la FrRm y las macroalgas. Por otro lado, se observó una disminución del número de especies conforme aumenta la frecuencia de arena presentando una relación negativa con la riqueza (Figura 14).

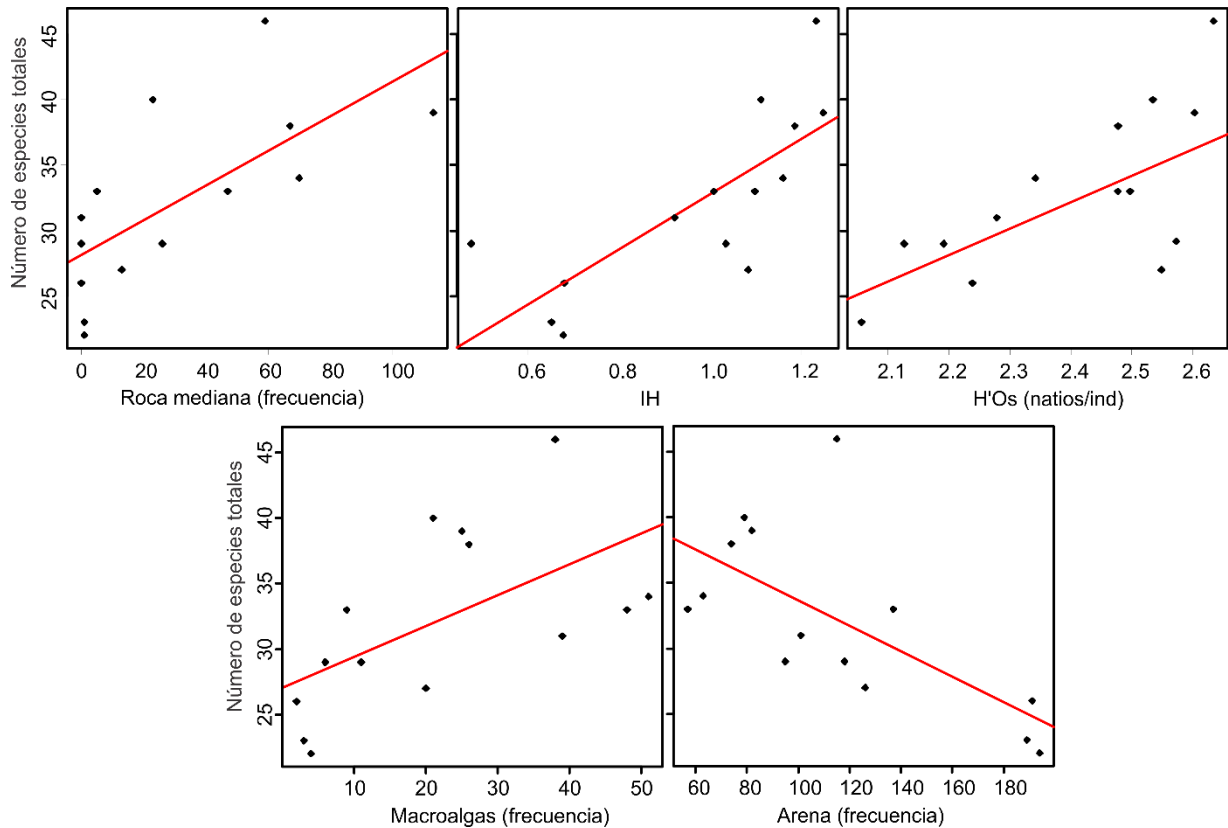


Figura 14: Gráficas de dispersión que muestran la relación de la riqueza de especies con las variables de mayor correlación.

La diversidad mostró un patrón similar al encontrado en la riqueza, donde las mayores correlaciones se obtuvieron en el IH (0.78), la FrRm (0.66), la arena (-0.65), las macroalgas (0.58) y la H'O's (0.49). Al igual que en la riqueza se observó una relación negativa con la frecuencia de arena (Figura 15).

Las variables de mayor correlación con la riqueza de especies y la diversidad fueron sometidas al análisis de regresión múltiple, con el objetivo de confirmar la existencia de modelos lineales entre las variables explicativas (IH, FrRm, H'O's, Macr y arena) y las variables respuesta (riqueza de especies y diversidad). La abundancia no se incluyó en el análisis debido a que los coeficientes de correlación entre las variables fueron muy bajos.

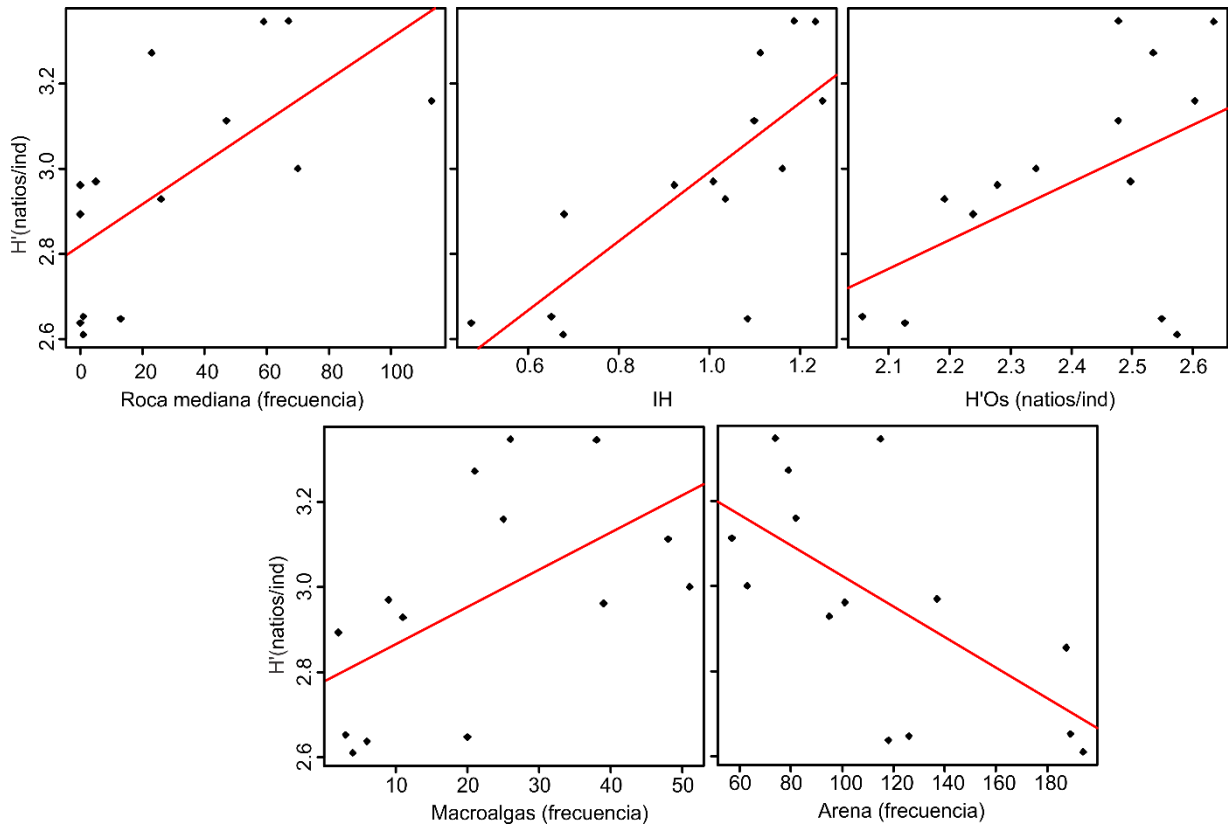


Figura 15: Gráficas de dispersión que muestran la relación de la diversidad de especies (H') con las variables de mayor correlación.

En función al coeficiente de determinación (R^2) el modelo de regresión explicó el 0.72 de la variación total de la variable riqueza y el 0.68 para la diversidad; sin embargo, no se registraron diferencias significativas en ninguno de los casos evaluados siendo $p > 0.05$ (Tabla 11).

Tabla 11: Resultados del análisis de regresión lineal múltiple para el conjunto de variables de mayor correlación con los descriptores de la comunidad: Riqueza de especies (S); Diversidad de especies (H'); índice de heterogeneidad (IH), diversidad de organismos sésiles ($H'O$ s); Macroalgas ($Macr$); Frecuencia de roca mediana ($FrRm$) y Temperatura (T).

Riqueza (S)	VS	B	Err. Est.	valor -t	p
IH		22.488	16.744	1.343	0.22
$FrRm$		-0.003	0.068	-0.046	-0.05
$Arena$		-0.019	0.058	-0.322	0.76

<i>Macr</i>		-0.182	0.184	-0.990	0.36
<i>H'Os</i>		-0.419	12.172	-0.034	0.97
Diversidad (H')	VS	B	Err. Est.	valor -t	p
<i>IH</i>		1.062	0.677	1.570	0.16
<i>FrRm</i>		0.000	0.003	-0.124	0.91
<i>Arena</i>		0.000	0.002	0.005	0.99
<i>Macr</i>		-0.006	0.007	-0.841	0.43
<i>H'Os</i>		-0.226	0.492	-0.459	0.66

El análisis de correspondencia canónica (ACC), se implementó con el objetivo de identificar las variables y la magnitud con la cual estas influyen en las especies dominantes del estudio, de acuerdo con los niveles de heterogeneidad (Figura, 16). La proporción que explica la inercia al incluir las variables ambientales en el modelo fue del 94%, y en su conjunto los tres primeros componentes explicaron el 64% de la varianza total. Al analizar los resultados obtenidos se observa un patrón similar al encontrado en análisis previos, por lo que el modelo se consideró una buena representación general de los datos.

En el diagrama de ordenación se pudo apreciar que para el primer eje canónico (CCA1) la variable que presentó mayor influencia fue el índice de rugosidad con -0.69. Por su parte, para el segundo eje canónico (CCA2) fueron las macroalgas (-0.94), la frecuencia de roca (-0.93), el tepetate (-0.92) y el índice de amplitud (-0.90).

Semejante al análisis de agrupamiento, en la ordenación se aprecia una clara separación en los tres niveles de heterogeneidad, con una tendencia en la Hb del mes de abril a desplazarse hacia el nivel de heterogeneidad medio. La Hb presentó una alta influencia del factor arena, este también se vio reflejada hacia especies como *C. brachysomus*, la cual se conoce que habita en zonas arenosas en profundidades entre 3-18 m.

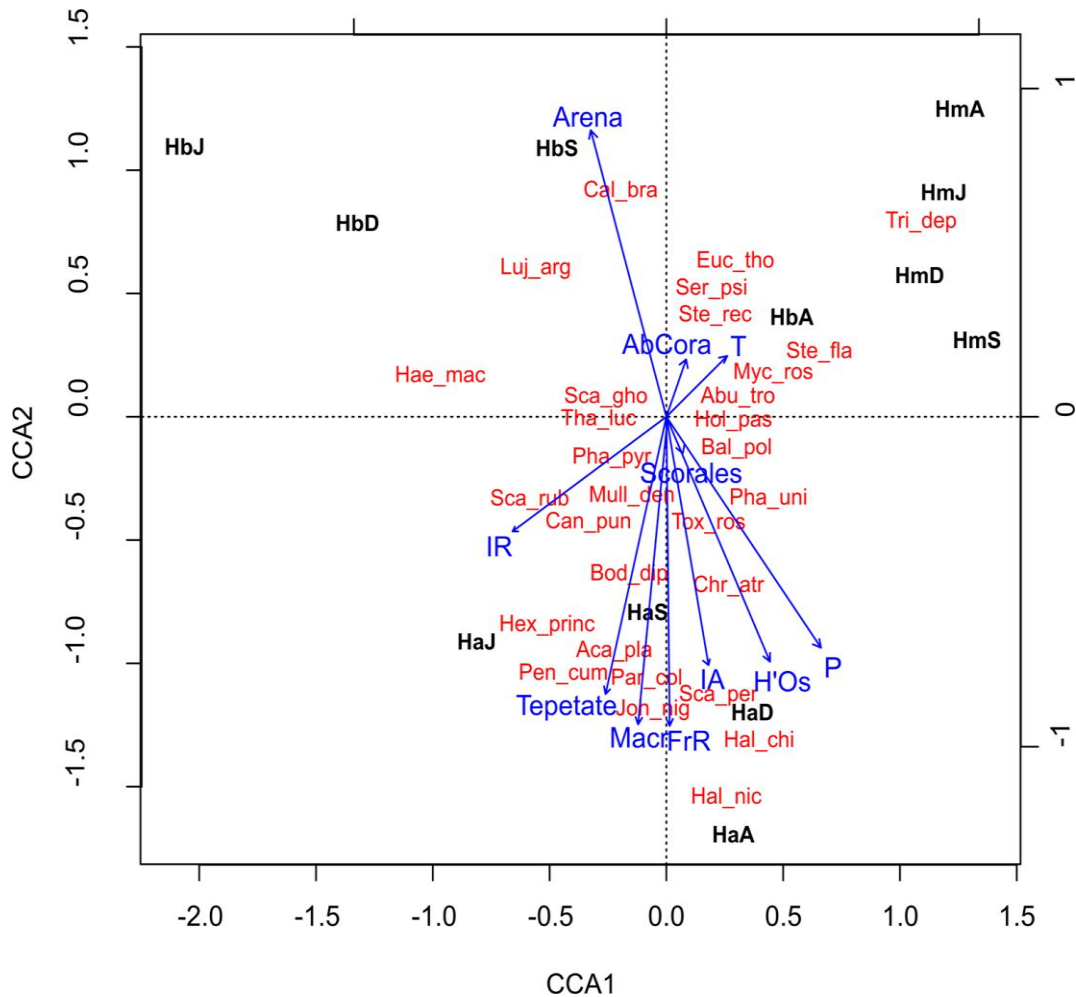


Figura 16: Diagrama de ordenación del Análisis Canónico de Correspondencia (CCA) que muestra las especies dominantes en cada nivel de heterogeneidad en los diferentes meses del estudio y las variables ambientales (vectores): Arena, abundancia de coral (AbCoral), temperatura (T), índice de rugosidad (IR), tepetate, macroalgas (Macr), frecuencia de roca (FrR), índice de amplitud (IA), diversidad de organismos sésiles (H'Os) y profundidad (P).

Hacia el nivel de heterogeneidad alto se muestra la influencia que ejerce la profundidad, el índice de amplitud, la diversidad de organismos sésiles, la frecuencia de rocas, tepetate y macroalgas sobre algunas especies dominantes tales como: *C. atrilobata*, *P. cumingi*, *H. nicholsi*, *Paranthias colonus*, *B. diplotaenia*, *Scarus perrico*, *A. planci*, *Halichoeres chierchiae*, *H. princeps* y *Johnrandallia nigrirostris*. En este sentido probablemente cada característica del hábitat ejerza un efecto diferente para cada especie. Por ejemplo, la profundidad y la amplitud del relieve pueden jugar un

papel relevante en la distribución de especies como *C. atrilobata*, mientras que para *J. nigrirostris* y *S. perrico* las macroalgas tengan mayor influencia ya que conforman parte de su dieta.

Finalmente, cabe mencionar que las especies que se encuentran hacia el centro de la gráfica tuvieron una mayor frecuencia de ocurrencia en los tres niveles de heterogeneidad y en los diferentes meses. En este sentido, es difícil separar los factores que pudieran influir sobre ellas, ya que se colocaron cerca del punto de origen de los ejes. No obstante, al parecer la abundancia y la riqueza de coral y la temperatura tuvieron un efecto en la presencia y abundancia de estas especies.

Gremios tróficos

La estructura gremial en cada nivel de heterogeneidad fue muy similar, registrándose 13 grupos funcionales tróficos en la Ha, 11 en la Hm y 12 en la Hb. A pesar de la similitud en los valores, se detectaron diferencias en el número de especies que integran los grupos.

Grupo 1: Formado mayormente por especies piscívoras, pero también pueden alimentarse de crustáceos y cefalópodos, y otras especies que se alimentan de zooplancton como *Cirrhichthys oxycephalus* y *Fistularia commersoni*. La mayoría son demersales y algunas de media agua y superficie. En la Ha se registraron 12 especies, nueve para Hm y ocho en Hb. Otras especies como *Epinephelus labriformis* y *Plagiotremus azalea* solo se encontraron en la Hm y Hb.

Grupo 2: Se compone de invertebrados y peces, con mayor representación de especies omnívoras. Presentan una dieta muy variada basada en esponjas, cnidarios, anélidos, crustáceos, bivalvos, algas, entre otros. Especies como *Holacanthus passer* con un amplio espectro trófico incluye en su dieta organismos del zooplancton, huevos de peces, ascideas y briozoos. La Hb presentó la mayor cantidad de especies (8), donde *Felimare californiensis* y *Tambja abdere* fueron exclusivas para este nivel, además incluyó a *Eucidaris thouarsii*. Por su parte, *Pomacanthus zonipectus* solo se observaron en Ha.

Grupo 3: Compuesto por peces omnívoros en su mayoría ramoneadores los cuales se alimentan de porciones de algas, anélidos, crustáceos e incluso zooplancton. Pueden encontrarse muy asociados al fondo arrecifal o a media agua. En los tres niveles de heterogeneidad el grupo se mantuvo muy similar.

Grupo 4: Dos especies conforman este grupo, el erizo *Eucidaris thouarsii* y el pez *Johnrandallia nigrirostris*. Ambos son omnívoros ramoneadores que se alimentan de algas, pólipos de coral, gasterópodos y crustáceos. Este grupo solo se registró para la Ha y Hm.

Grupo 5: Formado por el gasterópodo *Hexaplex princeps* y el resto pertenecen a los peces. Son especies carnívoras con un amplio registro en su dieta tales como anélidos, bivalvos, gasterópodos, cefalópodos, crustáceos, peces, entre otros. Además, especies como *Haemulon steindachneri* y *Halichoeres dispilus* pueden alimentarse de zooplancton. Este grupo funcional solo se observó en la Ha y Hb, donde a esta última se adicionó al pargo *Lutjanus peru*.

Grupo 6: Integrado por especies de peces mayormente carnívoros con una estrecha relación con el fondo arrecifal. Se alimentan de cnidarios, anélidos, bivalvos, gasterópodos, crustáceos y equinodermos. Especies como *Hoplopagrus guentherii* además se alimenta de peces. Este grupo presentó diferencias entre los niveles de heterogeneidad, en este sentido *Sufflamen verres* y *Bodianus rufus* fueron exclusivos de la Ha y Hm, respectivamente, mientras que *Calamus brachysomus* fue compartida entre la Hm y Hb.

Grupo 7: Compuesto por especies demersales con un amplio espectro trófico (esponjas, cnidarios, anélidos, bivalvos, gasterópodos, equinodermos, macroalgas, detritos). Este grupo funcional solo se observó en la Hb y la Ha, donde este último incluyó al decápodo *Panulirus interruptus*, especie que además se alimenta de carroña.

Grupo 8: Grupo heterogéneo formado por invertebrados sésiles como corales, esponjas, octocorales, poliquetos e hidrozooos. Estos organismos son filtradores de

materia orgánica disuelta, fitoplancton y zooplancton. Este grupo fue muy similar entre los niveles de heterogeneidad. La mejor representación se observó en la Ha y la Hm con 18 y 17 especies respectivamente.

Grupo 9: Formado por especies de peces que se encuentran generalmente a media agua, alimentándose de zooplancton, copépodos, larvas y huevos de peces, entre otros. En la Ha se observó la mejor representación con cuatro especies mientras que en la Hb fue un grupo mono-específico formado por *Chromis atrilobata*.

Grupo 10: Se compone de peces y equinodermos herbívoros que se alimentan raspando algas de rocas y corales. Este grupo no presentó cambios en la Ha y Hb, mientras que en la Hm la especie *Scarus compressus* no se registró.

Grupo 11: Se integró de peces que se alimentan de algas filamentosas, detritus, hidroides y hasta pedazos de peces. Generalmente se encuentran asociados al fondo o a media agua. La Ha se compuso de cuatro especies siendo el nivel que mejor representó el grupo funcional. La Hm solo incluyó las especies *Scarus ghobban* y *Mugil curema* siendo esta última exclusiva para este nivel.

Grupo 12: Formado por invertebrados sésiles, donde a excepción de *Eurystomella sp.* (briozoo), pertenecen al grupo de los bivalvos. Se alimentan de fitoplancton, detritus, flagelados, protozoos, zoosporas, entre otros. El grupo no presentó grandes variaciones entre los niveles de heterogeneidad. La Ha presentó exclusivamente a *Megapitaria squalida* y tuvo especies compartidas con la Hm (*Eurystomella sp.*) y la Hb (*Hytissa hyotis*).

Grupo 13: Grupo de invertebrados que se alimentan mayormente de detrito. La especie *Euapta godeffroyi* además es filtradora y puede alimentarse de bacterias fito y zooplancton. La mejor representación se observó en la Ha con ocho especies. Además, este nivel presentó especies exclusivas como *Heliaster kubiniji* y *Nassarius tiarula*, donde este último es un gasterópodo carnívoro carroñero.

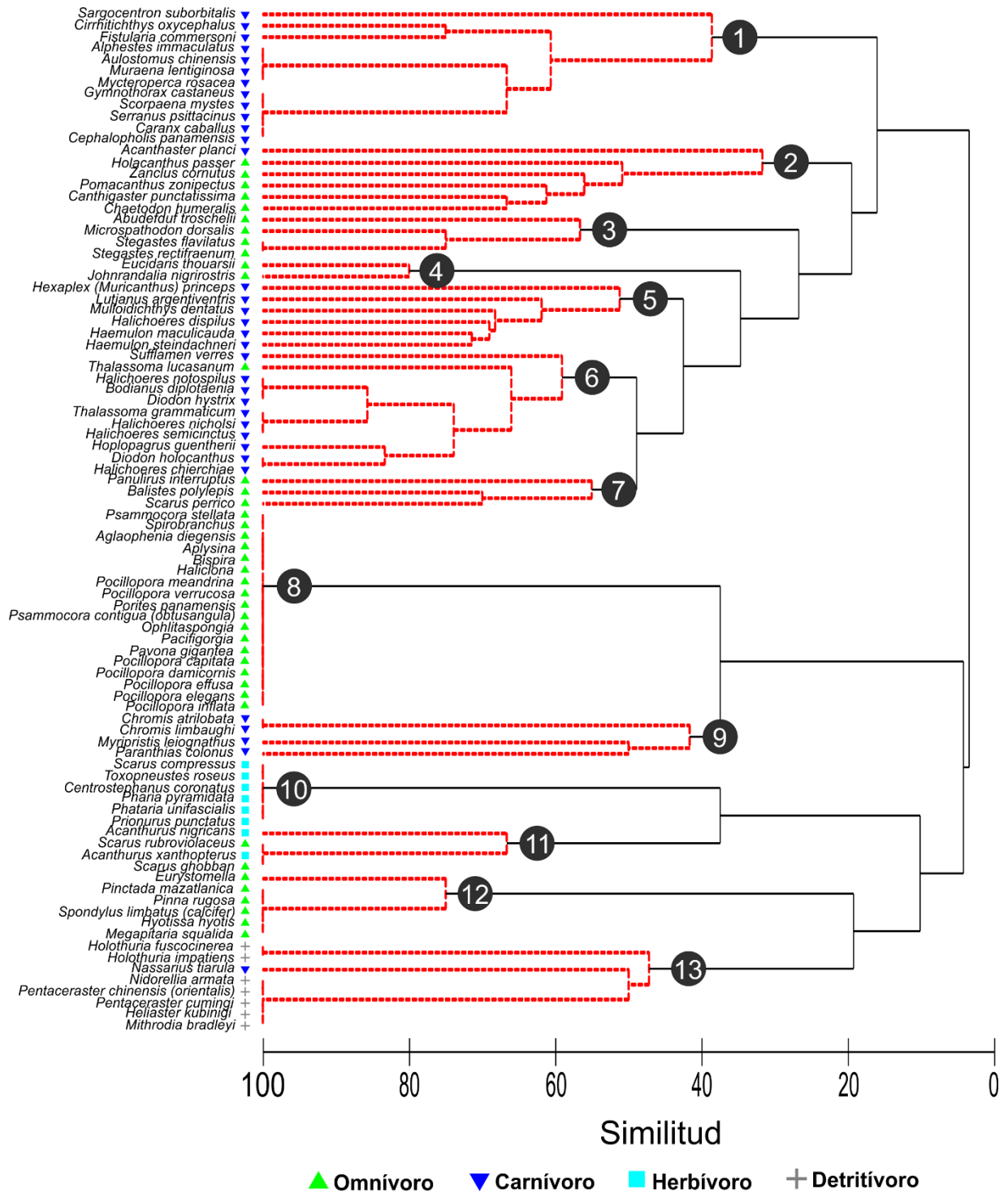


Figura 17: Grupos funcionales tróficos en la Ha a partir de una matriz de similitud de Jaccard. Los símbolos representan la estrategia alimentaria y los números cada grupo funcional.

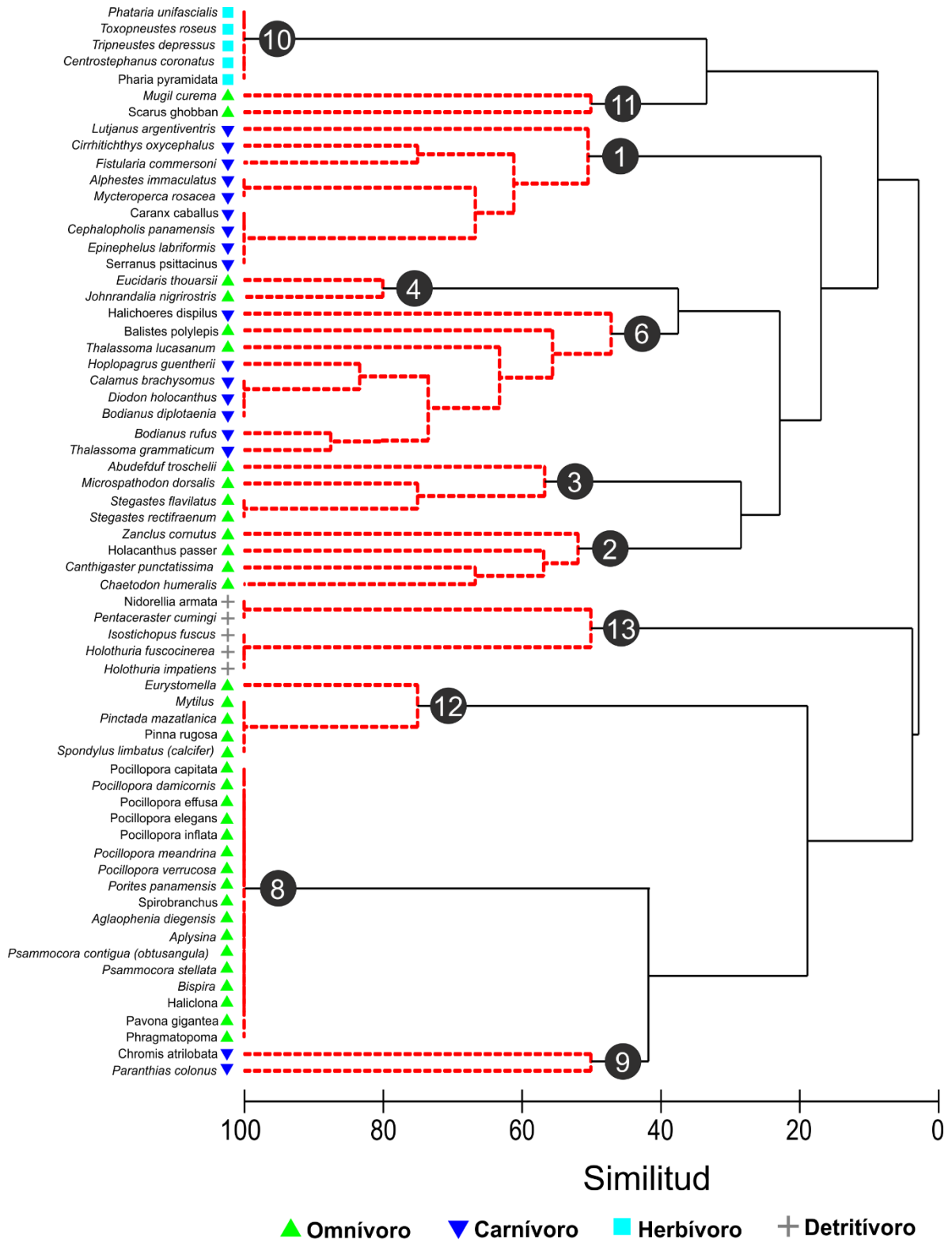


Figura 18: Grupos funcionales tróficos en la Hm a partir de una matriz de similitud de Jaccard.

Los símbolos representan la estrategia alimentaria y los números cada grupo funcional.

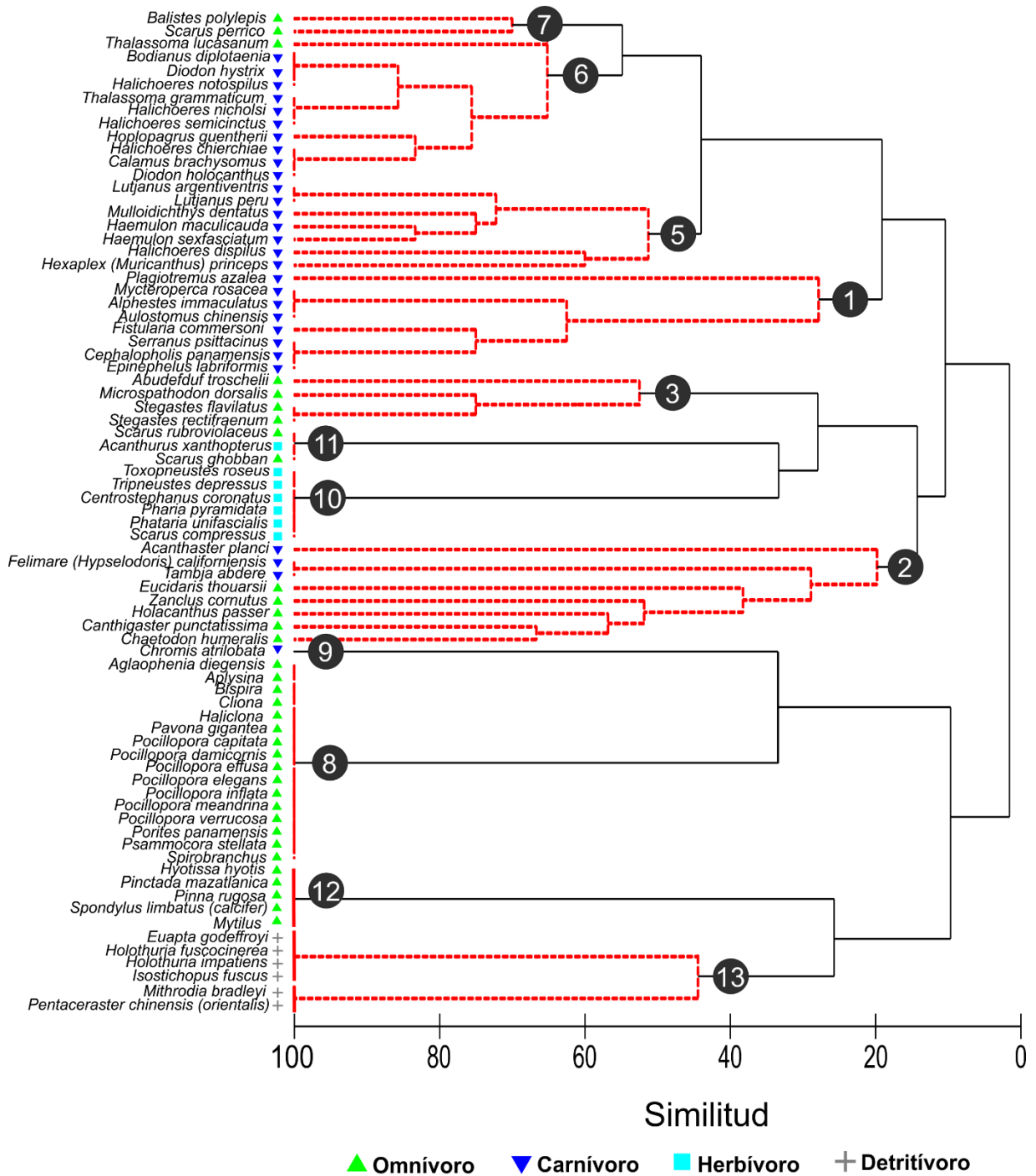


Figura 19: Grupos funcionales tróficos en la Hb a partir de una matriz de similitud de Jaccard. Los símbolos representan la estrategia alimentaria y los números cada grupo funcional.

Discusión

Complejidad estructural del hábitat

Uno de los objetivos fundamentales en el estudio de la ecología de comunidades ha sido determinar qué factores influyen y el papel que juegan en los patrones estructurales de la biodiversidad y la interacción con factores ambientales (Peristeraki *et al.*, 2017). En este sentido, resulta bien conocido que los diferentes componentes bióticos y abióticos brindan estructura y complejidad al hábitat, representando uno de los principales reguladores de las comunidades asociadas al fondo (Carvalho *et al.*, 2017). En nuestro estudio se presenta información importante acerca de la influencia que ejerce la complejidad del hábitat sobre la estructura de la comunidad de invertebrados y peces analizados simultáneamente. Se evaluaron diferentes atributos del hábitat como la rugosidad, amplitud, variedad de sustratos y organismos sésiles y, complementando la diversidad de los elementos abióticos y bióticos normalizados, se implementó el índice de heterogeneidad (IH) que permitió determinar las diferencias en la complejidad en cada sitio muestreado en el área de estudio.

Mediante el índice se obtuvo una ordenación de mayor a menor heterogeneidad en un rango de 0.4 a 0.8. A pesar de que el rango fue pequeño, se implementaron diferentes técnicas estadísticas (Cluster y PERMANOVA) que permitieron explorar y, eventualmente, reforzar la clasificación. A partir de los resultados obtenidos se encontraron diferencias en las características fisiográficas entre las localidades del archipiélago y las peninsulares, y dentro de estas últimas (Figura 2) estableciéndose tres niveles de complejidad clasificados como: Heterogeneidad alta (Ha), media (Hm) y baja (Hb) para el área de estudio.

Hasta la fecha existen una amplia variedad de métodos para estimar la complejidad del hábitat en ambientes arrecifales (Beck, 2000; Ferreira *et al.*, 2001; Frost *et al.*, 2005; Wilding *et al.*, 2010; Bejarano *et al.*, 2011; Dustan *et al.*, 2013; Komyakova *et al.*, 2013). Sin embargo, han sido poco consistentes en función a la definición y en la forma de estimar la complejidad. Debido a esto ha sido difícil establecer comparaciones con

los métodos y resultados reportados en otros estudios (Gratwicke & Speight, 2005a). En este sentido se ha sugerido la necesidad de combinar diferentes métodos y estimadores, que puedan permitir establecer comparaciones entre los hábitat (Kovalenko *et al.*, 2012).

El método de transecto fotográfico ha sido implementado por diferentes investigadores para evaluar las características del hábitat en determinadas zonas del golfo (Moreno-Sánchez, 2009; Sánchez-Caballero, 2012, 2014; Torres-Esparza, 2016; Chávez-Hidalgo, 2017). A su vez, se ha reconocido como uno de los más adecuados para el estudio de comunidades bentónicas debido a las ventajas que ofrece (Ohlhorst *et al.*, 1988; Penland *et al.*, 2013). Mediante la implementación del método en las zonas de estudio se obtuvieron registros permanentes de un mayor número de muestras y permitió analizar los datos con más precisión y sin restricción de tiempo, lo cual contribuyó en gran medida a disminuir el sesgo del muestreo y, a su vez, permite estudios repetitivos a futuros.

En relación a la proporción de sustratos, se observó una clara diferenciación entre la Ha y la Hm – Hb. La mayor variedad se obtuvo en las localidades hacia el centro-norte de la isla (Ha), donde los sustratos rocosos fueron los predominantes, mientras que la Hm y Hb (San Gabriel y localidades peninsulares) presentaron mayor proporción de coral y arena. A su vez, las principales diferencias entre estos últimos están dadas por el tipo de sustrato rocoso y la representación de organismos sésiles, cuyo efecto será discutido más adelante.

Numerosos estudios en el Golfo de California han mencionado que el sustrato rocoso es altamente dominante (Moreno-Sánchez, 2009; Villegas-Sánchez *et al.*, 2009; Galván-Villa *et al.*, 2010; Sánchez-Caballero, 2014; Torres-Esparza, 2016), propiciando un aumento en la cantidad de elementos que pueden ofrecer protección y recursos alimenticios (Sánchez-Caballero, 2012). Además, la variedad en los tamaños del sustrato rocoso propicia un espectro mayor de tamaños de hábitat, favoreciendo la coexistencia de organismos con un amplio rango de tallas, aumentando así el

número de vías para la utilización de recursos, lo cual mejora la retención y la resistencia del ecosistema ante perturbaciones (Brookes *et al.*, 2005).

En este sentido se hace notar la baja representatividad y variedad del sustrato rocoso y la dominancia del coral y la arena hacia las localidades con Hm y Hb. Un patrón similar fue reportado en Espíritu Santo por González-Medina *et al.*, (2006) y Guzmán-Méndez (2009), donde establecen que la mayor proporción en cobertura de coral se encontraba al suroeste del Archipiélago. Esta distribución pudiera estar relacionada con la cercanía de San Gabriel y las localidades peninsulares del estudio con el Canal de San Lorenzo. Este presenta aproximadamente ocho km de ancho, y constituye una de las vías más importante en el intercambio con aguas del Golfo de California (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). Además, en este se han registrado altas velocidades de corrientes generadas por mareas, con magnitud máxima de hasta 46.5 cm/s (Obeso Nieblas, 2003), las cuales pudieran proporcionar suficiente oxigenación y nutrientes, esenciales para el asentamiento y desarrollo de los organismos sésiles en áreas cercanas. No obstante, se ha propuesto que la heterogeneidad ambiental en esta zona se debe principalmente a la influencia de determinados factores tales como: la fisiografía costera, los patrones de corrientes litorales generados por los vientos y el transporte y depositación de sedimentos (Halfar *et al.*, 2001; González-Medina *et al.*, 2006).

La rugosidad es un parámetro que se mide frecuentemente en estudios ecológicos marinos, ya que a menudo se relaciona positivamente con la abundancia y/o la riqueza de especies de peces e invertebrados (Luckhurst & Luckhurst, 1978; Chapman & Kramer, 1999; Gratwicke & Speight, 2005b; Dustan *et al.*, 2013; Torres-Moye *et al.*, 2013). Este parámetro es una medida indirecta del área de contacto, ya que una mayor rugosidad proporciona espacios y refugio para nuevos reclutas de peces, así como para algas e invertebrados (Moreno-Sánchez, 2009). Asimismo, la rugosidad se relaciona directamente con la cantidad de roca presente en las zonas.

En el Golfo de California este es el primer trabajo en el que se estima la rugosidad a partir del perfil batimétrico. Esto permite evaluar grandes distancias con diferente

orientación (paralelo, vertical, transversal a la línea de costa o de acuerdo a coordenadas cartesianas) en función del área registrada (Calvert *et al.*, 2015). En este trabajo se esperaba obtener los mayores valores en el IR hacia las estaciones de la isla (Ha), las cuales aparentemente presentan más irregularidades en el terreno. Sin embargo, esta relación solo se observó en función al índice de amplitud, mientras que la rugosidad no mostró grandes variaciones entre los niveles de heterogeneidad. A su vez, tampoco se obtuvo una relación o dependencia de estos índices con la riqueza, abundancia y diversidad de las especies, presentando valores de correlación muy bajos. Aspecto observado anteriormente, y que pudiera deberse, por una parte, a la poca complejidad estructural del fondo en algunas localidades como San Gabriel, constituido principalmente por grandes extensiones de arena con parches del coral *Pocillopora verrucosa*, o bien, por la posición horizontal que tiene la parte superior de los macizos rocosos, que forman parte de la estructura arrecifal (Álvarez-Felip, 2004).

Resultados similares se han obtenido para el Golfo de California en estudios de comunidades de peces e invertebrados (Molles Jr, 1978; Sánchez-Caballero, 2012, 2014; Chávez- Hidalgo, 2017) y particularmente en la bahía (Pérez-España *et al.*, 1996), donde no necesariamente las mayores rugosidades correspondieron a los niveles altos de complejidad; sin embargo, si se ha determinado una relación con diferentes tipos de hábitats (Aburto-Oropeza & Balart, 2001). En este sentido Zawada *et al.*, (2010) enfatizan que no necesariamente los objetos de gran tamaño y el alto relieve vertical son indicadores definitivos de una mayor rugosidad.

Estructura de la comunidad de peces e invertebrados

Organismos sésiles

El término de especie ingeniera del ecosistema se refiere a aquellos organismos capaces de brindar estructura física al medio en que habitan (Gonzalez *et al.*, 2008). Estos son capaces de crear, modificar y mantener los hábitats, y controlar así la disponibilidad y/o el acceso a los recursos lo cual repercute directamente sobre la distribución y abundancia de los organismos (Boogert *et al.*, 2006)(Badano *et al.*,

2010). Reichman & Seabloom (2002) plantean que el término solo se debe usar para las especies que generen una influencia significativa en los procesos ecológicos, donde, aún sin ser dominantes, pueden ejercer un impacto relevante en la dinámica del ecosistema.

Se ha reportado que algunas especies sésiles (mejillones, corales, esponjas algas entre otras) que habitan en ambientes costeros, forman estructuras altamente compactas e imbricadas (Sueiro *et al.*, 2011). Debido a esto son capaces de estructurar diferentes tipos de comunidades al aumentar la complejidad del hábitat, ya que propician una mayor disponibilidad del alimento, proveen sustrato para el asentamiento de larvas y refugios contra depredadores y condiciones físicas adversas (Gutiérrez *et al.*, 2011).

En este estudio se pudo comprobar como las mayores riquezas y diversidad de organismos sésiles se presentan hacia los niveles altos de heterogeneidad del hábitat, y, al mismo tiempo, un aumento en la riqueza y diversidad de especies motiles. A pesar de haber encontrado una tendencia reflejada en una correlación positiva ($r^2=0.56$), no se pudo corroborar estadísticamente con el análisis de regresión. En este sentido se plantea que las especies ingenieras pueden alterar la biodiversidad de un ecosistema siempre que los organismos que se presentan se encuentran restringidos a los hábitats estructurados por ellos en algún momento de su ciclo de vida (Wright *et al.*, 2002). De esta forma, la dependencia pudiera ser más evidente al evaluar las especies que presentan una estrecha relación con el sustrato (Angelini *et al.*, 2011).

Por otro lado, al analizar las variaciones entre las temporadas se pudo apreciar un aumento tanto de la riqueza como la diversidad y equidad hacia los meses de diciembre y abril correspondientes a la temporada fría. Lo cual pudiera deberse a las condiciones hidrográficas particulares que presenta la Bahía de La Paz, producto de la influencia de los vientos, con las corrientes y surgencias, las variaciones estacionales de radiación solar y a los procesos que ocurren en el golfo el cual tiene su propia dinámica (Obeso-Nieblas *et al.*, 2007; 2008).

Los vientos del norte y noroeste, son predominantes a finales del otoño y, durante el invierno, son fuertes y alcanzan magnitudes de hasta 12 m/s (Jiménez *et al.*, 2005). La turbulencia generada por el viento promueve la presencia de surgencias a lo largo de la costa este del golfo, además propicia la formación de una capa de mezcla de hasta 50 m de espesor y el consecuente hundimiento de la termoclina, haloclina y pycnoclina (Salinas, 2000; Obeso-Nieblas, 2003). Estas condiciones favorecen la remoción de nutrientes desde las capas más profundas hacia las más someras lo que deriva en un aumento de la productividad primaria (Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Guevara-Guillén, 2011; Caballero-García *et al.*, 2013), aspecto que también se ha descrito en otras localidades del Golfo de California con el análisis de nutrientes y la diversidad en macroalgas (Mazariegos-Villarreal *et al.*, 2012). Por estas razones pudiera esperarse un aumento en la riqueza y diversidad de organismos sésiles, ya que o bien muchos de estos son productores primarios o filtradores de plancton y materia orgánica particulada (Pauls, 2003; Villalejo-Fuerte *et al.*, 2005; Santos-García, 2014; Guzmán, 2015; Walther-Mendoza *et al.*, 2016).

Adicionalmente, estos resultados indican que la complejidad del hábitat no es de carácter estático, y que esta puede disminuir o aumentar en función de determinados factores que influyan directamente sobre la riqueza y diversidad de las especies sésiles (Williamson *et al.*, 2014). En este sentido Ferrari y colaboradores (2016) mencionan que las variaciones en la calidad del hábitat a través del tiempo se pueden cuantificar mediante la identificación de cambios en la composición de la comunidad sésil. A su vez, las modificaciones en los taxones que forman el hábitat producen cambios en la complejidad estructural y pueden tener efectos significativos y duraderos en los ecosistemas marinos (Graham *et al.*, 2006; Roff *et al.*, 2015). Resultados similares fueron obtenidos por Chávez-Hidalgo (2017) en el Golfo de California, la autora encuentra que localidades con un indicador de heterogeneidad (estimador de la complejidad estructural) alto podía disminuir hacia el año siguiente y viceversa. Esto indica cambios en la complejidad estructural del hábitat entre periodos anuales,

mientras que los resultados obtenidos muestran que estas variaciones pueden ser incluso a una escala de tiempo menor (meses), para la zona de estudio.

Organismos motiles

La estructura comunitaria es la expresión de las variaciones poblacionales de las especies que la conforman, y la respuesta de estas a los cambios ambientales. En nuestro estudio mediante el análisis exploratorio de la estructura comunitaria, se busca detectar cambios o persistencias espaciotemporales de las asociaciones naturales de la comunidad; analizando la variación de indicadores estructurales como: diversidad (H'), equidad (J), abundancia y riqueza de especies.

Los peces, que presentaron un mayor número de especies (60), representan el 21.3% de las especies de arrecife rocoso descritas por Thomson *et al.* (2000) para todo el Golfo de California. Las familias características fueron: Scaridae, Labridae, Serranidae, Pomacentridae y Lutjanidae, este patrón ya se había reportado en sistemas arrecifales a nivel mundial (Bellwood & Wainwright, 2002) y particularmente en otras zonas del Golfo de California (Cálapiz-Segura, 2004; Moreno-Sánchez, 2009; Sánchez-Caballero, 2014; Villegas-Sánchez *et al.*, 2009). Al comparar el valor de riqueza específica registrada con otros estudios de censos visuales, efectuados en arrecifes rocosos cercanos a la zona de interés, se encontró que el número de especies fue menor a las reportadas por otros autores; Aburto-Oropeza y Balart (2001) 74 especie, para los Islotes de Espíritu Santo; Barjau-González (2012) 133 especies para Isla San José y Bahía de La Paz; Sánchez-Caballero, (2014) 76 especies, para arrecifes rocosos de playa la Sorpresa; Torres-Esparza, (2016) 80 especies para la Bahía de la Paz. Esto se puede deber a que se tiene una mayor área de estudio, incluyendo diferentes hábitats, o bien una mayor intensidad de muestreo.

En cuanto a los invertebrados motiles es común la mayor presencia/representatividad de equinodermos en la región. Se han reportado un total de 209 especies para el Golfo de California (70 asteroideos, 49 ofiuroideos, 51 equinoideos, 27 holoturoideos y 12 crinoideos; Durán-González *et al.*, 2005). Solís-Marín y colaboradores (1997) en una extensa revisión en la Bahía de La Paz, encontraron un total de 92 especies (21

asteroideos, 18 ofiuroideos, 26 equinoideos y 27 holoturoideos). Gonzales-Medina *et al.*, 2006 reportaron para el Archipiélago Espíritu Santo un total de 17 especies de equinodermos (8 asteroideos, 6 equinoideos y 3 holoturoideos).

Los moluscos fueron el segundo grupo mejor representado con cinco especies de gasterópodos. La mayor parte de los trabajos realizados de moluscos han estado enfocados en la taxonomía, conocimiento biológico de las especies y crianza o reproducción. Estudios con enfoque ecológico realizados en el Archipiélago Espíritu Santo por González-Medina *et al.*, (2006) y Guzmán-Méndez (2009) reportaron cinco especies de gasterópodos, sin embargo, cabe señalar que las especies no siempre fueron las mismas.

Cabe señalar que estos trabajos no son fácilmente comparables entre sí, por lo que las diferencias encontradas en el número de especies se relacionan a distintos aspectos, como: las variaciones en espacio-tiempo, estructura, profundidad, latitud del arrecife y por la variación existente en el método de censo empleado. Además, este trabajo se enfocó principalmente en las especies conspicuas, de tamaño moderado y que además viven expuestas, por lo que no se tuvieron en cuenta las especies crípticas, de hábitos nocturnos y a todas las almejas y caracoles que viven enterrados en arena. Lo que sugiere que en realidad, hay una riqueza de especies sensiblemente mayor en la zona, que la observada en el estudio.

Al analizar los atributos de la comunidad (abundancia, riqueza y diversidad) se puede apreciar una relación positiva con la complejidad del hábitat, una aumenta conforme la otra aumenta. Lo cual nos indica que una mayor variedad y proporcionalidad en los sustratos que estructuran el hábitat, potencialmente pudieran sostener una mayor riqueza y diversidad de especies (Gratwicke & Speight, 2005b; Tokeshi & Arakaki, 2012). Partiendo de la premisa de que una mayor heterogeneidad en la estructura del hábitat es capaz de sustentar una mayor diversidad y riqueza de especies, los resultados obtenidos en el presente estudio confirman la hipótesis inicial.

La influencia de la temperatura en la composición de las asociaciones de peces e invertebrados se ha mencionado en mucho de los trabajos realizados en la región del

del Golfo de California, principalmente en la Bahía de La Paz. Sin embargo, en nuestro estudio no se encontraron diferencias significativas en la riqueza, abundancia, diversidad y equidad entre los meses analizados, lo cual ha sido reportado tanto para peces como invertebrados en estudios realizados en zonas aledañas (Arreola-Robles & Elorduy-Garay, 2002; Álvarez-Felip, 2004; Holguin-Quiñones *et al.*, 2008; Guzmán-Méndez, 2009; Villegas-Sánchez *et al.*, 2009; Sánchez-Caballero, 2014). No obstante, si hay una tendencia, los mayores valores en la riqueza y abundancia se observaron en septiembre con una disminución hacia la temporada fría (diciembre y abril) y un consecuente aumento hacia junio. Este patrón ya se había reportado para los peces en estudios en la Bahía de La Paz (Aburto-Oropeza, 1999; Payán-Alcacio, 2015; Torres-Esparza, 2016). Lo cual pudiera presentar una estrecha relación con el periodo reproductivo (finales de la época fría y durante la época cálida) de especies altamente abundantes y dominantes como *Abudefduf troschelii*, *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes rectifraenum*, *Chromis atrilobata*, *Bodianus diplotaenia*, entre otras (Hernandez-Olalde, 2008). Además, estas son consideradas las más influyentes en el aumento de la cifra global contabilizada.

Por otro lado, se ha sugerido que en la época fría disminuyen los índices ecológicos ya que los peces tienden a gastar menos energía en actividades motoras y permanecen inmóviles por más tiempo del habitual (Villegas-Sánchez, 2004). Además, se conoce que en esta época ocurre la emigración de algunas especies de afinidades tropicales como *Diodon holocanthus*, *Diodon hystrix* y *Zanclus cornutus* hacia zonas sureñas (Pérez-España *et al.*, 1996), por lo que el número de especies podría reducir la disponibilidad de alimento y aumentar la depredación.

Las especies dominantes en el área de estudio fueron muy similares tanto entre las temporadas como entre los niveles de heterogeneidad, sin embargo, se observaron variaciones en el orden de dominancia. Una de las especies mejor representadas tanto por su abundancia como por su persistencia fue *Stegastes rectifraenum*, típica de arrecifes rocosos y coralinos en profundidades cercanas a los 10 m y presenta conducta agresiva (territorial; Moreno-Sánchez *et al.*, 2011). Se considera omnívora

ya que presenta un amplio espectro trófico, aunque se alimenta principalmente de algas bentónicas. Hernández-Olalde (2008) reporta que la etapa reproductiva de *S. rectifraenum* va de enero a octubre, es decir durante casi todo el año, con desoves entre mayo a septiembre y máximos en junio, lo cual pudiera explicar su alta dominancia en este mes. Además, es considerada un competidor activo por el territorio con especies como *Abudefduf troschelii* (Villegas-Sánchez, 2004).

Otra especie con alta dominancia fue *Abudefduf troschelii*, la cual se encuentra formando grandes agregaciones sobre los arrecifes entre las profundidades de 1 a 12 m. Esta dominancia se ha constatado en zonas contiguas y la especie es considerada omnívora ya que se alimenta tanto de algas bentónicas, pequeños invertebrados como de plancton en la columna de agua (Sánchez-Caballero *et al.*, 2017). Presenta una temporada reproductiva durante el verano y otoño, lo que concuerda con la época cálida, en esta etapa la especie suele ser territorial por lo que es más visible en los arrecifes (Villegas-Sánchez, 2004; Hernandez-Olalde, 2008).

La especie *Thalassoma lucasanum* es típica de ambientes tanto rocosos como coralinos y frecuente en diferentes localidades del Golfo de California y el Pacífico Mexicano (Villarreal-Cavazos *et al.*, 2000; Galván-Villa *et al.*, 2011), donde se encuentra formando pequeños cardúmenes. Es de hábitos omnívoros y se alimenta de pequeños crustáceos, plancton en la columna de agua, corales blandos y algas (Thomson *et al.* 2000). Esta especie tanto en etapa juvenil como adulto en ocasiones se alimentan de ectoparásitos de otros peces ejerciendo la función de limpiadores (Quimbayo *et al.*, 2017).

Tanto las especies *S. rectifraenum*, *T. lucasanum*, como *A. troschelii*, presentan una alta versatilidad en la utilización del hábitat refugio, fuentes de alimentación y sitios de anidación (Thomson *et al.*, 2000) y un amplio espectro trófico, lo que les permite colonizar con éxito este tipo de ambientes. Además, junto a *Lutjanus argentiventris* han sido reportadas como las principales especies en la estructura comunitaria de otros arrecifes rocosos del sur del Golfo de California (Villegas-Sánchez *et al.*, 2009; Moreno-Sánchez, 2009; Barjau *et al.*, 2012; Barjau-González, 2012).

En el caso particular de *Chromis atrilobata* se encontró como la segunda en orden de dominancia para Ha. Esta especie es de hábitos planctívoros (Moreno-Sánchez, 2009) y se ubican en la columna de agua en posición media hacia la superficie formando grandes cardúmenes (Álvarez-Felip, 2004). Debido a esto generalmente se observa asociada a zonas de mayor profundidad, con corrientes de mayor intensidad y mayor disponibilidad de refugios (Moreno-Sánchez, 2009), como es el caso de las localidades de la isla (Ha). Este patrón ya se había reportado por otros autores para zonas cercanas al área de estudio, por ejemplo, Sánchez-Caballero (2014) encontró una relación directa entre la abundancia y el nivel de complejidad en *C. atrilobata*, donde en la complejidad alta se registraron los mayores valores en la abundancia, lo cual representa un patrón similar al encontrado en nuestro estudio. Por otro lado, se ha menciona que zonas con mayor heterogeneidad del hábitat proveen mejores espacios físicos para peces de tamaños medianos y pequeños (10-30 cm) (Galván-Villa *et al.*, 2010), como es el caso de *C. atrilobata* cuya longitud máxima es de aproximadamente de 15 cm (Álvarez-Felip, 2004).

Especies como *Scarus ghobban*, *Canthigaster punctatissima*, *Haemulon maculicauda* y *L. argentiventris* coinciden en agruparse en cardúmenes o son de conducta territorial, por lo que es de esperarse que se encuentren entre las especies más abundantes. En este sentido Castro-Aguirre y colaboradores (1995) y Villegas-Sánchez y colaboradores (2009) sugieren que las especies de peces dominantes en arrecifes rocosos del Golfo de California pueden permanecer relativamente constantes y homogéneas debido a la alta concentración de recursos alimenticios y a la protección que brinda este tipo de hábitats.

Los invertebrados motiles que presentaron mayor IVB en ambas temporadas fueron *Toxopneustes roseus*, *Tripneustes depressus*, *Phataria unifascialis*, *Pentaceraster cumingi*, *Eucidaris thouarsii* y *Pharia pyramidata* especies que se encuentran entre las más abundantes de las costas protegidas y expuestas del Golfo de California (Holguín-Quiñones *et al.*, 2000; Reyes-Bonilla *et al.*, 2005; Solís-Marín *et al.*, 2005; Herrero-Pérezrul *et al.*, 2008; Holguín-Quiñones *et al.*, 2008; Luna-Salguero & Reyes-Bonilla,

2010). Cabe destacar que contrario a lo reportado en otros estudios para zonas aledañas, las abundancias de *T. roseus* fueron superiores a las de *T. depressus* en todos los meses y niveles de heterogeneidad. *Toxopneustes depressus* es un erizo herbívoro reportado entre las especies de mayor abundancia en el sur del Golfo de California (González-Azcárraga, 2006) y la Bahía de La Paz (Herrero-Pérezrul, 2008). En este estudio esta especie solo se observó como dominante en la Hm, lo cual pudiera ser un reflejo de la gran movilidad que presenta y su tendencia a encontrarse formando grandes agrupaciones (Vives, 2018).

En este sentido, se ha reportado que las densidades poblacionales de *T. depressus* varían considerablemente de año en año (Hickman, 1998; Brandt & Guarderas, 2002), por lo que es muy probable que los resultados obtenidos estén reflejando un periodo de baja densidad para la especie. Además, se ha observado que algunas especies de erizos, incluido *T. depressus*, pueden realizar migraciones masivas (Luna & Darwin, 2000), probablemente en busca de mejores condiciones oceanográficas y de alimento. Asimismo, se ha reportado que *T. depressus* presenta una menor dominancia en las estaciones donde se encontraron altas densidades de *T. roseus*, lo que pudiera deberse a la elevada competencia por el alimento (González-Medina, 2004). Un aspecto que puede favorecer la dominancia de *T. roseus*, es que se distribuye frecuentemente en sustratos mixtos de arena gruesa y depósitos calcáreos, los cuales aparentemente utiliza para camuflarse llegando prácticamente a mimetizarse con el fondo (González-Medina *et al.*, 2006).

Influencia de la complejidad del hábitat sobre la estructura y organización trófica de peces e invertebrados

Los resultados obtenidos en el análisis de correlación reflejaron una relación entre la riqueza y diversidad de especies motiles principalmente con las características físicas del hábitat, en cuanto a la variedad y proporcionalidad de los tipos de sustrato. La relación con los organismos sésiles solo se dio con su integración dentro en un índice (heterogeneidad), lo cual sugiere que este componente de la complejidad estructural del hábitat no varía mucho en el ambiente.

Contrariamente, en numerosos trabajos se ha reportado que la cobertura y riqueza de especies de coral afecta directamente el ensamblaje de peces e invertebrados, sin embargo en su mayoría han sido realizados en arrecifes coralinos (Graham *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2006; Feary *et al.*, 2007; Fuad, 2010; Harborne *et al.*, 2012; Komyakova *et al.*, 2013). En nuestro estudio no se pudo comprobar este efecto sobre la estructura de la comunidad y de hecho las zonas con mayor abundancia de coral se vieron asociadas con Hm y Hb. Esto, en cierta medida, está asociado a las características de los parches coralinos del área de estudio que se desarrollan en condiciones marginales debido al gran intervalo de temperatura estacional, aguas con altas concentraciones de nutrientes y turbidez por la aparición de surgencias, y su pH naturalmente bajo (Cabral-Tena *et al.*, 2013). Si bien en algunas localidades la cobertura de coral es relativamente extensa (San Gabriel), la variedad de especies de coral que la componen es relativamente baja, donde las especies mejor representados son *Porites panamensis* y *Pocillopora verrucosa*. Esto trae como consecuencia que exista cierta homogeneidad en la estructura del hábitat, ya que el microhábitat y el alimento que proveen es el mismo (Moreno-Sánchez, 2009). Adicionalmente, Komyakova *et al.* (2013) mencionan que una mayor cobertura de coral aumenta el área del hábitat para los peces asociados a los corales, sin embargo, esto no implica necesariamente un aumento en el rango de tipos de hábitat disponibles. Debido a esto, es muy probable que la influencia que ejerce la cobertura y riqueza de especies de coral sea más evidente en especies que se alimenten de estos (Bell & Galzin, 1984; Reyes-Bonilla & Calderon-Aguilera, 1999; Pratchett *et al.*, 2006; Kayal *et al.*, 2012) o que dependen de los hábitat creados por el coral para su protección y/o reclutamiento (Booth & Beretta, 1994; Jones *et al.*, 2004; Alvarado & Vargas-Castillo, 2012). Por ejemplo, la especie de erizo *Eucidaris thouarsii* en el presente estudio se encontró entre las especies dominantes en la Hb (mayor proporción de coral) y se observó cierta influencia de la abundancia de coral sobre la especie (Figura 16). Hermsillo-Núñez, (2011) reportó una relación positiva entre los corales masivos y en forma de placas, corales ramosos y nodulares con *E. thouarsii*, mientras que Rojero-León, (2011) encontró que las mayores abundancias en la especie en la Isla Espíritu Santo se

observaron en las zonas donde la cobertura de coral se encontraba entre el 30-70 %. Esta estrecha relación pudiera deberse a que la especie *E. thouarsii* utilice las ramas de *Pocillopora sp.* como zonas de refugio contra los depredadores y/o también como fuente de alimento, ya que se conoce que esta especie es ramoneadora poco selectiva (Sotelo-Casas & Rodríguez-Troncoso, 2014) y en ocasiones se alimenta de pólipos de coral (Guzmán, 1988).

Otro componente de la complejidad del hábitat fueron las macroalgas, que presentaron una relación positiva tanto con la riqueza como con la diversidad de especies. Estas juegan un papel esencial en los ecosistemas marinos ya que participan en la construcción de arrecifes coralinos y junto con las microalgas conforman el grupo de productores primarios de los océanos (Rincón-Díaz, 2014). Además, proporcionan una amplia variedad de refugios y alimento a peces herbívoros e invertebrados (Torres-Esparza, 2016), y son capaces de albergar comunidades epífitas como poliquetos, crustáceos y moluscos (Guerra-García *et al.*, 2011), sobre las cuales muchos peces basan su dieta (Ba-Akdah *et al.*, 2016; Rubal *et al.*, 2018). Numerosos trabajos en el Golfo de California han resaltado la importancia de las macroalgas en el ensamblaje de comunidades de ambas taxa (Díaz, 1987; Caceres & Ojeda, 2000; Torres-Moye *et al.*, 2013; Rincón-Díaz, 2014; Sgarlatta, 2015; Carlos *et al.*, 2016; Acosta Santos *et al.*, 2017), y si bien no en todos los casos se ha podido demostrar una relación directa (Hermosillo-Núñez, 2011) en su mayoría confluyen que la cobertura de macroalgas es un importante predictor para evaluar las variaciones en la estructura de la comunidad (Moreno-Sánchez, 2009; Hermosillo-Núñez, 2011; Sánchez-Caballero, 2014; Torres-Esparza, 2016; Chávez- Hidalgo, 2017). Por otra parte, las macroalgas presentaron una mayor influencia hacia la Ha, donde se registraron las mayores proporciones (6%), lo que podría deberse a una mayor variedad en el tamaño de sustratos rocosos que caracterizan las zonas de esta complejidad.

Numerosos estudios han relacionado el efecto de varios aspectos estructurales del hábitat en los conjuntos de peces e invertebrados, donde en algunos casos, el grado de complejidad estructural ha sido un buen predictor de la riqueza y/o diversidad de

estos (Bohnsack *et al.*, 1986; Roberts & Ormond, 1987; Beck, 2000; Gratwicke & Speight, 2005b; Eriksson *et al.*, 2006; Sueiro *et al.*, 2011; Sánchez-Caballero, 2014). En nuestro trabajo el IH presentó una relación positiva con los índices ecológicos (riqueza y diversidad), lo que sugiere que una mayor heterogeneidad de los tipos de elementos del fondo como roca, arena, algas, coral vivo y/o coral muerto, entre otros, propicia la existencia de diferentes microhábitats y recursos, que favorezcan la existencia de más nichos potenciales, los cuales puedan ser ocupados por un mayor número de especies, incrementado así la complejidad de las asociaciones en el área (Aburto-Oropeza & Balart, 2001). Se ha sugerido que los hábitats más heterogéneos promueven la sobrevivencia de reclutas y juveniles (Johnson, 2007) y ello probablemente contribuya a una mayor o menor densidad de adultos (Almany, 2004; Plass-Johnson *et al.*, 2018)

Por otra parte, los resultados obtenidos en el diagrama de ordenación sugieren que la ocurrencia de las especies en cada nivel de heterogeneidad va a depender del efecto combinado de diferentes características del hábitat. Aquí, aparentemente ninguna de las variables evaluadas puede explicar o controlar por si sola los patrones de variación en la comunidad de peces e invertebrados de la zona de estudio. Con relación a esto Moreno-Sánchez, (2009) menciona que el efecto de la complejidad del hábitat posiblemente sea más evidente en especies más asociadas al sustrato.

Un ejemplo de esto lo constituye *Calamus brachysomus*, especie que se vio influenciada por el sustrato arenoso hacia la Hb de septiembre y se distribuye principalmente en el ecotono arena-roca (Aburto-Oropeza & Balart, 2001) probablemente porque gran parte de su dieta se compone de invertebrados bentónicos enterrados en la arena (López-Peralta & Arcila, 2002) por lo que es de esperar una mayor afinidad por este tipo de sustratos. Por otra parte, Gutiérrez-Sánchez y colaboradores (2007) reportan que *C. brachysomus* presenta los mayores valores en dominancia en septiembre, octubre y diciembre. Se conoce que el periodo reproductivo de los peces arrecifales del Golfo de California comienza a finales de la temporada fría y se mantiene durante toda la temporada cálida (Thomson *et al.*, 2000) con picos

reproductivos asociados a los máximos estacionales de temperatura del mar (Hernandez-Olalde, 2008). Por lo que es muy probable que los resultados obtenidos estén reflejando un pico reproductivo de la especie en septiembre.

Por otra parte, las especies con mayor movilidad también pueden verse influenciadas ya que las complejidades altas potencialmente median la competencia denso-dependiente y ofrecen refugio de la depredación (Graham & Nash, 2013). En este sentido se ha mencionado que las variaciones espacio-temporales en la riqueza, abundancia y diversidad tanto en peces como invertebrados pudieran depender del efecto combinado de diferentes factores tales como: la estructura física del hábitat (Aburto-Oropeza & Balart, 2001; Espinoza & Salas, 2005; Hamilton & Konar, 2007; Galván-Villa *et al.*, 2010; Chávez- Hidalgo, 2017), los patrones de corrientes, vientos, oleajes y la disponibilidad de alimento requeridos por cada especie (Moreno-Sánchez, 2009; Galván-Villa *et al.*, 2010; Hermosillo-Núñez, 2011; Rojero- León, 2011; Torres-Esparza, 2016), la temperatura y profundidad de la zona (Aburto-Oropeza, 1999; Álvarez-Felip, 2004; González-Medina, 2004; Guzmán-Méndez, 2009; Sánchez-Caballero, 2014), así como la estrategia reproductiva y el éxito del reclutamiento (Sánchez-Caballero, 2012). Por lo que en parte. la ocurrencia de las especies estaría condicionada por el uso diferencial, de una o varias características de la estructura del hábitat, adecuadas para garantizar su persistencia.

Análisis de gremios tróficos y su relación con la complejidad estructural del hábitat

El análisis trófico de las especies presentes en la zona de estudio permitió distinguir los principales gremios alimenticios en cada uno de los niveles de heterogeneidad. Se identificaron más grupos funcionales en la Ha (13), la siguiente fue la Hb (12) donde no se presentó el grupo funcional de los omnívoros ramoneadores (número 4), mientras que en la Hm no se presentaron dos grupos funcionales, los de los carnívoros con un amplio registro en su dieta (número 5) y el de especies demersales con un amplio espectro trófico (número 7). Se pudo detectar un patrón en función a las estrategias alimenticias, que mantuvieron el mismo orden de importancia en todas las

complejidades. Para todos los casos el grupo mejor representado fue el de los omnívoros (48%), los cuales se encontraron en seis grupos funcionales. Las especies que integraron estos grupos fueron muy similares entre los niveles de heterogeneidad, presentando variaciones muy sutiles en cuanto a sustitución y especies exclusivas. En este sentido, Galván-Villa *et al.*, (2011) reportan que el grupo de los omnívoros puede mantenerse relativamente constantes durante todo el año, debido posiblemente a su amplio espectro alimenticio.

El segundo grupo mejor representado fueron carnívoros 36%, estos se distribuyeron en al menos cinco grupos funcionales, que en su conjunto mostraron las mayores variaciones entre los niveles de heterogeneidad, con una aparente sustitución de especies. A su vez, se encontraron especies con mayor afinidad en determinados niveles de heterogeneidad, mientras que otras se comparten solo entre dos complejidades, lo que sugiere cierta preferencia por determinadas condiciones del hábitat.

Un ejemplo de esto lo constituye las especies *Mulloidichthys dentatus* y *Haemulon maculicauda* compartida entre la Ha y la Hb relacionado posiblemente con la preferencia por zonas con parches de arena y rocas mixtas. A su vez, otros autores las han reportado como típicas de zonas de baja complejidad estructural y extensas zonas arenosas (Villegas-Sánchez *et al.*, 2009). Sin embargo, también se ha observado asociada a mayores profundidades en complejidades altas e intermedias (Moreno-Sánchez, 2009; Sánchez-Caballero, 2014). Se alimentan de anélidos (gusanos y poliquetos), moluscos, crustáceos y pequeños peces. *Haemulon maculicauda* se refugia en ambientes con sustratos consolidados en pequeñas agrupaciones durante el día y se desplaza sobre fondos arenosos en la noche para alimentarse (McKay, 1995). *Mulloidichthys dentatus* presenta un mecanismo particular para obtener el alimento a partir de los órganos quimiosensoriales que presenta en las barbillas, con las que cavan en la arena para encontrar a sus presas durante el día (Thomson *et al.*, 2000).

A su vez la complejidad del hábitat puede tener una mayor influencia en determinadas especies que solo se encontraron asociadas a algún nivel de heterogeneidad en particular. La Ha presentó 18 de estas especies, la Hm cuatro y la Hb ocho. Por ejemplo, las morenas *Gymnothorax castaneus* y *Muraena lentiginosa* fueron registradas únicamente en la Ha. Estas especies viven asociadas a áreas y paredes rocosas refugiándose en oquedades y grietas oscuras durante el día y en la noche salen a alimentarse (Humann & Deloach, 1993). Son depredadores de emboscada, solitarios que se alimentan de peces y crustáceos. En este sentido se ha mencionado que las especies asociadas a complejidades altas generalmente emplean tácticas de asecho o emboscada ya que hay una mayor disponibilidad de sitios para esconderse (Moreno-Sánchez, 2009). Además, al proveer una mayor variedad tanto en número como tamaño de refugios permite la presencia de diferentes especies presas, propiciando así la coexistencia de especies ecológicamente similares.

Otro caso particular se observó en las especies de peces que se alimentan de zooplancton (Figura 17, 18 y 19; grupo 9) las que presentaron una reducción en el número de especies conforme disminuía la complejidad del hábitat (en la Ha se registraron cuatro especies, dos en la Hm y una en la Hb). Este patrón pudiera presentar una estrecha relación con la disponibilidad del alimento ya que se conoce que las especies planctívoras presentan sus mayores abundancias en zonas en contacto con aguas oceánicas de mayor profundidad, ya que en las aguas someras el plancton tiende a ser más escaso durante el día (Galván-Villa *et al.*, 2011). A su vez, la Ha presenta mayor variedad de sustratos lo cual deriva en una alta disponibilidad de refugios en comparación con la Hm y Hb, donde aunado a la presencia de suficiente alimento es capaz de brindar mejores condiciones para la coexistencia de especies del mismo grupo funcional.

De manera general los grupos funcionales mostraron una estructura muy similar entre los niveles de heterogeneidad, lo que sugiere que la complejidad estructural del hábitat aparentemente tuvo poco efecto en la organización trófica de la comunidad. Al encontrar zonas con una mayor variedad en los sustratos tanto bióticos como abióticos

se espera que potencialmente existan una mayor variedad de nichos que puedan ser ocupados por un mayor número de especies, disminuyendo así la competencia por los recursos (Palacios & Zapata, 2014). Sin embargo, en el presente análisis el efecto solo se observó hacia especies con requerimientos más específicos tanto de refugio como alimento, como las familias Muraenidae y Mullidae.

Un patrón similar ha sido reportado por otros autores para la ictiofauna en el Golfo de California. Moreno-Sánchez (2009), realizó una comparación de los grupos funcionales en zonas con diferente complejidad estructural en el arrecife de Los Frailes. El autor reporta una alta redundancia funcional en ambas localidades ya que el número y composición de grupos funcionales tróficos fue muy similar. Sin embargo, menciona que se observaron variaciones ligeras tanto en las especies como la abundancia dentro de cada grupo funcional en dependencia de las características del hábitat, lo cual relaciona con el efecto puntual que pudiera ejercer las características del hábitat en los hábitos alimenticios de las especies.

Edén-Saldívar (2010) evaluó la variación temporal en la composición y abundancia de los grupos tróficos funcionales en el arrecife rocoso de Cabo Pulmo para el periodo 1987-2008. Señala que las proporciones entre los grupos funcionales se mantuvieron similares en ambas temporadas particularmente a partir del año 2003, a pesar de registrar las mayores abundancias en las especies que conforma cada grupo funcional durante el invierno. En la misma zona Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006) describieron los grupos funcionales basados en la variación trófica de las especies, encontrando seis grupos tróficos. Los autores reportan un grado relativamente alto de redundancia ecológica en la comunidad para el periodo de estudio (1987-2003), a pesar del reemplazo de especies observado, lo cual relacionan con una compensación funcional por sustituciones de especies dentro de grupos funcionales.

En este sentido es muy probable que los resultados obtenidos en nuestro trabajo reflejen un patrón similar para la zona de estudio, donde el registro de componentes tróficos similares pudiera ser indicativo de la estabilidad del área (Franco-López *et al.*, 2018) y una alta redundancia ecológica. Aburto-Oropeza (1999) reporta para la Bahía

de La Paz que las especies de peces presentan valores altos de traslape de nicho, lo que refleja baja especialización. Además, menciona que en su mayoría tienen requerimientos ecológicos similares, lo que les permite coexistir en los mismos hábitats. Aburto-Oropeza y Balart (2001) determinaron que muchas de las especies de la Bahía de la Paz son generalistas con una amplia distribución en los diferentes hábitats, por lo que la presencia y supervivencia de estas va a depender de las características de la zona, el alimento y el refugio. Por otro lado, Viesca-Lobatón *et al.*, (2007), determinaron y compararon los grupos funcionales tróficos de la Bahía de Los Ángeles, Loreto y Bahía de La Paz. Los autores reportan que los grupos funcionales se mantienen en toda el área. Sin embargo, se observa una sustitución ecológica de las especies entre las regiones, lo cual relacionan con el cambio latitudinal y la variación en los hábitos alimenticios de las especies en función de la disponibilidad de recursos.

En relación con los invertebrados destaca el trabajo de Luna-Salguero y Reyes-Bonilla (2010) quienes evaluaron la estructura comunitaria y trófica de los asteroideos de fondos rocosos en la región de Loreto y Ligüi. Encontraron que en Loreto existe una mayor riqueza, abundancia y diversidad de asteroideos y mayor número de gremios tróficos por transecto, debido a que presenta un mayor número de hábitats y recursos alimenticios. Sin embargo, encuentran que la proporción de la abundancia total de cada uno de los gremios se mantuvo independientemente de la localidad, lo que indica que la función de estos grupos es similar en ambas localidades, donde la variación ocurre en respuesta a la cantidad de recursos disponibles.

Conclusiones

Las estaciones analizadas reflejaron tres niveles de heterogeneidad (alta, media y baja), donde las localidades de la isla a excepción de San Gabriel presentaron la mayor variedad y proporcionalidad de elementos tanto bióticos como abióticos, resultando ser las zonas de mayor complejidad estructural del hábitat.

Las diferencias entre los atributos e índices ecológicos de los organismos sésiles entre los meses analizados reflejan que el nivel de heterogeneidad del hábitat no es de carácter estático. Se identificaron variaciones hasta en una escala mensual, con un consecuente aumento en diciembre y abril, influenciado en gran medida por los cambios en las variables ambientales tales como la temperatura y la disponibilidad de alimento.

Los mayores valores en la riqueza, abundancia y diversidad de especies motiles se asociaron de manera similar a las Hm y Ha. Estas zonas presentan una mayor disponibilidad de recurso que permiten la presencia y coexistencia de un mayor número especies.

Las variaciones en el orden de importancia de las especies motiles en las temporadas reflejan las diferentes épocas de alimentación y reproducción en las especies dominantes como *Abudefduf troschelii*, *Stegastes rectifraenum* y *Thalassoma lucasanum*.

La influencia de las características del hábitat sobre los atributos de la comunidad e índices ecológicos sugieren, que la distribución de las especies va a estar determinada por la influencia conjunta de factores ambientales como la temperatura, la disponibilidad de alimento y la preferencia por determinados sustratos del hábitat.

El análisis de gremios tróficos reflejó una alta similitud entre los niveles de heterogeneidad evaluados lo que sugiere que la complejidad estructural del hábitat aparentemente tuvo poco efecto en la organización trófica de la comunidad.

La composición de grupos funcionales tróficos entre los niveles de heterogeneidad mostró una alta redundancia ecológica lo que sugiere una relativa estabilidad en la comunidad.

Referencias Bibliográficas

- Aburto-Oropeza, M.O. 1999. Relación entre la distribución y la diversidad con respecto al hábitat, de la ictiofauna arrecifal de Los Islotes, BCS México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P.71.*
- Aburto-Oropeza, O. & E.F. Balart. 2001. Community Structure of Reef Fish in Several Habitats of a Rocky Reef in the Gulf of California. *Marine Ecology* 22: 283–305.
- Acosta Santos, A., C.A. Martínez Martínez & B. Marino. 2017. Interacciones entre el coral *Porites astreoides*, las macroalgas y los peces, en la isla San Martín de Pajarales, Archipiélago Corales del Rosario, Caribe Colombiano. *reponame:Expediitio Repositorio Institucional UJTL.*
- Alenderfer, M.S. & R.K. Blashfield. 1984. Cluster Analysis. SAGE. USA. 88.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. Fishes of the tropical eastern Pacific. *Univ. Hawaii Press, Honolulu.*332.
- Almany, G.R. 2004a. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia* 141: 105–113.
- Almany, G.R. 2004b. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106: 275–284.
- Alvarado, J.J. & R. Vargas-Castillo. 2012. Invertebrados asociados al coral constructor de arrecifes *Pocillopora damicornis* en Playa Blanca, Bahía Culebra, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60: 77.
- Álvarez-Felip, L. 2004. Influencia del hábitat sobre la asociación de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo, B.C.S., México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, CICESE*102.
- Álvarez-Filip, L. & H. Reyes-Bonilla. 2006. Comparison of community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, western Mexico between 1987 and 2003. *In Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium* 2: 16–225.
- Anderson, M.J. 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 626–639.
- Anderson, M.J. & T.J. Willis. 2003. Canonical analysis of principal coordinates : A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84: 511–525.
- Angelini, C., A.H. Altieri, B.R. Silliman & M.D. Bertness. 2011. Interactions among Foundation Species and Their Consequences for Community Organization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* 61: 782–789.

- Arizpe, C.O. 1997. La Isla Espíritu Santo, B.C.S. *En: Urbán R. J. y M. Ramírez (Eds). La bahía de La Paz, Investigación y Conservación, UABCS, CICIMAR, SCRIPPS INST. OCEAN. La Paz B.C.S.305–314.*
- Arreola-Robles, J.L. & J. Elorduy-Garay. 2002. Reef fish diversity in the region of La Paz, Baja California Sur, México. *Bulletin of Marine Science* 70: 1–18.
- Ba-Akdah, M.A., S. Satheesh & A.A. Al-Sofyani. 2016. Habitat preference and seasonal variability of epifaunal assemblages associated with macroalgal beds on the Central Red Sea coast, Saudi Arabia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96: 1457–1467.
- Badano, E., P.A. Marquet & L. Cavieres. 2010. Predicting effects of ecosystem engineering on species richness along primary productivity gradients. *Acta Oecologica* 36: 46–54.
- Barjau-González, E. 2012. Estructura comunitaria y diversidad taxonómica de los peces en la Bahía de La Paz y la Isla San José, Golfo de California. *Tesis de Doctorado en Ciencias, CIBNOR, S. C., La Paz, B.C.S., México.*135.
- Barjau, E., J. Rodríguez-Romero, F. Galván, F. Gutiérrez & J. López. 2012. Estructura temporal y espacial de la comunidad de peces arrecifales de la Isla San José, Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical* 60: 20.
- Barros, F., A.J. Underwood & M. Lindegarth. 2001. The Influence of Rocky Reefs on Structure of Benthic Macrofauna in Nearby Soft-sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52: 191–199.
- Beck, M.W. 1997. A test of the generality of the effects of shelter bottlenecks in four stone crab populations. *Ecology* 78: 2487–2503.
- Beck, M.W. 2000. Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249: 29–49.
- Bejarano, S., P.J. Mumby & I. Sotheran. 2011. Predicting structural complexity of reefs and fish abundance using acoustic remote sensing (RoxAnn). *Marine Biology* 158: 489–504.
- Bell, J. & R. Galzin. 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* 15: 265–274.
- Bellwood, D.R. & P.C. Wainwright. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. *En: Sale, P. (ed.). Coral Reef Fishes: dynamic and diversity in a complex ecosystem. Elsevier. USA.*5–32.
- Beltrán-Ramírez, V.H. 1999. Estructura de la comunidad de siete zonas coralinas del sur del Golfo de California. *Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz.*90.
- Bohnsack, J.A., S.P. Bannerot & J.A. Bohnsack. 1986. A stationary visual census

- technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. *NOAA Technical Report NMFS* 41: 1–15.
- Boogert, N.J., D.M. Paterson & K.N. Laland. 2006. The Implications of Niche Construction and Ecosystem Engineering for Conservation Biology. *BioScience* 56: 570–578.
- Booth, D.J. & G.A. Beretta. 1994. Seasonal recruitment, habitat associations and survival of pomacentrid reef fish in the US Virgin Islands. *Coral Reefs* 13: 81–89.
- Bradshaw, C., P. Collins & A.R. Brand. 2003. To what extent does upright sessile epifauna affect benthic biodiversity and community composition? *Marine Biology* 143: 783–791.
- Brandt, M. & P. Guarderas. 2002. Erizos de mar. Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad. *Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos, Santa Cruz, Galápagos, Ecuador* 396–418.
- Brokovich, E., A. Baranes & M. Goren. 2006. Habitat structure determines coral reef fish assemblages at the northern tip of the Red Sea. *Ecological Indicators* 6: 494–507.
- Brookes, J.D., K. Aldridge, T. Wallace, L. Linden & G.G. Ganf. 2005. Multiple Interception Pathways for Resource Utilisation and Increased Ecosystem Resilience. *Hydrobiologia* 552: 135–146.
- Brusca, R.C. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. *University of Arizona Press, Tucson*. 2nd ed. 513.
- Brusca, R.C. & D.A. Thomson. 1975. Pulmo Reef: the only “coral reef” in the Gulf of California. *Ciencias Marinas* 1: 37–53.
- Burlakova, L.E., A.Y. Karatayev & V.A. Karatayev. 2012. Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia* 685: 121–134.
- Caballero-García, C.G., J.A. Trigueros-Salmeron, B. Ramírez-Valverde & G.E.R.R. Martínez-Ruiz. 2013. Caracterización de los perfiles verticales de clorofila- a en la bahía de La Paz , Baja California Sur , México , durante primavera y otoño del año 2009. *Serie Oceanológica* 12: 48–55.
- Cabral-Tena, R., H. Reyes-Bonilla, S. Lluch-Cota, D. Paz-García, L. Calderón-Aguilera, O. Norzagaray-López & E. Balart. 2013. Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 476: 1–8.
- Caceres, C.W. & P.F. Ojeda. 2000. Patrones de forrajeo en dos especies de peces intermareales herbívoros de las costas de Chile: Efecto de la abundancia y composición química del alimento. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 253–260.

- Cálapiz-Segura, A. 2004. Composición y estructura comunitaria de arrecife rocoso en Punta Perico e Isla Cerralvo BCS. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas* 58.
- Calderón-Aguilera, L.E., H. Reyes-Bonilla, R.A. López-Pérez, A. Cupul-Magaña, M.R. Herrero-Perezrul, J.D. Carriquiry & P. Medina Rosas. 2009. Fauna asociada a arrecifes coralinos del Pacífico Mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 35: 38–45.
- Calvert, J., J.A. Strong, M. Service, C. McGonigle & R. Quinn. 2015. An evaluation of supervised and unsupervised classification techniques for marine benthic habitat mapping using multibeam echosounder data. *ICES Journal of Marine Science* 72: 1498–1513.
- Carlos, C.V., L.R. Jorge & R.N. Rodolfo. 2016. Bosques de Sargassum spp y su relación con especies de importancia comercial en Bahía Concepción y Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Responsabilidad para la sustentabilidad de la Zona Costera* 4: 13.
- Carvalho, L.R.S., M. Loiola & F. Barros. 2017. Manipulating habitat complexity to understand its influence on benthic macrofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 489: 48–57.
- Caso, M.E. 1994. Estudio morfológico, taxonómico, ecológico y distribución geográfica de los asteroideos recolectados durante las campañas oceanográficas Cortés 1, 2, 3. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx* 22: 101–119.
- Castro-Aguirre, J.-L.L., E.F. Balart & J. Arvizu-Martínez. 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 5: 57–78.
- Chapman, M.R. & D.L. Kramer. 1999. Gradients in coral reef fish density and size across the Barbados Marine Reserve boundary: effects of reserve protection and habitat characteristics. *Marine Ecology - Progress Series* 181: 81–96.
- Chávez- Hidalgo, A. 2017. Influencia de la complejidad del hábitat sobre la comunidad bentónica de Bahía Asunción B.C.S., México. *Tesis de Doctorado en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*. 157.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial. *PRIMER-E, Plymouth UK* 192.
- Clarke, K.R., P.J. Somerfield & R.N. Gorley. 2008. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 56–69.
- Colwell, R.K. 2013. EstimateS version 9.0: statistical estimation of species richness and shared species from samples.
- Connell, S.D. & G.P. Jones. 1991. The influence of habitat complexity on postrecruitment processes in a temperate reef fish population. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 151: 271–294.

- Cortés-Fernández, H. 1999. Los ofiuroideos (Echinodermata: Ophiuroidea) de Los Islotes, La Bahía de La Paz, B. C. S., México. *Universidad. Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., México*.67.
- Cortés, J. 1997. Status of the Caribbean coral reefs of Central America. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 1: 335–340.
- Cruz-Falcón, A. 2007. Caracterización y Diagnóstico del Acuífero de La Paz B.C.S. Mediante Estudios Geofísicos y Geohidrológicos. *Tesis de Doctorado en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.139.
- Dayton, P.K. & M.J. Tegner. 1984. Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. *Science* 224: 283–285.
- Delgadillo-Garzón, O. & P. Zapata-Ramírez. 2009. Evaluación rápida de peces arrecifales y su relación con la estructura del sustrato en las Islas del Rosario, área marina protegida del Caribe colombiano. *Revista Académica Colombiana* 33: 273–283.
- Depczynski, M. & D.R. Bellwood. 2004. Microhabitat utilisation patterns in cryptobenthic coral reef fish communities. *Marine Biology* 145: 455–463.
- Díaz, E. 1987. Relaciones tróficas de los peces asociados a un manto de *Macrocystis pyrifera* en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. *Ciencias Marinas* 13: 81–96.
- Durán-González, A., A. Laguarda-Figueras, F.A. Solís-Marin, B.E. Buitrón Sánchez, C.G. Ahearn & J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical* 53 Suppl 3: 53–68.
- Dustan, P., O. Doherty & S. Pardede. 2013. Digital Reef Rugosity Estimates Coral Reef Habitat Complexity. *PLoS ONE* 8: 1–10.
- Eastwood, E.K., E.H. López & J.A. Drew. 2016. Population Connectivity Measures of Fishery-Targeted Coral Reef Species to Inform Marine Reserve Network Design in Fiji. *Scientific Reports* 6: 19318.
- Edén-Saldívar, R.L. 2010. Cambios a largo plazo en la ictiofauna arrecifal del Parque Nacional Cabo Pulmo, Baja California, México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.146.
- Eriksson, B.K., A. Rubach & H. Hillebrand. 2006. Biotic habitat complexity controls species diversity and nutrient effects on net biomass production. *Ecology* 87: 246–254.
- Espinoza, M. & E. Salas. 2005. Estructura de las comunidades de peces de arrecife en las Islas Catalinas y playa Ocotol, Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 53: 523–536.
- Ezcurra, E. 2002. El Azar y La Supervivencia. *En: Ezcurra E., H. Fujita., E. Hambleton*

- y R. Ogarrio (Eds). *La Isla Espíritu Santo. Evolución, rescate y conservación. Fundación Mexicana para la Educación Ambiental A. C. México.* 119–134.
- Fariña, Á.R. & E. Méndez. 2009. Variación estacional de la estructura comunitaria de peces en dos arrecifes: rocoso-coralino y de octocorales, en el Bajo Las Caracas, Venezuela. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44: 153–162.
- Feary, D.A., G.R. Almany, M.I. McCormick & G.P. Jones. 2007. Habitat choice, recruitment and the response of coral reef fishes to coral degradation. *Oecologia* 153: 727–737.
- Félix-Pico, E.F. 1996. Las perlas del golfo de California: Historia, importancia y situación actual. *Revista COBACH La Paz, B.C.S.* 17: 47–57.
- Ferrari, R., M. Bryson, T. Bridge, J. Hustache, S.B. Williams, M. Byrne & W. Figueira. 2016. Quantifying the response of structural complexity and community composition to environmental change in marine communities. *Global Change Biology* 22: 1965–1975.
- Ferreira, C.E., J.E. Goncalves & R. Coutinho. 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* 61: 353–369.
- Franco-López, J., L. Escobedo-Báez, H. Vázquez-López, L.G. Abarca-Arenas, C. Bedia-Sánchez & G. Silva-López. 2018. Seasonal Behavior of the Ichthyofauna in Communication Areas of the Rivers Associated To Alvarado Lagoon, Veracruz, México. *The Biologist* 16: 139–158.
- Froese, R. & D. Pauly. 2015. FishBase. World Wide Web electronic publication. <http://www.fishbase.org>, version 07/2015.
- Frost, N.J., M.T. Burrows, M.P. Johnson, M.E. Hanley & S.J. Hawkins. 2005. Measuring surface complexity in ecological studies. *Limnology and Oceanography: Methods* 3: 203–210.
- Fuad, M.A.Z. 2010. Coral reef rugosity and coral biodiversity. *Bunaken National Park-North Sulawesi, Indonesia. Tourism* 60.
- Fuchs, T. 2013. Effects of habitat complexity on invertebrate biodiversity. *Immediate Science Ecology* 2: 1–10.
- Galván-Villa, C.M., J.L. Arreola-Robles, E. Ríos-Jara & F.A. Rodríguez-Zaragoza. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45: 311–324.
- Galván-Villa, C.M., E. López-Uriarte & J.L. Arreola-Robles. 2011. Diversidad , estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados arrecife coralino de Playa Mora, Bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiológica* 21: 135–146.
- García-Charton, J., I.D. Williams, A.P. Ruzafa, M. Milazzo, R. Chemello, C. Marcos,

- M.S. Kitsos, A. Koukouras & S. Riggio. 2000. Evaluating the ecological effects of Mediterranean marine protected areas: habitat, scale and the natural variability of ecosystems. *Environmental Conservation* 27: 159–178.
- García-Hernández, V.C., H. Reyes-Bonilla, E.F. Balart, E. Ríos-Jara, S.E. Lluch-Cota & E. Serviere-Zaragoza. 2014. Comparison of ecological diversity and species composition of macroalgae, benthic macroinvertebrates, and fish assemblages between two tropical rocky reefs. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49: 477–491.
- Giakoumi, S. & G.D. Kokkoris. 2013. Effects of habitat and substrate complexity on shallow sublittoral fish assemblages in the Cyclades Archipelago, North-eastern Mediterranean Sea. *Mediterranean Marine Science* 14: 58.
- Gijón-Díaz, D., H. Reyes-Bonilla, T.P. Guerrero-Izquierdo & F.J. Fernández-Rivera Melo. 2017. Potencial económico de la captura de peces de ornato bajo protección federal en México. *Revista de Biología Tropical* 65: 195–210.
- González-Azcárraga, A. 2006. Estructura de las asociaciones de erizos de mar (Echinoidea: Regularia) en arrecifes rocosos del oeste del Golfo de California, México. *Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México*.58.
- González-Cabello, A. 2003. Variabilidad Espacio-Temporal de las Asociaciones de Peces Crípticos en Áreas Arrecifales Coralinas y Rocosas de la Región de La Paz, BCS. *Tesis de Maestría. CIBNOR, SC. La Paz, México*,84.
- González-Medina, F.D.J. 2004. Variación espacio temporal de algunos macroinvertebrados bentónicos del Archipiélago Espíritu Santo, BCS, México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.82.
- González-Medina, F.J., O.E. Holguín-Quiñones & G. De Cruz-Agüero. 2006. Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo , Baja California Sur , México. *Ciencias Marinas* 32: 33–44.
- Gonzalez, A., A. Lambert & A. Ricciardi. 2008. When does ecosystem engineering cause invasion and species replacement? *Oikos* 117: 1247–1257.
- Grabowski, J.H., A.R. Hughes & D.L. Kimbro. 2008. Habitat Complexity Influences Cascading Effects of Multiple Predators. *Ecology* 89: 3413–3422.
- Graham, N.A.J., T.R. McClanahan, M.A. MacNeil, S.K. Wilson, J.E. Cinner, C. Huchery & T.H. Holmes. 2017. Human Disruption of Coral Reef Trophic Structure. *Current Biology* 27: 231–236.
- Graham, N.A.J. & K.L. Nash. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32: 315–326.
- Graham, N.A.J., S.K. Wilson, S. Jennings, N.V.C. Polunin, J.P. Bijoux & J. Robinson.

2006. Dynamic fragility of oceanic coral reef ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 8425–8429.
- Gratwicke, B. & M.R. Speight. 2005a. Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 292: 301–310.
- Gratwicke, B. & M.R. Speight. 2005b. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* 66: 650–667.
- Guerra-García, J.M., M.D.P.B.-R.P.E. Cabezas-Rodríguez, D. Izquierdo, J. Corzo, M. Ros-Clemente, J.A. Sánchez, A. Dugo-Cota, A.M. Flores-León & M.D.M. Soler-Hurtado. 2011. Abundance patterns of macrofauna associated to marine macroalgae along the Iberian Peninsula. *Zoologica Baetica* 22: 3–17.
- Guevara-Guillén, C. 2011. Hidrografía en Bahía de La Paz y zona oceánica adyacente (2009). *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.152.
- Guichard, F. & E. Bourget. 1998. Topographic heterogeneity, hydrodynamics, and benthic community structure: a scale-dependent cascade. *Marine Ecology Progress Series* 171: 59–70.
- Gutiérrez-Sánchez, J.F., F. Galván–Magaña, L.A. Abitia–Cárdenas & J. Rodríguez–Romero. 2007. Peces demersales de Bahía Magdalena. *En: Funes-Rodríguez R, Gómez-Gutiérrez J & Palomares-García R (eds) Estudios Ecológicos en Bahía Magdalena. CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, México* 241–250.
- Gutiérrez, J.L., C.G. Jones, J.E. Byers, K.K. Arkema, K. Berkenbusch, J.A. Commito, C.M. Duarte, S.D. Hacker, J.G. Lambrinos, I.E. Hendriks, P.J. Hogarth, M.G. Palomo & C. Wild. 2011. Physical Ecosystem Engineers and the Functioning of Estuaries and Coasts. *En: Wolanski E & McLusky DS (eds.) Treatise on Estuarine and Coastal Science* 7: 53–81.
- Guzmán-Méndez, I.A. 2009. Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.100.
- Guzmán del Proó, S.A., L. Carreón, B. Pérez, S.A. Guzmán, J.B. Pérez & J.C. Laguna. 2003. Effects of the ‘ El Niño ’ event on the recruitment of benthic invertebrates in Bahía Tortugas , Baja California Sur. *Geofísica Internacional* 42: 429–438.
- Guzmán, H.M. 1988. Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 36: 191–207.
- Guzmán, J.F. 2015. Contribución de la fauna de octocorales (Octocorallia: Gorgoniidae) en el arrecife de Islotes Los Ahorcados, Manabí Ecuador. *Tesis doctoral. Universidad Laica Eleoy Alfredo de Manabí* 61.

- Halfar, J., L. Godínez-Orta, G.A. Goodfriend, D.A. Mucciarone, J.C. Ingle & P. Holden. 2001. Holocene–late Pleistocene non-tropical carbonate sediments and tectonic history of the western rift basin margin of the southern Gulf of California. *Sedimentary Geology* 144: 149–178.
- Halloy, S. 1997. Indicadores de perturbación de ecosistemas: especies claves y estructura de biodiversidad. *Desarrollo sostenible de ecosistemas de montaña: manejo de áreas frágiles en los Andes* 73–81.
- Hamilton, J. & B. Konar. 2007. Implications of substrate complexity and kelp variability for south-central Alaskan nearshore fish communities. *Fishery Bulletin* 105: 189–196.
- Harborne, A.R., P.J. Mumby & R. Ferrari. 2012. The effectiveness of different meso-scale rugosity metrics for predicting intra-habitat variation in coral-reef fish assemblages. *Environmental Biology of Fishes* 94: 431–442.
- Havard, L., L. Brigand & M. Cari. 2015. Stakeholder participation in decision-making processes for marine and coastal protected areas: Case studies of the southwestern Gulf of California, Mexico. *Ocean & Coastal Management* 116: 116–131.
- Henderson, P.A. 2003. Practical methods in ecology. *Blackwell Science Ltd. United Kingdom* 163.
- Hendrickx, M. 1993. Crustáceos decápodos del Pacífico mexicano. *En: Salazar-Vallejo SI, González NE, (eds) Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO-CIQROO, México* 271–318.
- Hermosillo-Núñez, B.B. 2011. Relación entre el ensamblaje de equinodermos de importancia ecológica funcional y las estructura del hábitat bentónico en Isla Isabel, Nayarit. *Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias*. 50.
- Hernandez-Olalde. 2008. Ecología reproductiva de peces de arrecife rocoso en el suroeste del Golfo de California. *Tesis de Doctorado en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*. 184.
- Herrero-Pérezrul, M.D. 2008. Diversity and abundance of reef macro invertebrates (Mollusca; Echinodermata) in the southern Gulf of California, México. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Ft. Lauderdale, Florida* 165: 7–11.
- Herrero-Pérezrul, M.D., H. Reyes-Bonilla, A. González-Azcárraga, C.E. Cintra-Buenrostro & A. Rojas-Sierra. 2008. Equinodermos. *In G.D. Danemann & E. Ezcurra (eds.). Bahía de Los Ángeles. INE- PRONATURA, Ensenada, B.C., México* 339–361.
- Hickman, C. 1998. Guía de campo sobre estrellas de mar y otros equinodermos de Galápagos. *Sugar Spring Press, Lexington, Virginia, USA* 83.
- Holguín-Quiñones, O.E. & F. García-Domínguez. 1997. Lista anotada de las especies

- de moluscos recolectadas en la Bahía de la Paz, B.C.S. *En: 79 Urban R.J. y M Ramírez (eds.). La Bahía de la Paz, Investigación y Conservación, UABCS, CICIMAR, SCRIPPS INST. OCEAN. LA PAZ*93–117.
- Holguin-Quiñones, O.E., J.F. González-Medina, F. Solís-Marín & E.F. Félix-Pico. 2008. Bivalvia , Cephalopoda , Asteroidea , Echinoidea y Holothuroidea , de fondos someros de la isla San José , Golfo de California. *Revista de Biología Tropica* 56: 1189–1199.
- Holguín-Quiñones, O.E., H. Wright-López & F. Solís-Marín. 2000. Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical* 48: 749–757.
- Humann, P. & N. Deloach. 1993. Reef fish identification. Galápagos. *New World Publications, Inc., Florida*.267.
- INEGI. 1994. Ayuntamiento Constitucional de Othón Pompeyo Blanco, Otón Pompeyo Blanco. *Estado de Quintana Roo. Cuaderno estadístico Municipal. Edición (1993). INEGI, Aguascalientes*123.
- Jana, D. & N. Bairagi. 2013. Habitat Complexity , Stochasticity and the Stability of Predator-Prey Interactions. *Journal of Control Engineering and Technology* 3: 76–83.
- Jimenez-Illescas, A.R., M. Obeso-Niebla & D.A. Salas de León. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B.C.S., Mexico. *En: J. Urban and M. Ramirez R., eds. La Bahía de L.a Paz, Investigación y Conservación. U.A.B.C.S. - CICIMAR-SCRIPPS*31–41.
- Jiménez-Valverde, A. & J. Hortal. 2003. Las Curvas De Acumulación De Especies Y La Necesidad De Evaluar La Calidad De Los Inventarios Biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151–161.
- Jiménez, A., S.G. Marinone & A. Parés-Sierra. 2005. Effect of the spatial and temporal variability of winds on the circulation in the Gulf of California. *Ciencias Marinas* 31: 357–368.
- Johnson, D.W. 2007. Habitat complexity modifies post-settlement mortality and recruitment dynamics of a marine fish. *Ecology* 88: 1716–1725.
- Jones, G.P., M.I. McCormick, M. Srinivasan & J. V. Eagle. 2004. Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 8251–8253.
- Kayal, M., J. Vercelloni, T. Lison de Loma, P. Bosserelle, Y. Chancerelle, S. Geoffroy, C. Stievenart, F. Michonneau, L. Penin, S. Planes & M. Adjeroud. 2012. Predator Crown-of-Thorns Starfish (*Acanthaster planci*) Outbreak, Mass Mortality of Corals, and Cascading Effects on Reef Fish and Benthic Communities C. Fulton [ed.], *PLoS ONE* 7: e47363.

- Kohler, K.E. & S.M. Gill. 2006. Coral Point Count with Excel extention (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences* 32: 1259–1269.
- Kohn, A.J. & P.J. Leviten. 1976. Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages. *Oecologia* 25: 199–210.
- Komyakova, V., P.L. Munday & G.P. Jones. 2013. Relative Importance of Coral Cover, Habitat Complexity and Diversity in Determining the Structure of Reef Fish Communities J. Chave [ed.], *PLoS ONE* 8: e83178.
- Kovalenko, K.E., S.M. Thomaz & D.M. Warfe. 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1–17.
- López-Peralta, R.H. & C.A.T. Arcila. 2002. Diet Composition of Fish Species from the Southern Continental Shelf of Colombia.
- Losi, V., C. Sbrocca, G. Gatti, F. Semprucci, M. Rocchi, C.N. Bianchi & M. Balsamo. 2018. Sessile macrobenthos (Ochrophyta) drives seasonal change of meiofaunal community structure on temperate rocky reefs. *Marine Environmental Research* 142: 295–305.
- Loya-Salinas, D.H. & A. Escofet. 1990. Aportaciones al cálculo del Índice de Valor Biológico (Sanders 1960). *Ciencias Marinas* 16: 97–115.
- Luckhurst, B.E. & K. Luckhurst. 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* 49: 317–323.
- Luna-Salguero, B.M. & H. Reyes-Bonilla. 2010. Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) en arrecifes rocosos de Loreto, Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 20: 127–134.
- Luna, S. & E.C.C. Darwin. 2000. Distribución poblacional y ciclo reproductivo del erizo de mar blanco *Triplaneustes depressus* (Echinodermata: Echinoidea) en las Islas Galápagos. *Licenciatura Tesis, Universidad San Francisco de Quito, Quito, Ecuador* 28.
- Margiotta, A.M., V.R. Shervette, N.H. Hadley, C.J. Plante & D.H. Wilber. 2016. Species-specific responses of resident crabs to vertical habitat complexity on intertidal oyster reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 477: 7–13.
- Matias, M.G., A.J. Underwood & R.A. Coleman. 2007. Interactions of components of habitats alter composition and variability of assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 986–994.
- Mazariegos-Villarreal, A., H. Reyes-Bonilla, E.F. Balart & E. Serviere-Zaragoza. 2012. Beta diversity in rocky subtidal macroalgal assemblages from Bahía de Loreto, Gulf of California, Mexico. *Botanica Marina* 55: 169–175.
- McKay, R.J. and M.S. 1995. Haemulidae. Burros, corocoros, chulas, gallinazos,

- roncos. In W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter and V. Niem (eds.) *Guía FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental 3*: 1136–1173.
- Menge, B.A., J. Lubchenco & L.R. Ashkenas. 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65: 394–405.
- Molles Jr, M.C. 1978. Fish species Diversity on Model and Natural Reef Patches: Experimental Insular Biogeography. *Ecological Monographs* 48: 289–305.
- Moreno-Sánchez, X. 2009. Estructura y organización trófica de la ictiofauna del arrecife de los frailes, BCS, México. *Tesis de Doctorado en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.143.
- Moreno-Sánchez, X.G., L.A. Abitia-Cárdenas, O. Escobar-Sánchez & D.S. Palacios-Salgado. 2011. Diet of the Cortez damselfish *Stegastes rectifraenum* (Teleostei: Pomacentridae) from the rocky reef at Los Frailes, Baja California Sur, Mexico. *Marine Biodiversity Records* 4: e98.
- Moreno, E.C. 2001. Métodos para Medir la Biodiversidad. *Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo*84.
- Obeso-Nieblas, M. 2003. Variabilidad espacio-temporal de las condiciones oceanográficas de la bahía de La Paz, BCS, México. *Tesis de Doctorado en Ciencias, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N337*.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-Germán, J. Gaviño-Rodríguez, E. Perez-Lezama, H. Obeso-Huerta & Á. Jiménez-Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43: 559–567.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-Germán, J.H. Gaviño-Rodríguez, H. Obeso-Huerta, E.L. Pérez-Lezama & A.R. Jiménez-Illescas. 2007. Hidrografía en la Boca Norte de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. (Spanish). *Ciencias Marinas* 33: 281–291.
- Ogarrio, R. 2002. La Isla Espíritu Santo. Evolución, rescate y conservación. *En: Ezcurra E., H. Fujita., E. Hambleton y R. Ogarrio (Eds). Fundación Mexicana para la Educación Ambiental A. C. México*135–141.
- Ohlhorst, S., W.D. Liddell & R.J. Taylor. 1988. Evaluation of reef census techniques. *Proc. 6th Int. Coral Reef Congress* 2: 319–324.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H. Stevens, E. Szoecs & H. Wagner. 2019. Community Ecology Package: Package 'vegan.' *Ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists.*
 URL <https://cran.r-project.org>,
<https://github.com/vegandevs/vegan297>.

- Pais, M.P., S. Henriques, M.J. Costa & H.N. Cabral. 2013. Improving the “chain and tape” method: A combined topography index for marine fish ecology studies. *Ecological Indicators* 25: 250–255.
- Palacios, M.D.M. & F.A. Zapata. 2014. Fish community structure on coral habitats with contrasting architecture in the Tropical Eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical* 62: 343.
- Pauls, S. 2003. Esponjas. Biodiversidad en Venezuela. *Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela* 1: 210–219.
- Payán-Alcacio, J.Á. 2015. Diversidad funcional de la comunidad de peces en hábitats de manglar en la Bahía de La Paz, BCS México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.96.
- Penland, L., B. Brooks & E. Ochoa. 2013. Long-Term Methods for High-Definition Image Maps of Benthic Surveys. *Marine Technology Society Journal* 47: 7–15.
- Pérez-España, H., L.A. Abitia-Cárdenas & F. Galván Magaña. 1996. Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del suroeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas* 22: 273–294.
- Peristeraki, P., G. Tserpes, N. Lampadariou & K.I. Stergiou. 2017. Comparing demersal megafaunal species diversity along the depth gradient within the South Aegean and Cretan Seas (Eastern Mediterranean) C. N. Bianchi [ed.], *PLOS ONE* 12: 184–241.
- Plass-Johnson, J.G., M. Teichberg, V.N. Bednarz, A. Gärdes, J.P. Heiden, M. Lukman, S. Miñarro, H. Kegler, L. Weiland, C. Wild, H. Reuter & S.C.A. Ferse. 2018. Spatio-Temporal Patterns in the Coral Reef Communities of the Spermonde Archipelago, 2012–2014, II: Fish Assemblages Display Structured Variation Related to Benthic Condition. *Frontiers in Marine Science* 5: 36.
- Podani, J. 1999. Extending Gower’s general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 331–340.
- Poelen, J.H., J.D. Simons & C.J. Mungall. 2014. Global biotic interactions: An open infrastructure to share and analyze species-interaction datasets. *Ecological Informatics* 24: 148–159.
- Pratchett, M.S., S.K. Wilson & A.H. Baird. 2006. Declines in the abundance of Chaetodon butterflyfishes following extensive coral depletion. *Journal of Fish Biology* 69: 1269–1280.
- Quimbayo, J.P., M.S. Dias, O.R.C. Schlickmann & T.C. Mendes. 2017. Fish cleaning interactions on a remote island in the Tropical Eastern Pacific. *Marine Biodiversity* 47: 603–608.
- Ramírez-Ortiz, G., L.E. Calderon-Aguilera, H. Reyes-Bonilla, A. Ayala-Bocos, L. Hernández, F. Fernández Rivera-Melo, A. López-Pérez & A. Dominici-Arosamena.

2017. Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology* 38: e12447.
- Recatalá-Boix, L., C. Añó-Vidal, A. Valera-Lozano & J. Sánchez- Díaz. 2009. Sistema de indicadores para evaluar la calidad ambiental y la desertificación en la Comunidad Valenciana. *Revistas Investigaciones Geográficas* 50: 5–18.
- Reichman, O.J. & E.W. Seabloom. 2002. Ecosystem engineering: a trivialized concept? *Trends Ecological Evolution* 17: 308.
- Reyes-Bonilla, H. & L.E. Calderon-Aguilera. 1999. Population Density, Distribution and Consumption Rates of Three Corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology* 20: 347–357.
- Reyes-Bonilla, H., A. González-Azcárraga & A. Rojas-Sierra. 2005. Estructura de las asociaciones de las estrellas de mar (Asteroidea) en arrecifes rocosos del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical* 53: 233–244.
- Reyes-Bonilla, H., A. López-Pérez, D.A. Paz-García, G. Parra-Madrado, P. Medina-Rosas & E.F. Balart. 2017. Distribución del coral arrecifal *Pocillopora inflata* (Scleractinia) en el Pacífico Mexicano y comentarios sobre su situación taxonómica. *Hidrobiológica* 27: 131–135.
- Reyes-Salinas, A., R. Cervantes-Duarte, R.A. Morales-Pérez & J.E. Valdez-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, B. C. S. *Hidrobiológica* 13(2): 103–110.
- Reyes Bonilla, H., A. González Azcárraga & A. Rojas Sierra. 2005. Estructura de las asociaciones de las estrellas de mar (Asteroidea) en arrecifes rocosos del Golfo De California, México. *Revista de Biología Tropical* 53 Suppl 3: 233–244.
- Rincón-Díaz, M.N. 2014. Relación Espaciotemporal entre Macroalgas y Peces Herbívoros en un Arrecife Insular. *Tesis de Doctorado en Ciencias, Universidad Nacional de Colombia-Sede Caribe* 115.
- Roberts, C.M. & R.F. Ormond. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* 41: 1–8.
- Roff, G., J. Zhao & P.J. Mumby. 2015. Decadal-scale rates of reef erosion following El Niño-related mass coral mortality. *Global Change Biology* 21: 4415–4424.
- Rojero- León, S. 2011. Efecto del ambiente y de los peces depredadores sobre la abundancia de erizos de mar en el Archipiélago Espíritu Santo, BCS. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*. 118.
- Rubal, M., R. Costa-Garcia, C. Besteiro, I. Sousa-Pinto & P. Veiga. 2018. Mollusc diversity associated with the non-indigenous macroalga *Asparagopsis armata* Harvey, 1855 along the Atlantic coast of the Iberian Peninsula. *Marine*

Environmental Research 136: 1–7.

- Salinas, F. 2000. Mezcla turbulenta y transporte de masa en la bahía y ensenada de La Paz, BCS: Experimentación y modelación numérica. *Tesis Doctoral, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P. N., La Paz, B. C. S., México*260.
- Sánchez-Caballero, A. 2012. Estructura comunitaria de peces conspicuos asociados a la complejidad estructural del arrecife rocoso de playa la Sorpresa, B.C.S. México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.81.
- Sánchez-Caballero, A. 2014. Variación espacio temporal en la estructura comunitaria de la ictiofauna del arrecife rocoso de la playa La Sorpresa, B.C.S. México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.97.
- Sánchez-Caballero, C.A., J.M. Borges-Souza, G. De La Cruz-Agüero & S.C.A. Ferse. 2017. Links between fish community structure and habitat complexity of a rocky reef in the Gulf of California threatened by development: Implications for mitigation measures. *Ocean & Coastal Management* 137: 96–106.
- Sanders, H.L. 1960. Benthic studies in Buzzard Bay. III. The structure of the soft-bottom community. *Limnology and Oceanography* 5: 138–153.
- Santos-García, C.E. 2014. Dieta del “curil” *Anadara tuberculosa* (Sowerby, 1833) a partir del análisis de contenido estomacal e intestinal, en Bahía de Jiquilisco, Departamento de Usulután, El Salvador. *Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad de El Salvador*56.
- Secretaría de Marina. 1979. Estudio geográfico de la región de La Paz B.C.S. *Sria. de Marina, Dir. Gral. de Oceanografía. E.U.M., 228 p. Cap. III, Estudio geográfico a factores físicos*17–67.
- Segnini, S. 2003. El uso de los macroinvertebrados bentónicos como indicadores de la condición ecológica de los cuerpos de agua corriente. *Ecotropicos* 16: 45–63.
- Sgarlatta, M.P. 2015. Análisis de la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de peces de arrecifes rocosos y de bosques de macroalgas de Baja California, México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, CICESE*70.
- Solís-Marín, F.A., A. Laguarda-Figueras, A. Durán-González, C. Gust Ahearn & J. Torres Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical* 53: 123–137.
- Solís-Marín, F.A., H. Reyes-Bonilla, M.D. Herrero-Pérezrul, O. Arizpe-Covarrubias & A. Laguarda-Figueras. 1997. Sistemática y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. *Ciencias Marinas* 23: 249–263.
- Sosa-Gómez, A. 1998. Listado taxonómico de asteroideos (Echinodermata) en Los Islotes, Baja California Sur, México. *Universidad Autónoma de Baja California Sur,*

La Paz B. C. S., México.67.

- Sotelo-Casas, R.C. & A.P. Rodríguez-Troncoso. 2014. Los equinodermos: invertebrados esenciales dentro de la estructura de la comunidad coralina. *Investigaciones Costeras* 56.
- Sueiro, M.C., A. Bortolus & E. Schwindt. 2011. Habitat complexity and community composition: relationships between different ecosystem engineers and the associated macroinvertebrate assemblages. *Helgoland Marine Research* 65: 467–477.
- Taniguchi, H., S. Nakano & M. Tokeshi. 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718–728.
- Teagle, H., S.J. Hawkins, P.J. Moore & D.A. Smale. 2017. The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 492: 81–98.
- Ter-Braak, C.J. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67: 1167–1179.
- Thomson, D.A., L.T. Findley & A.N. Kerstitch. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortez : the rocky-shore fishes of the Gulf of California. *In* The University of Texas Press, Austin., 353. University of Texas Press.
- Tokeshi, M. & S. Arakaki. 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685: 27–47.
- Torres-Esparza, M.R. 2016. Estructura de la comunidad íctica en tres arrecifes rocosos al sur del Golfo de California. *Tesis de Maestría en Ciencias, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, I. P.*68.
- Torres-Moye, G., M.S. Edwards & C.G. Montaña-Moctezuma. 2013. Estructura de la comunidad bentónica en los bosques de macroalgas de la cuenca del Sur de California. *Ciencias Marinas* 39: 239–252.
- Underwood, A.J. & M.G. Chapman. 1998. Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales. *Marine and Freshwater Research* 49: 241.
- Verdugo-Díaz, G., A. Martínez-López, M.M. Villegas-Aguilera & G. Gaxiola-Castro. 2014. Producción primaria y eficiencia fotosintética en Cuenca Alfonso , Bahía de La Paz , Golfo de California , México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49: 527–536.
- Viesca-Lobatón, C., E.F. Balart, A. González-Cabello, I. Mascareñas, O. Aburto-Oropeza, H. Reyes-Bonilla & E. Torreblanca. 2008. Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad: Línea base 2007. *In* Peces arrecifales, 385–428. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

- Viesca-Lobatón, C.E., F. Balart, I. González-Cabello, A. Mascareñas-Osorio, H. Reyes-Bonilla & E. Torreblanca. 2007. Los peces de arrecife de Bahía de Los Angeles Golfo de California. *En: Danemann, G. Y Ezcurra (eds). Bahía de Los Angeles: Recursos Naturales y Comunidad. Instituto Nacional de Ecología. (INE/PRONATURA NOROESTE).*
- Villalejo-Fuerte, M., I. Muñetón-Gómez, M. D. S. Garate-Lizarraga & F. Garcia-Dominguez. 2005. Gut content, phytoplankton abundance and reproductive season in the black oyster (*Hytotissa hyotis*, Linné, 1758) at Isla Espiritu Santo, Gulf of California. *Journal of Shellfish Research* 24(1): 185–190.
- Villalobos, J.L., J.C. Nates-Rodríguez, A. Cantú Díaz Barriga, M.D. Valle-Martínez, P. Flores-Hernández, E. Lira-Fernández & P. Schmidtsdorf-Valencia. 1989. Listados Faunísticos de México I Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las islas del Golfo de California, México. *Universidad Nacional Autónoma de México, México*143.
- Villarreal-Cavazos, A., H. Reyes-Bonilla, B. Bermúdez-Almada & O. Arizpe-Covarrubias. 2000. Los peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, México: Lista sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. *Revista de Biología Tropical* 48: 413–424.
- Villegas-Sánchez, C.A. 2004. Ictiofauna de Arrecifes Rocosos en la Isla San José, B.C.S., México. *Tesis de Doctorado en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.84.
- Villegas-Sánchez, C.A., L.A. Abitia-Cárdenas, F.J. Gutiérrez-Sánchez & F. Galván-Magaña. 2009. Rocky-reef fish assemblages at San José Island, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 169–179.
- Vives, A. 2018. Calidad de la gónada del erizo de mar *Tripneustes depressus* (Agassiz, 1863, Echinodermata: Echinoidea) en la Bahía de La Paz, BCS, México. *Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas*.74.
- Walters, L. & D. Wethey. 1996. Settlement and early post-settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex surfaces:the importance of refuge dimensions and adult morphology. *Marine Ecology Progress Series* 137: 161–171.
- Walther-Mendoza, M., H. Reyes-Bonilla, T.C. LaJeunesse & A. López-Pérez. 2016. Distribución y diversidad de dinoflagelados simbióticos en corales pétreos de la costa de Oaxaca, Pacífico de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(2): 417–426.
- Wicksten, M.K. 1983. A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, México. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 13: 1–59.
- Wilding, T.A., E.J.L. Palmer & N.V.C. Polunin. 2010. Comparison of three methods for quantifying topographic complexity on rocky shores. *Marine Environmental*

Research 69: 143–151.

- Williamson, D.H., D.M. Ceccarelli, R.D. Evans, G.P. Jones & G.R. Russ. 2014. Habitat dynamics, marine reserve status, and the decline and recovery of coral reef fish communities. *Ecology and Evolution* 4: 337–354.
- Wilson, S.K., N.A. Graham, M.S. Pratchett, G.P. Jones & N.V. Polunin. 2006. Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: are reef fishes at risk or resilient? *Global Change Biology* 12: 2220–2234.
- Wright- López, H., F. Arreguín-Sánchez, F.A. García-Domínguez, O.E. Holguín- Quiñones & D. Prado- Ancona. 2001. Stock assessment for venus clam *Chione californiensis* (Broderip, 1835) in Ensenada de La Paz, B.C.S. Mexico. *J. Shellfish Res* 20: 1109–1115.
- Wright, J.P. & C.G. Jones. 2006. The Concept of Organisms as Ecosystem Engineers Ten Years On: Progress, Limitations, and Challenges. *BioScience* 56: 203–209.
- Wright, J.P., C.G. Jones & A.S. Flecker. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132: 96–101.
- Zawada, D.G., G.A. Piniak & C.J. Hearn. 2010. Topographic complexity and roughness of a tropical benthic seascape. *Geophysical Research Letters* 37: 1–6.

Anexos

Tabla 12. Listado de especies de invertebrados bentónicos y peces registrados en arrecifes rocosos someros del archipiélago Espíritu Santo y el litoral peninsular de la Bahía de La Paz

Clase	Familia	Especie	Estrategia alimentaria	Ab. Total	Ha	Hm	Hb
Actinopterygii							
	Acanthuridae						
		<i>Acanthurus nigricans</i>	Herbívoro	23	x		
		<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Herbívoro	9	x		x
		<i>Prionurus punctatus</i>	Herbívoro	12	x		
	Aulostomidae						
		<i>Aulostomus chinensis</i>	Carnívoro	11	x		x
	Balistidae						
		<i>Balistes polylepis</i>	Omnívoro	54	x	x	x
		<i>Sufflamen verres</i>	Carnívoro	9	x		
	Blenniidae						
		<i>Plagiotremus azalea</i>	Carnívoro	1			x
	Carangidae						
		<i>Caranx caballus</i>	Carnívoro	6	x	x	
	Chaetodontidae						
		<i>Chaetodon humeralis</i>	Omnívoro	42	x	x	x
		<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	Omnívoro	25	x	x	
	Cirrhitidae						
		<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	Carnívoro	2	x	x	
	Diodontidae						
		<i>Diodon holocanthus</i>	Carnívoro	26	x	x	x
		<i>Diodon hystrix</i>	Carnívoro	8	x		x
	Fistulariidae						
		<i>Fistularia commersoni</i>	Carnívoro	42	x	x	x
	Haemulidae						
		<i>Haemulon maculicauda</i>	Carnívoro	2340	x		x
		<i>Haemulon sexfasciatum</i>	Carnívoro	22			x
		<i>Haemulon steindachneri</i>	Carnívoro	6	x		
	Holocentridae						
		<i>Myripristis leiognathus</i>	Carnívoro	22	x		
		<i>Sargocentron suborbitale</i>	Carnívoro	3	x		
	Labridae						
		<i>Bodianus diplotaenia</i>	Carnívoro	60	x	x	x

	<i>Bodianus rufus</i>	Carnívoro	1		x	
	<i>Halichoeres dispilus</i>	Carnívoro	33	x	x	x
	<i>Halichoeres nicholsi</i>	Carnívoro	101	x		x
	<i>Halichoeres notospilus</i>	Carnívoro	6	x		x
	<i>Halichoeres semicinctus</i>	Carnívoro	24	x		x
	<i>Halichoeres chierchiae</i>	Carnívoro	14	x		x
	<i>Thalassoma grammaticum</i>	Carnívoro	19	x	x	x
	<i>Thalassoma lucasanum</i>	Omnívoro	1700	x	x	x
Lutjanidae						
	<i>Hoplopagrus guentherii</i>	Carnívoro	17	x	x	x
	<i>Lutjanus argentiventris</i>	Carnívoro	56	x	x	x
	<i>Lutjanus peru</i>	Carnívoro	1			x
Mugilidae						
	<i>Mujil curema</i>	Omnívoro	22		x	
Mullidae						
	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	Carnívoro	212	x		x
Muraenidae						
	<i>Gymnothorax castaneus</i>	Carnívoro	3	x		
	<i>Muraena lentiginosa</i>	Carnívoro	1	x		
Pomacentridae						
	<i>Abudefduf troschelii</i>	Omnívoro	5619	x	x	x
	<i>Chromis atrilobata</i>	Carnívoro	1915	x	x	x
	<i>Chromis limbaughi</i>	Carnívoro	501	x		
	<i>Holacanthus passer</i>	Omnívoro	71	x	x	x
	<i>Microspathodon dorsalis</i>	Omnívoro	15	x	x	x
	<i>Stegastes flavilatus</i>	Omnívoro	280	x	x	x
	<i>Stegastes rectifraenum</i>	Omnívoro	3208	x	x	x
	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	Omnívoro	5	x		
Scaridae						
	<i>Scarus ghobban</i>	Omnívoro	761	x	x	x
	<i>Scarus perrico</i>	Omnívoro	68	x		x
	<i>Scarus compressus</i>	Herbívoro	7	x		x
	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	Omnívoro	27	x		x
Scorpaenidae						
	<i>Scorpaena mystes</i>	Carnívoro	1	x		
Serranidae						
	<i>Alphestes immaculatus</i>	Carnívoro	12	x	x	x
	<i>Cephalopholis panamensis</i>	Carnívoro	47	x	x	x
	<i>Epinephelus labriformis</i>	Carnívoro	9	x	x	x
	<i>Mycteroperca rosacea</i>	Carnívoro	82	x	x	x

	<i>Paranthias colonus</i>	Carnívoro	72	x	x	
	<i>Serranus psittacinus</i>	Carnívoro	63	x	x	x
Sparidae						
	<i>Calamus brachysomus</i>	Carnívoro	63		x	x
Tetraodontidae						
	<i>Canthigaster punctatissima</i>	Omnívoro	568	x	x	x
Zanclidae						
	<i>Zanclus cornutus</i>	Carnívoro	8	x	x	x
Bivalvia						
Gryphaeidae						
	<i>Hyotissa hyotis</i>	Omnívoro	102	x		x
Mytilidae						
	<i>Mytilus</i>	Omnívoro	22		x	x
Pinnidae						
	<i>Pinna rugosa</i>	Omnívoro	87	x	x	x
Pteriidae						
	<i>Pinctada mazatlanica</i>	Omnívoro	443	x	x	x
Spondylidae						
	<i>Spondylus limbatus</i> (<i>calcifer</i>)	Omnívoro	71	x	x	x
Veneridae						
	<i>Megapitaria squalida</i>	Omnívoro	6	x		
Gastropoda						
Muricidae						
	<i>Hexaplex (Muricanthus)</i> <i>princeps</i>	Carnívoro	39	x		x
Nassariidae						
	<i>Nassarius tiarula</i>	Carnívoro	16	x		
Polyceridae						
	<i>Tambja abdere</i>	Carnívoro	1			x
Echinoidea						
Cidaridae						
	<i>Eucidaris thouarsii</i>	Omnívoro	42	x	x	x
Diadematidae						
	<i>Centrostephanus coronatus</i>	Herbívoro	16	x	x	x
Toxopneustidae						
	<i>Toxopneustes roseus</i>	Herbívoro	676	x	x	x
	<i>Tripneustes depressus</i>	Herbívoro	164		x	x
Asteroidea						
Acanthasteridae						

	<i>Acanthaster planci</i>	Carnívoro	50	x		x
Heliasteridae						
	<i>Heliaster kubiniji</i>	Detritívoro	10	x		
Mithrodiidae						
	<i>Mithrodia bradleyi</i>	Detritívoro	2	x		x
Ophidiasteridae						
	<i>Pharia pyramidata</i>	Herbívoro	89	x	x	x
	<i>Phataria unifascialis</i>	Herbívoro	459	x	x	x
Oreasteridae						
	<i>Nidorellia armata</i>	Detritívoro	2	x	x	
	<i>Pentaceraster chinensis (orientalis)</i>	Detritívoro	18	x		x
	<i>Pentaceraster cumingi</i>	Detritívoro	163	x	x	
Holothuroidea						
Holothuriidae						
	<i>Holothuria fuscocinerea</i>	Detritívoro	17	x	x	x
	<i>Holothuria impatiens</i>	Detritívoro	51	x	x	x
Stichopodidae						
	<i>Isostichopus fuscus</i>	Detritívoro	7		x	x
Synaptidae						
	<i>Euapta godeffroyi</i>	Detritívoro	8			x
Malacostraca						
Palinuridae						
	<i>Panulirus interruptus</i>	Omnívoro	1	x		
Demospongiae						
Aplysinidae						
	<i>Aplysina</i>	Omnívoro	225	x	x	x
Chalinidae						
	<i>Haliclona</i>	Omnívoro	243	x	x	x
Clionidae						
	<i>Cliona</i>	Omnívoro	4			x
Microcionidae						
	<i>Ophlitaspongia</i>	Omnívoro	7	x		
Anthozoa						
Agariciidae						
	<i>Pavona gigantea</i>	Omnívoro	78	x	x	x
Gorgoniidae						
	<i>Pacifigorgia</i>	Omnívoro	7	x		
Pocilloporidae						
	<i>Pocillopora capitata</i>	Omnívoro	215	x	x	x

	<i>Pocillopora damicornis</i>	Omnívoro	457	x	x	x
	<i>Pocillopora effusa</i>	Omnívoro	259	x	x	x
	<i>Pocillopora elegans</i>	Omnívoro	255	x	x	x
	<i>Pocillopora inflata</i>	Omnívoro	40	x	x	x
	<i>Pocillopora meandrina</i>	Omnívoro	278	x	x	x
	<i>Pocillopora verrucosa</i>	Omnívoro	2899	x	x	x
Poritidae						
	<i>Porites panamensis</i>	Omnívoro.	4014	x	x	x
Psammocoridae						
	<i>Psammocora contigua (obtusangula)</i>	Omnívoro	27	x	x	
	<i>Psammocora stellata</i>	Omnívoro	319	x	x	x
Gymnolaemata						
Eurystomellidae						
	<i>Eurystomella</i>	Omnívoro	61	x	x	
Hydrozoa						
Aglaopheniidae						
	<i>Aglaophenia diegensis</i>	Omnívoro	289	x	x	x
Polychaeta						
Sabellariidae						
	<i>Phragmatopoma</i>	Omnívoro	1		x	
Sabellidae						
	<i>Bispira</i>	Omnívoro	188	x	x	x
Serpulidae						
	<i>Spirobranchus</i>	Omnívoro	101	x	x	x

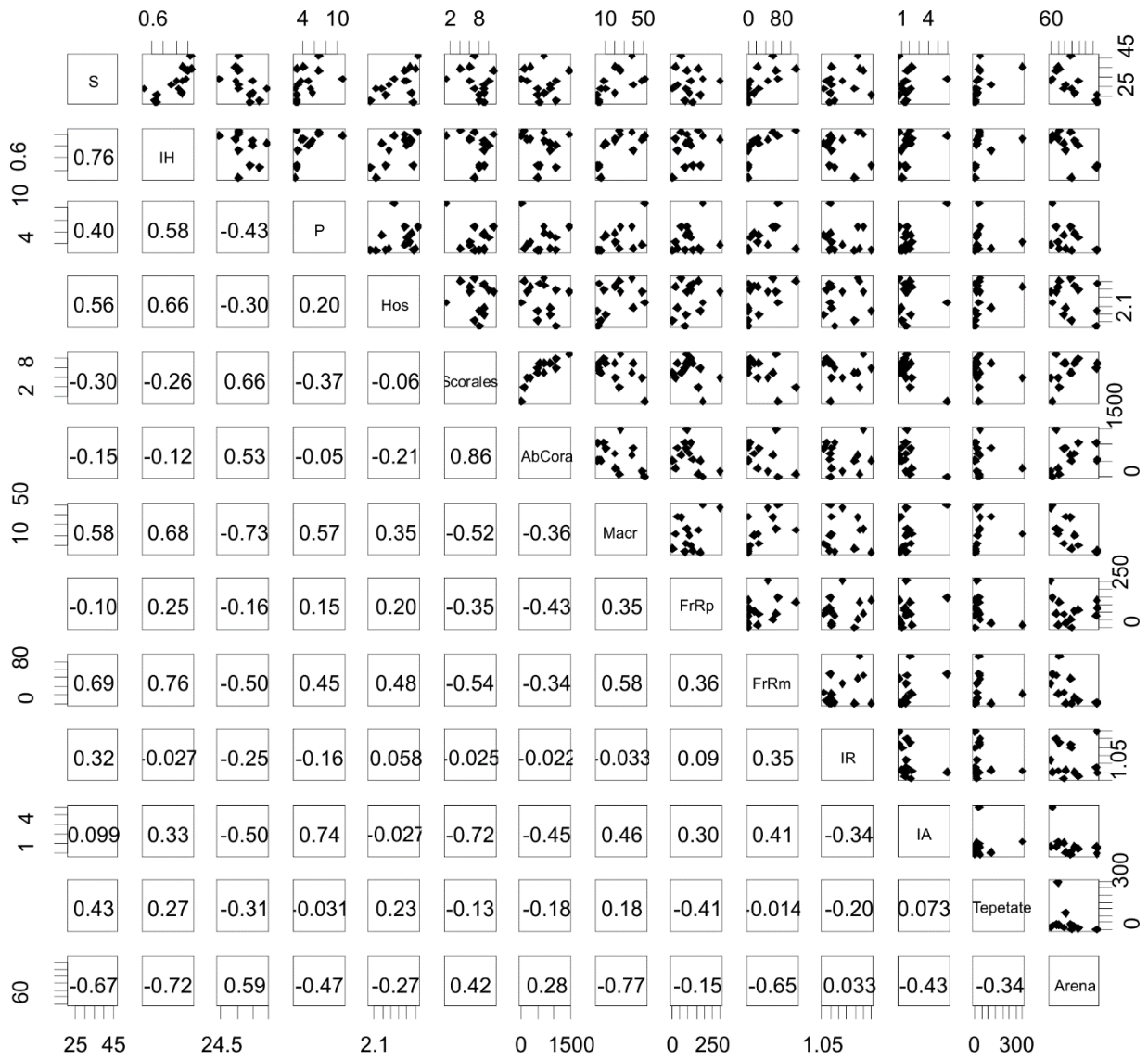


Figura 20: Correlación de Pearson (coeficiente de correlación r) entre la riqueza de especies (S) y los elementos del hábitat (índice de heterogeneidad (IH), profundidad (P), diversidad de organismos sésiles ($H'O_s$), riqueza de corales ($Scorales$), abundancia de corales ($AbCora$), macroalgas ($Macr$), frecuencia de roca pequeña ($FrRp$), frecuencia de roca mediana ($FrRm$), índice de rugosidad (IR), índice de amplitud (IA), tepetate y arena.

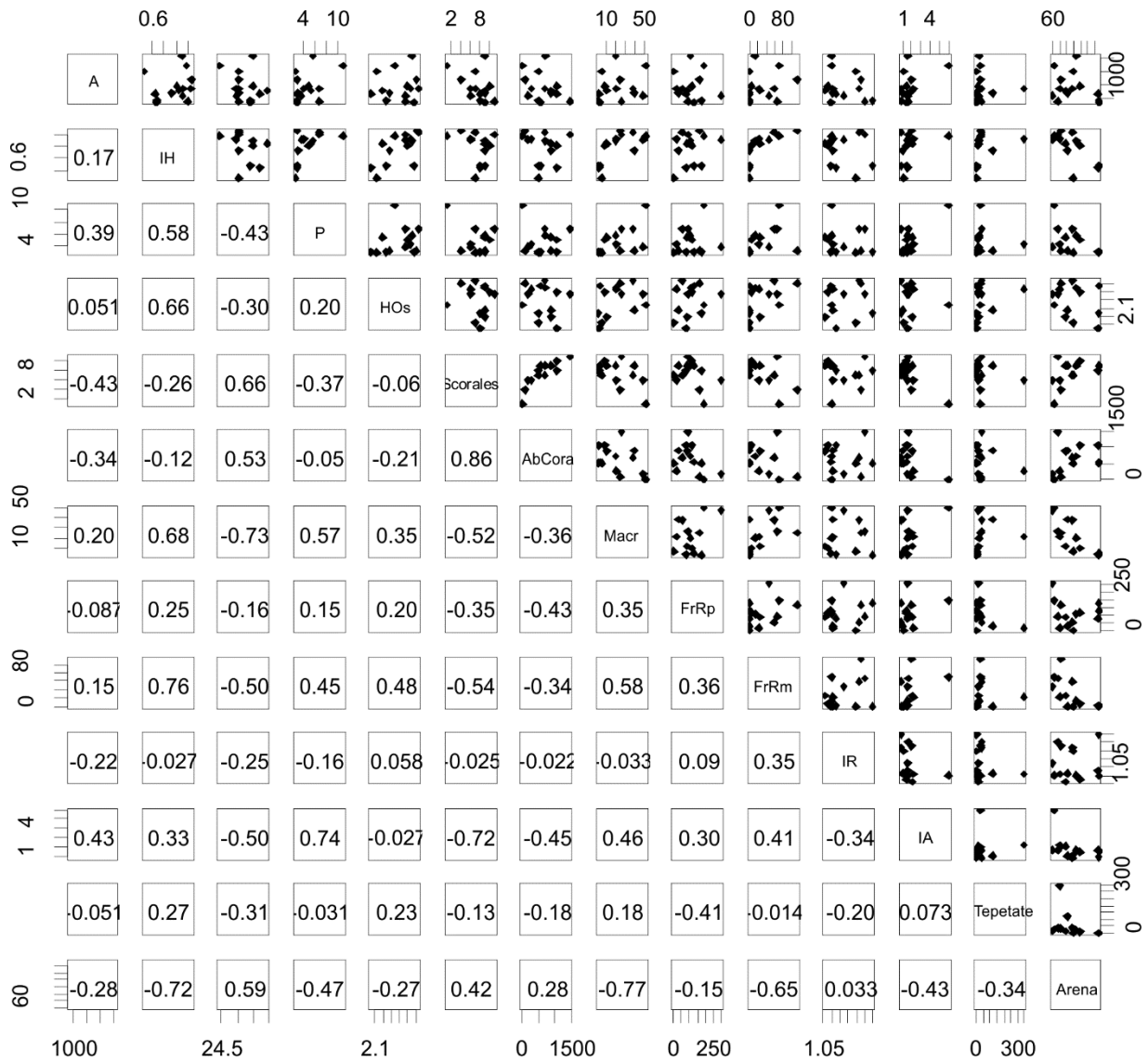


Figura 21: Correlación de Pearson (coeficiente de correlación r) entre la abundancia de especies (A) y los elementos del hábitat (índice de heterogeneidad (IH), profundidad (P), diversidad de organismos sésiles (H'Os), riqueza de corales (Scoraes), abundancia de corales (AbCora), macroalgas (Macr), frecuencia de roca pequeña (FrRp), frecuencia de roca mediana (FrRm), índice de rugosidad (IR), índice de amplitud (IA), tepetate y arena.

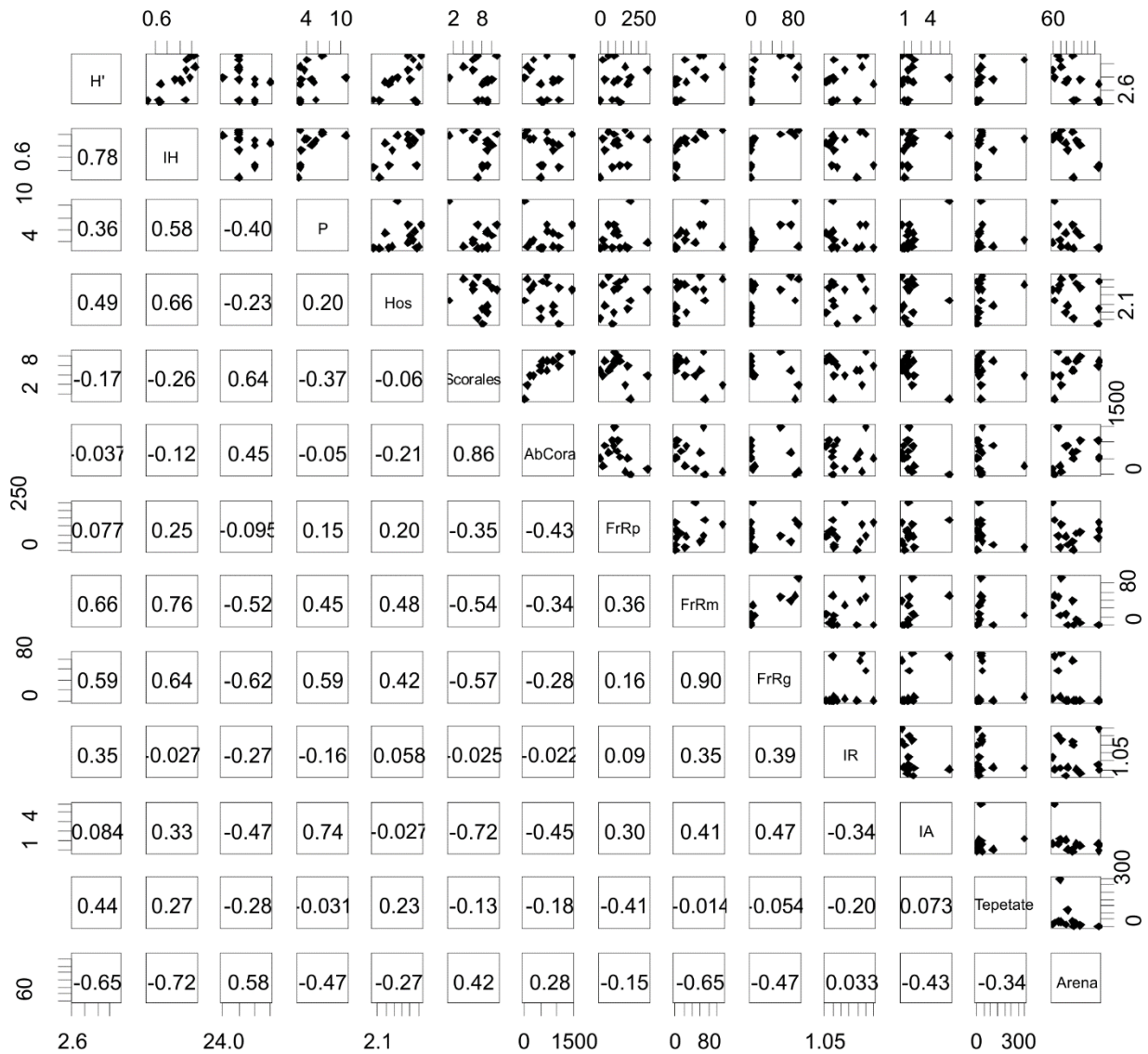


Figura 22: Correlación de Pearson (coeficiente de correlación r) entre la diversidad de especies (H') y los elementos del hábitat (índice de heterogeneidad (IH), profundidad (P), diversidad de organismos sésiles ($H'Os$), riqueza de corales ($Scoraes$), abundancia de corales ($AbCora$), frecuencia de roca pequeña ($FrRp$), macroalgas ($Macr$), frecuencia de roca mediana ($FrRm$), índice de rugosidad (IR), índice de amplitud (IA), tepetate y arena.

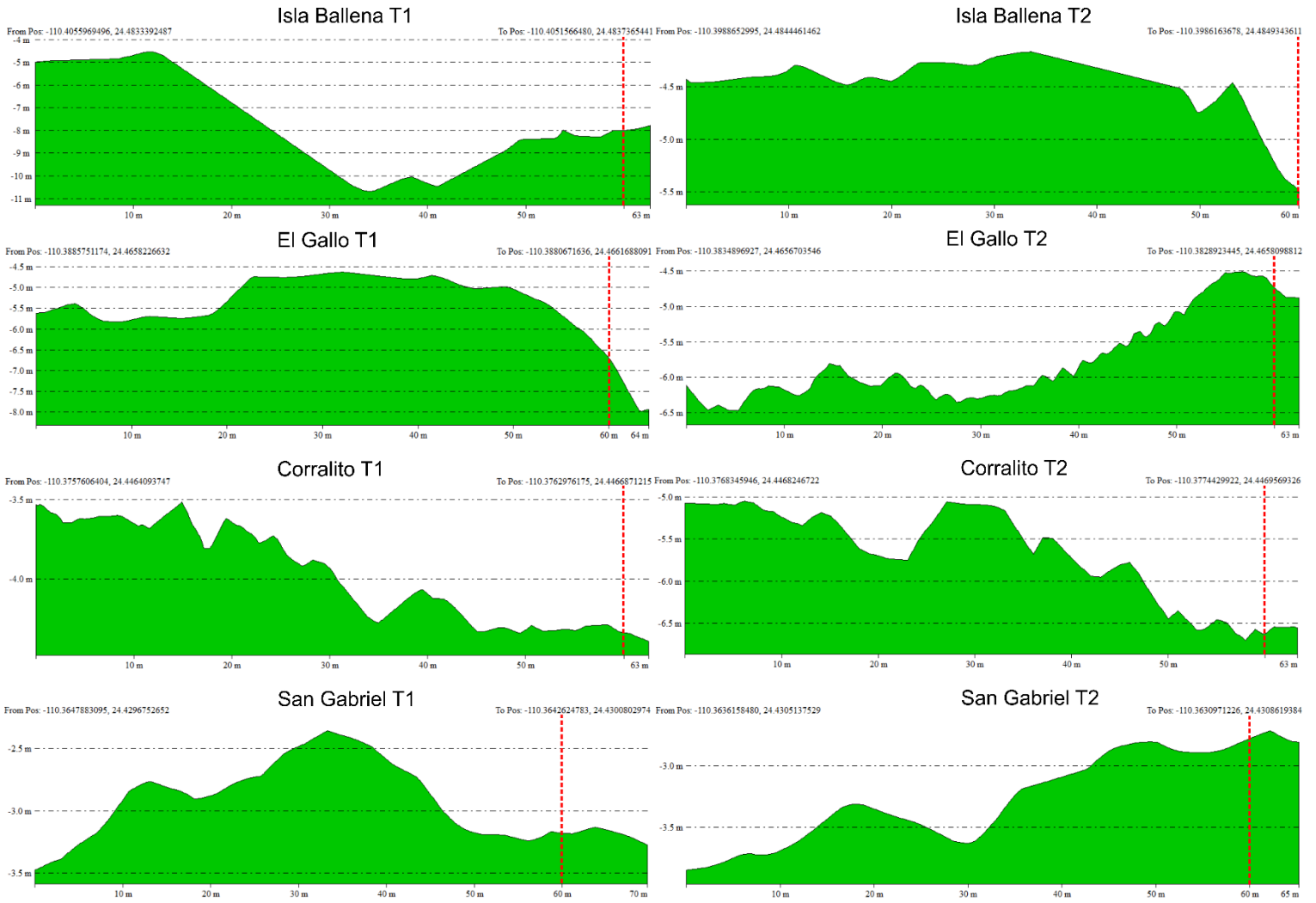


Figura 23: Perfiles batimétricos de las localidades de estudio obtenidos a partir del programa Global Mapper en los arrecifes rocosos someros del Archipiélago Espíritu Santo.

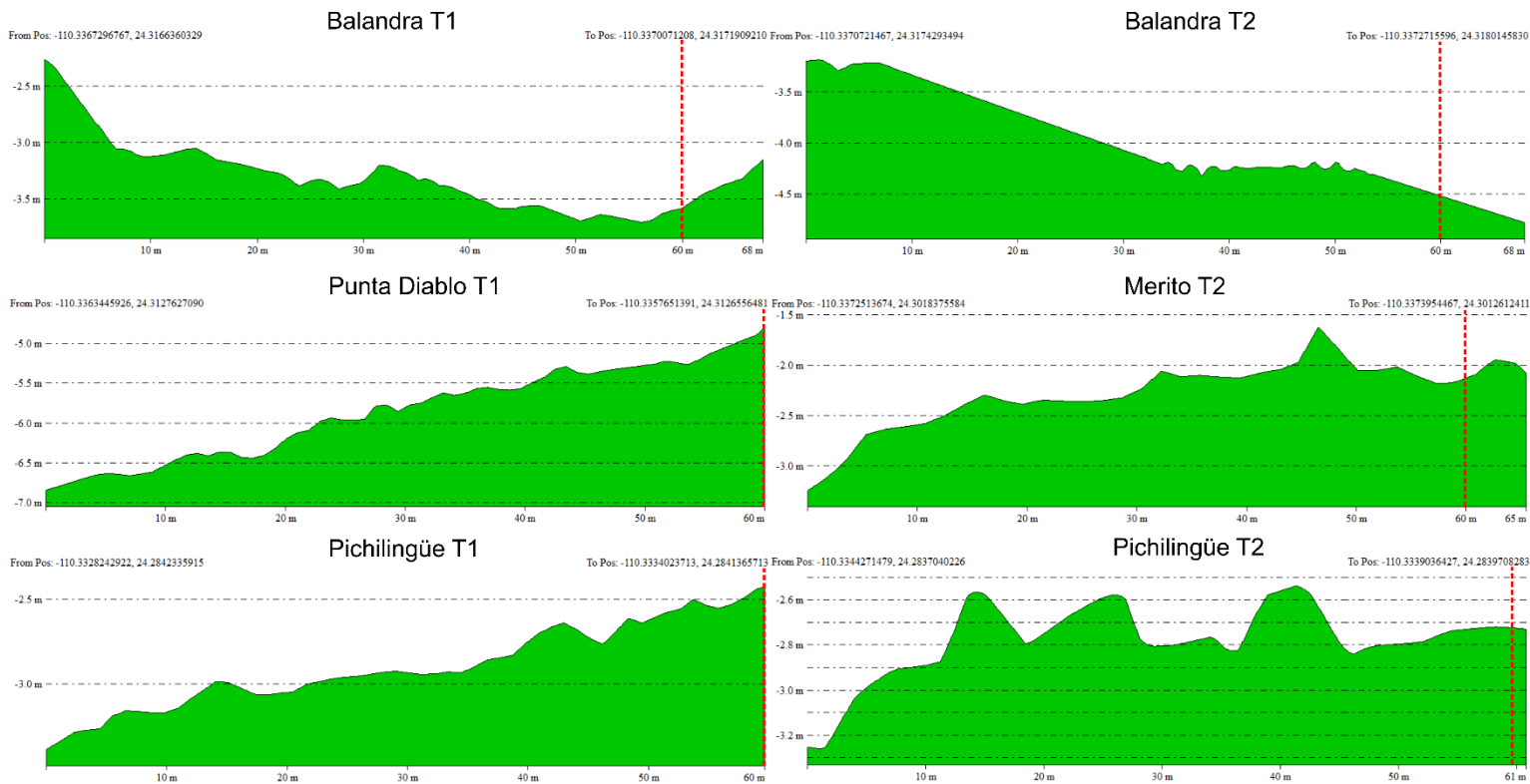


Figura 24: Perfiles batimétricos de las localidades de estudio obtenidos a partir del programa Global Mapper en los arrecifes rocosos someros del litoral peninsular de la Bahía de La Paz.