



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**CAMBIOS A LARGO PLAZO EN LA ICTIOFAUNA
ARRECIFAL DEL PARQUE NACIONAL CABO PULMO,
BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO.**

TESIS

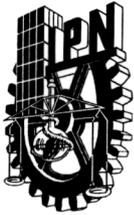
Que para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

Presenta:

Romeo Edén Saldívar Lucio

La Paz, Baja California Sur, Octubre de 2010.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA 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 7 del mes de Octubre del 2010 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:

“CAMBIOS A LARGO PLAZO EN LA ICTIOFAUNA ARRECIFAL DEL PARQUE NACIONAL CABO PULMO, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO”

Presentada por el alumno:

SALDÍVAR
Apellido paterno

LUCIO
materno

ROMEO EDÉN
nombre(s)

Con registro:

B	0	8	1	2	5	5
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA 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

Director(a) de Tesis

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

DR. DANIEL LLUCH BELDA

DR. LEONARDO ANDRÉS ABITIA CÁRDENAS

DR. ERNESTO AARÓN CHÁVEZ ORTIZ

DR. HÉCTOR REYES BONILLA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



**IPN
CICIMAR
DIRECCION**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.**, el día **20** del mes **Octubre** del año **2010**, el (la) que suscribe **BM. ROMEO EDÉN SALDÍVAR LUCIO** alumno(a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS** con número de registro **B081255** adscrito al **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS** manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: **MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO** y cede los derechos del trabajo titulado:

**“CAMBIOS A LARGO PLAZO EN LA ICTIOFAUNA ARRECIFAL DEL
PARQUE NACIONAL CABO PULMO, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO”**

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. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: **Romeo26_1979@yahoo.com** **gaguero@ipn.mx**

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

B.M. ROMEO EDÉN SALDÍVAR LUCIO

nombre y firma

Agradecimientos

Para empezar quiero expresar un profundo agradecimiento a Gustavo De la Cruz Agüero por sus valiosas enseñanzas que fueron parte esencial durante la elaboración de este escrito, pero también quiero agradecerle por hacer los ratos de trabajo más ligeros con sus historias y dicharachos, siempre listos bajo la manga. ¡Gracias Prof!

También mi enorme agradecimiento a Héctor Reyes Bonilla, por permitirme trabajar con los datos de peces que tantos censos y años de trabajo le han costado. Además quiero agradecerle por darme el tiempo para las charlas y reflexiones siempre que se ha requerido, desde los efectos ecológicos de la protección y el funcionamiento de los modelos estadísticos, hasta el papel de la ciencia en México. También quiero hacer un agradecimiento especial a todos los estudiantes y voluntarios que durante dos décadas han desfilado en los equipos de trabajo para la toma de datos en campo. Mi afecto y agradecimiento a todos mis amigos(as) y compañeros(as) del Laboratorio de Sistemas Arrecifales de la UABCS.

Quiero agradecer en general a mis compañeros, amigos y profesores del CICIMAR y de la UABCS que aportaron con sus opiniones y enseñanzas en las diferentes etapas de esta tesis. En especial a Germán Ponce, Pablo del Monte, Saúl Rojero y Héctor Villalobos. También del CICIMAR, un agradecimiento especial a Indra Álvarez por su invaluable apoyo en movilidad estudiantil.

Un sincero agradecimiento para Sandra Robles Gil, titular del área de Meteorología de la Comisión Nacional del Agua (Conagua) en Baja California Sur, por haber proporcionado datos de precipitación pluvial de las estaciones meteorológicas aledañas a Cabo Pulmo.

Especial mención merecen maestros, compañeros y amigos del laboratorio de Biología Aplicada de la Universidad de Alicante, muchas gracias a todos por esa inolvidable forma de saber ser amigos y por sus invaluable consejos para la conclusión de este escrito. En especial quiero agradecer a Just Bayle Sempere por haber aceptado recibirme, por transmitirme algo de sus conocimientos y por haberme hecho sentir como en casa. También quiero agradecer la hospitalidad a mi estimado José A. de la Ossa, Aitor Forcada Almarcha, Carlos Valle, José Luis Sánchez Lizaso, Yoana, Elena, Mohammed, Lidia, Vicky, Kilian, Cristina, Yolanda, Lute, Damián, Candela, Tito, Esther, Víctor, Pablo y... ¿por qué no?, también al chino por haberme corrido de mi asiento con una sonrisa y un par de rayas por encima de ella...apenas en el primer día de trabajo.

En Memoria de mi abuela y amigos:

Angelina Herrera

Joseph Cowen

Francisco Javier Pacheco

Dedicatoria:

A mis padres: Rufino Saldívar y Yolanda Lucio

A mis hermanos: Brenda y Julio

A mi esposa y amiga: Alejandra Carmona

A mis núcleos azules: Christian D. y Diego A.

Resumen

La dinámica de comunidades marinas es un tema clave en el ámbito de la ecología aplicada debido a la creciente necesidad de tener marcos de referencia en esquemas de conservación y explotación en ambientes marinos. El objetivo de este estudio fue analizar en un periodo de 21 años los cambios comunitarios en los peces arrecifales del Parque Nacional Cabo Pulmo, (México). Los registros de abundancia fueron obtenidos de 340 censos visuales realizados entre 1987 y 2008. Se calcularon índices ecológicos (S , H' , J' , λ , Δ^* , Δ^+) considerando todas las especies y también divisiones de la comunidad por criterios económicos y ecológicos. La prueba de Kruskal-Wallis mostró que la abundancia de peces comerciales fue estadísticamente superior a partir del año 2003 ($H_{10, 340}=73.7$; $p<0.05$), mientras que el procedimiento multivariado (BEST) reveló asociaciones significativas entre los grupos funcionales y las variables abióticas, entre ellas la protección ($P^s=0.464$; $p<0.001$). En contraste, los índices ecológicos mostraron disminuciones en la riqueza de especies (S), la diversidad (H') y la equidad (J'), así como el aumento de la dominancia (λ) y la estabilidad relativa de la distintividad taxonómica (Δ^* , Δ^+). La evidencia sugiere que la protección promovió una mayor intensidad de depredación, lo que llevó a la regulación de las relaciones de competencia entre los peces de niveles tróficos inferiores, permitiendo así la proliferación de especies altamente dominantes. Por otro lado, el arrecife de Cabo Pulmo mostró asociaciones entre la abundancia, la riqueza y la diversidad con los índices oceanográficos MEI, ONI y PDO ($P^s \approx 0.58$; $p<0.01$). El clima oceánico ha tendido a enfriarse en la región durante el periodo 1987-2008, originando cambios comunitarios similares a los que ha provocado el cese de la pesca. Los resultados llaman a hacer interpretaciones más cuidadosas cuando se analizan cambios ecológicos en un ecosistema marino subtropical.

Palabras clave: Efectos de las reservas marinas, consecuencias de la conservación en comunidades de peces, Golfo de California, arrecifes templados, impactos ecológicos del cambio climático.

Abstract

Marine community dynamics are a key issue in applied ecology due to the increasing need of reference framework in conservational and exploitation schemes in marine environments. The aim of this study was to analyze the reef fish community change at a period of 21 years in the National Marine Park of Cabo Pulmo, Gulf of California, Mexico. Abundance data was obtained from a total of 340 visual censuses that were conducted in 19 surveys between 1987 and 2008. Ecological indexes (S , H' , J' , λ , Δ^* , Δ^+) were calculated considering all species as well as considering assemblages applying commercial and ecological criteria. Kruskal-Wallis test showed that abundance of commercial fishes became statistically higher since 2003 ($H_{10, 340}=73.7$; $p<0.05$), while multivariate canonical procedures (BEST) revealed that functional groups were significantly associated to abiotic variables, including protection ($P^s=0.464$; $p<0.001$). Nevertheless, ecological indexes showed decreases in species richness (S), diversity (H') and equitability (J'), as well as the increase in dominance and the relative stability of taxonomic distinctness (λ , Δ^* , Δ^+). The evidence suggest that protection enhanced predation intensity in the reef, resulting in regulation of competitive relationships among lower fish trophic levels, thus allowing the proliferation of naturally high dominant species. On the other hand, Cabo Pulmo reef is located in a transitional zone which is particularly sensitive to mesoscale variability of ocean-atmosphere processes, showing that abundance, species richness and Shannon's diversity is associated to MEI, ONI and PDO oceanographic indexes ($P^s \approx 0.58$; $p<0.01$). Ocean climate had a cooling trend in this region during the 1987-2008 period, promoting fish community changes similar to those related to protection. Our results call attention to careful assessment of marine communities change in subtropical environments.

Key words: Marine reserve effects, no-fishing ecological consequences, Gulf of California, temperate reef, ecological impacts of climate change.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	15
Antecedentes.....	18
Justificación.....	20
OBJETIVOS.....	21
Objetivo general	
Objetivos particulares	
MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
Área de estudio.....	22
Trabajo de campo.....	24
Variables abióticas.....	25
Índices ecológicos.....	28
Divisiones de la comunidad íctica.....	32
Análisis estadístico:	
<i>Índices comunitarios</i>	33
<i>Variables abióticas y atributos comunitarios (BEST)</i>	33
<i>Análisis de tendencias (MAFA)</i>	35
<i>Eliminando el efecto del ambiente (GLM)</i>	37
RESULTADOS.....	40
Descripción general.....	40
Índices comunitarios.....	38
Importancia comercial.....	50
Grupos funcionales.....	60
Relación entre la ictiofauna y el ambiente.....	75
Análisis de tendencias.....	79
Eliminando el efecto de las variables ambientales.....	85

DISCUSIÓN	91
El contexto de la ictiofauna en Cabo Pulmo	91
Índices comunitarios:	
Abundancia	92
Riqueza y diversidad	95
Dominancia y equidad	99
Distintividad taxonómica.....	100
Grupos funcionales.....	102
El clima oceánico y su relación con los cambios en la ictiofauna.....	104
La ictiofauna y el contexto social.....	108
CONCLUSIONES.....	112
BIBLIOGRAFÍA.....	114
ANEXOS.....	137

LISTA DE FIGURAS

Página

Figura 1. Localización geográfica del arrecife coralino de Cabo Pulmo.....	23
Figura 2. Mediana de la riqueza de peces arrecifales en el Parque Nacional Cabo Pulmo. Los resultados se muestran como la mediana por año con los percentiles (25-75%) y el rango (sin <i>outliers</i>). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p < 0.05$).....	42
Figura 3. Mediana de la densidad de peces por año con los percentiles (25-75%) y el rango (sin <i>outliers</i>). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p < 0.05$).....	43
Figura 4. Mediana del índice de diversidad de Shannon-Wiener con los percentiles (25-75%) y el rango (sin <i>outliers</i>). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p < 0.05$).....	44
Figura 5. Mediana de índice de equidad de Pielou (J') con sus percentiles (25-75%) y el rango (sin <i>outliers</i>). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p < 0.05$).....	45
Figura 6. Mediana del índice de dominancia de Simpson (λ) con sus cuartiles (25-75%) y el rango (sin <i>outliers</i>). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p < 0.05$).....	46
Figura 7. Mediana del índice de distintividad taxonómica (Δ^*) con sus cuartiles (25 - 75%) y el rango (sin <i>outliers</i>). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p < 0.05$).....	47

Figura 8. Mediana de la distintividad taxonómica promedio (Δ^+) con sus cuartiles (25-75%) y el rango (sin <i>outliers</i>). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p < 0.05$).....	48
Figura 9. Cambios en la riqueza de peces comerciales y especies sin importancia comercial en un periodo de 21 años. En la figura se presentan los valores promedio de la riqueza por año \pm error típico.....	52
Figura 10. Cambios en la abundancia de peces comerciales y especies sin importancia comercial entre 1987 y 2008. En la figura se presentan los valores promedio de la abundancia por año \pm error típico.....	53
Figura 11. Cambios a largo plazo en el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') tanto en peces comerciales como en especies sin importancia comercial. En la figura se presentan los valores promedio de la diversidad por año \pm error típico.....	54
Figura 12. Cambios en el índice de equidad de Pielou (J') calculado para los peces comerciales y las especies sin importancia comercial, en un periodo de 21 años. En la figura se presentan los valores promedio de la equidad por año \pm error típico.....	56
Figura 13. Cambios a largo plazo en el índice de dominancia de Simpson (λ) en peces comerciales y en especies sin importancia comercial. En la figura se presentan los valores promedio de la dominancia por año \pm error típico.....	57
Figura 14. Cambios de la distintividad taxonómica (Δ^*) calculada para peces comerciales y especies sin importancia comercial, en un periodo de 21 años. En la figura se presentan los valores promedio de la distintividad taxonómica por año \pm error típico.....	58

Figura 15. Cambios a largo plazo en la distintividad taxonómica promedio(Δt) calculada tanto en los peces comerciales como en peces sin importancia comercial. En la figura se presentan los promedios anuales de $\Delta+$ (\pm error típico).....	59
Figura 16. Cambios a largo plazo entre inviernos (1987-2008) en la riqueza de especies de peces dentro de los grupos funcionales.....	62
Figura 17. Número promedio de especies por censo (\pm error típico) en los grupos funcionales entre los veranos del periodo 1987-2008.....	63
Figura 18. Valores de la abundancia promedio (\pm error típico) en los grupos funcionales entre los inviernos del periodo 1987-2008.....	65
Figura 19. Abundancia promedio (\pm error típico) en los grupos funcionales entre los veranos del periodo 1987-2008.....	66
Figura 20. Promedios del índice de diversidad de Shannon (\pm error típico) por grupo funcional entre inviernos del periodo 1987-2008.....	68
Figura 21. Promedios del índice de diversidad de Shannon (\pm error típico) por grupo funcional entre los veranos del periodo 1987-2008.....	69
Figura 22. Valores promedio del Índice de equidad de Pielou (\pm error típico) en los grupos funcionales entre los inviernos del periodo 1987-2008.....	70
Figura 23. Promedios del índice de equidad de Pielou (\pm error típico) calculado para los grupos funcionales entre los veranos del periodo 1987-2008.....	71
Figura 24. Valores promedio del índice de dominancia de Simpson (\pm error típico) en los grupos funcionales de los inviernos del periodo 1987-2008.....	73

Figura 25. Promedios del índice de dominancia de Simpson (\pm error típico) por grupo funcional en los veranos del periodo 1987-2008	74
Figura 26. Gráfica múltiple de puntos (<i>Draftsman plot</i>) de las 8 variables abióticas consideradas.....	75
Figura 27. Dendograma divisivo según el efecto de las variables abióticas sobre la abundancia de los grupos funcionales	78
Figura 28. Tendencia de la abundancia en los grupos funcionales (MAF 1) a través de las jornadas de muestreo realizadas en el arrecife de Cabo Pulmo entre 1987 y 2008. Las jornadas de muestreo corresponden a las de la Tabla 1	81
Figura 29. Tendencia de la riqueza específica (S) en los grupos funcionales a través de las jornadas de muestreo realizadas en Cabo Pulmo entre 1987 y 2008. Las jornadas de muestreo corresponden a las de la Tabla 1	82
Figura 30. Tendencia de la diversidad de Shannon (H') en los grupos funcionales a lo largo de las jornadas de muestreo realizadas en Cabo Pulmo entre 1987 y 2008. Las jornadas de muestreo corresponden a las de la Tabla 1	82
Figura 31. Tendencia del índice de equidad (J') en los grupos funcionales a través de las 19 jornadas de muestreo realizadas en el área de estudio entre 1987 y 2008. Las jornadas de muestreo corresponden a las de la Tabla 1	83
Figura 32. Residuales de la abundancia y la riqueza de especies en diferentes arreglos de la comunidad íctica de acuerdo a su importancia comercial.....	88
Figura 33. Residuales del índice de diversidad de Shannon-Wiener y la dominancia de Simpson en tres arreglos diferentes de la comunidad íctica considerando la importancia comercial como criterio de división.....	89

Figura 34. Residuales de la densidad de individuos dentro de cada grupo funcional por jornada de muestreo 90

Figura 35. Abundancia (individuos / m² * 1000) de peces comerciales entre los veranos de 1987 a 2008. En la figura se presenta la abundancia promedio por verano ± error típico 95

LISTA DE TABLAS

Página

Tabla 1. Síntesis de las jornadas de muestreo, número de censos y área de muestreo por año 24

Tabla 2. Periodos de muestreo con algunas de las variables ambientales que les corresponden 41

Tabla 3. Valores promedio de los índices comunitarios (± error típico) calculados a partir de los registros de peces comerciales 50

Tabla 4. Valores promedio de los índices comunitarios (± error típico) calculados a partir de las abundancias de peces sin importancia comercial 51

Tabla 5. Índice de correlación de Spearman (P^s) entre la abundancia de peces en diferentes arreglos y las variables ambientales. En paréntesis se muestra el nivel de significancia que fue obtenido mediante 999 permutaciones. La “x” denota la selección de variables de las cinco mejores correlaciones de cada caso 76

Tabla 6. Índice de correlación de Spearman (P^s) entre la abundancia de peces en diferentes arreglos y las variables ambientales agregando la variable “años de

protección”. En paréntesis se muestra el nivel de significancia que fue obtenido mediante 999 permutaciones. La “x” denota la selección de variables de las cinco mejores correlaciones de cada caso.....77

Tabla 7. Resultados del análisis MAFA considerando como criterios para su arreglo comunitario a los grupos funcionales (GF) y algunos de sus atributos estructurales. $P \leq 0.001 = ***$; $P \leq 0.05 = **$; $P \leq 0.1 = *$; $P > 0.1 = n.s$80

Tabla 8. Correlaciones canónicas entre los grupos funcionales y las tendencias (MAF 1) de los atributos comunitarios.....83

Tabla 9. Resultados de la correlación por rangos de Spearman entre los coeficientes de las tendencias (MAF) de los índices comunitarios en los grupos funcionales y las variables abióticas.....84

Tabla 10. Resultados de las regresiones lineales múltiples de algunos atributos estructurales en diferentes arreglos comunitarios.....85

Tabla 11. Resultados de las regresiones lineales múltiples de la abundancia de grupos funcionales.....86

Tabla 12. Resultados de la prueba t de Student ($\alpha=0.1$) para conocer la significancia de la pendiente de los residuales de diferentes atributos comunitarios. Se denota con ** a aquellos atributos con pendientes significativamente diferentes de cero.....87

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son ecosistemas que se desarrollan en zonas tropicales poco profundas y bien iluminadas, cuya característica distintiva es el componente geológico de su estructura, es decir, el carbonato de calcio que es depositado por corales, moluscos, foraminíferos y algas (Kleypas *et al.*, 2001; McClanahan, 2002). En conjunto, los arrecifes coralinos resguardan más de un millón de especies que pertenecen a 32 de los 33 phyla marinos conocidos (Wilkinson, 2002). Aún cuando estos arrecifes ocupan menos del 0.2% de los océanos (Sale, 1999), influyen en su balance químico, ya que por cada molécula de calcio también se deposita una molécula de CO₂, alcanzando tasas de fijación bruta del orden de los 700 mil millones de kg de Carbono por año (Birkeland, 1997). La importancia de los arrecifes coralinos no sólo es de índole ecológica, sino también social, cultural y económica (Wilkinson, 2002).

La importancia de los arrecifes y su variedad de recursos para consumo y comercialización, han llevado a la intensificación de actividades económicas tales como el turismo, el desarrollo costero y la pesca. La magnitud del impacto que pueden provocar dichas actividades es motivo de controversias, de las que no quedan exentos ambientalistas, ecólogos marinos y científicos pesqueros (Myers y Worm, 2003; Hilborn, 2006, Jones, 2007). En lo que respecta a los impactos de la pesca se pueden identificar dos posturas en la literatura científica:

Uno de los puntos de vista va en favor del establecimiento y proliferación de zonas cerradas a la pesca, arguyendo entre otras cosas que la pesca constituye una seria amenaza para la persistencia de la biodiversidad, para la estructura funcional y en consecuencia, para la estabilidad del ecosistema (Sandin *et al.*, 2008; Wakeford *et al.*, 2008). Entre los argumentos más usados está el de la cascada trófica, que provoca el aumento en abundancia de los meso consumidores, así como la disminución en la cantidad de sus presas, también llamadas especies recurso (Heithaus *et al.*, 2007).

Se ha reportado que los cambios derivados de la cascada trófica se reflejan en el decremento de la abundancia, la riqueza de especies y la diversidad (Russ y Alcala,

1989; Lison de Loma *et al.*, 2009). Una debilidad de los estudios afines a este enfoque es que no suelen relacionarse los cambios comunitarios a un gradiente de explotación; es decir, no existe forma de evaluar la respuesta de los índices comunitarios con el correspondiente nivel de captura de las especies comerciales (Rochet y Trenkel, 2003; Hilborn, 2006).

El segundo punto de vista es más escéptico acerca de la magnitud de los cambios como consecuencia de la pesca y suelen colocar a la variabilidad oceánica como la principal fuente de cambio sobre las poblaciones de peces marinos (Cushing, 1982; Csirke, 1988; Manzano *et al.*, 2008). Un ejemplo de ello son los hallazgos recientes sobre los movimientos latitudinales de la sardina (*Sardinops sagax*) en aguas del Pacífico Oriental en escalas multianuales y que están asociados con las fases de cambio térmico en la corriente de California, refutando de esta manera la idea de que la pesca era la responsable del colapso en su captura (Rodríguez-Sánchez *et al.*, 2001). Desafortunadamente son escasos los estudios que se extienden al nivel comunitario mientras se evalúan los efectos de una pesquería (Rochet y Trenkel, 2003).

Ya sean por pesca o por variabilidad del clima oceánico, los cambios en las comunidades que habitan arrecifes coralinos son de particular interés ya que son ecosistemas ubicados en países que probablemente duplicarán su población humana en los próximos 30 a 50 años, con lo que inevitablemente se incrementarán las actividades de explotación (McManus, 1997; Lison de Loma *et al.*, 2009). Al margen del debate social que ha surgido por el establecimiento de áreas de no pesca en sitios donde existen escasas alternativas económicas, las condiciones que se crean al dejar de pescar representan oportunidades para monitorear y evaluar los cambios en la estructura de las comunidades con especies que fueron explotadas comercialmente (Willis *et al.*, 2007; Blachard *et al.*, 2010).

En el sentido contrario a la pesca, se ha demostrado en diversos estudios que las especies de importancia comercial son más grandes y abundantes dentro de áreas en las que no se practica la pesca (Bennett y Attwood, 1991; Rakitin y Kramer, 1996; Russ

y Alcalá; 1996; Millar y Willis, 1999), pero aún se requiere comprender mejor la respuesta a la recuperación en abundancia de estas especies y sus efectos sobre las comunidades marinas a las que pertenecen (Done, 1992; Knowlton y Jackson, 2008).

Por esta razón, los estudios a mediano y largo plazo representan valiosas oportunidades para el escrutinio de los posibles cambios ecológicos ante perturbación humana o la variación ambiental (Hutchins y Baum, 2005; Knowlton y Jackson, 2008). Una perspectiva temporal amplia brinda mejores posibilidades de elaborar bases conceptuales y cualitativas para aplicar estrategias de protección y explotación a través del conocimiento de la variabilidad en el pasado (Jones, 2007; Willis et al., 2007; Blachard *et al.*, 2010).

En las últimas décadas se ha incrementado la necesidad de comprender mejor las variaciones en las asociaciones de peces, ya que participan en la transferencia de energía entre diferentes niveles tróficos, por lo cual constituyen grupos funcionales críticos en diversos ecosistemas (Bellwood et al. 2004; Spellerberg, 2005; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González, 2008).

En el Mar de Cortés, al noroeste de México, existe una elevada diversidad de peces (Thomson *et al.*, 2000). El único arrecife coralino presente en dicho cuerpo de agua es Cabo Pulmo, el cual es un área protegida desde 1995 (D.O.F., 1995). El programa de conservación y manejo del Parque Nacional Cabo Pulmo enfatiza la necesidad de dar seguimiento a la comunidad de peces arrecifales (CONANP, 2006), en base a las funciones ecológicas clave que desempeñan dichos organismos (Christensen y Pauly, 1993).

El cese de la pesca y sus efectos han comenzado a analizarse recientemente en Cabo Pulmo (Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006; Reyes-Bonilla y Álvarez-Filip, 2008; Saldívar-Lucio *et al.*, 2009). Por lo tanto, profundizar en el análisis de la ictiofauna en un estudio de largo plazo es importante para la comprensión de las consecuencias ecológicas que ha acarreado la protección local, buscando situar en un contexto más

adecuado el peso de los factores ambientales y el cierre a la pesca como factores de cambio sobre la comunidad de peces.

ANTECEDENTES

Diversos estudios a mediano y largo plazo han documentado el estado de la estructura de comunidades marinas con relación a cambios ambientales y a perturbaciones antropogénicas.

A la fecha son relativamente bien comprendidos los efectos ecológicos de la sobrepesca gracias a que existe un cuerpo importante de investigaciones que abordan el problema (Byrnes *et al.*, 2007), ya sea desde enfoques auto ecológicos (Heithaus *et al.*, 2007; Myers *et al.*, 2007) o comunitarios (Kaiser *et al.*, 2000; Sandin *et al.*, 2008; Wilson *et al.*, 2008).

Genner y colaboradores (2004) estudiaron el efecto del cambio climático sobre la composición de la ictiofauna del Canal Bristol en el Reino Unido de 1981 a 2001, encontrando fuertes efectos reflejados en cambios fisonómicos de la comunidad. En otra investigación, mediante observaciones mensuales a lo largo de 25 años, Henderson (2007) demostró que la comunidad de peces de la Bahía Bridgewater, en el Reino Unido, responde rápidamente a cambios en la temperatura del agua, en la salinidad y también a los cambios en el índice de oscilación del Atlántico Norte (NAOI). Así mismo, Rong-Quen y colaboradores (2001) dieron seguimiento durante 21 años a la comunidad de peces en un arrecife coralino adyacente a una planta nuclear en el sureste de Taiwan, encontrando una variación en la riqueza de especies entre 19 y 25%, pero poca evidencia que relacionara el efecto de la planta nuclear sobre la ictiofauna. Por último, Pandolfi y colaboradores (2003) hicieron un análisis histórico sobre el deterioro de diferentes grupos de especies que habitan los arrecifes coralinos, con lo que describen algunos patrones, entre los que sobresale el declive rápido de las

poblaciones de peces de tallas grandes y la dominancia de planctívoros y omnívoros en ambientes deteriorados.

La relativamente reciente implementación de áreas naturales protegidas, junto con la falta de seguimiento de las comunidades que las habitan, hacen que los cambios de la estructura comunitaria en condiciones de protección sean procesos menos estudiados respecto a los procesos de degradación (McClanahan y Arthur, 2001; Langlois *et al.*, 2006; Knowlton y Jackson, 2008). No obstante, existe un número creciente de estudios que abordan el tema.

En una localidad al centro de Chile, se estudió el efecto de cinco años de no pesca sobre una comunidad intermareal. Encontraron que en la ausencia del gasterópodo depredador *Concholepas concholepas*, los moluscos bivalvos eran dominantes, pero dentro de la reserva, la depredación de bivalvos por *C. concholepas* permite una estructura comunitaria muy diferente, ahora dominada por los gasterópodos. La protección del sitio ha favorecido el aumento de la diversidad ecológica y la complejidad estructural de la comunidad intermareal (Duran y Castilla, 1989).

En peces de arrecifes coralinos se ha documentado el efecto de las reservas marinas permanentes y el cierre periódico a la pesca. Sandin y colaboradores (2008) estudiaron la comunidad de peces arrecifales en cuatro islas del Pacífico central y encontraron diferencias estructurales importantes. Las proporciones de abundancia entre gremios tróficos favoreció a los depredadores tope en términos de biomasa en condiciones prístinas e implicó una menor riqueza de especies. Mientras más grande fue la población humana y mayor el nivel de pesca en cada una de las Islas, la riqueza de especies aumentó, la distribución de la biomasa fue más homogénea entre los gremios tróficos y la distribución de la abundancia favoreció a los peces planctívoros.

Otro estudio en arrecifes coralinos del Indo-Pacífico analizó el efecto del cierre periódico a la pesca y se observó un efecto positivo sobre los recursos arrecifales respecto a zonas donde se permite la captura año tras año (Cinner *et al.*, 2005). En el

arrecife coralino de Cabo Pulmo se documentó que entre 1987 y 2003 disminuyeron significativamente algunos descriptores cuantitativos de la ictiofauna como la riqueza, la densidad y la diversidad biológica, mientras que otros de tipo cualitativo como la distintividad taxonómica no variaron notablemente en ese periodo de 16 años. Tales hallazgos fueron interpretados como un alto grado de redundancia ecológica en el arrecife de Cabo Pulmo y la posible presencia de compensación funcional mediante la sustitución de especies dentro de grupos funcionales (Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006). También en la ictiofauna de Cabo Pulmo se ha observado el aumento del nivel trófico promedio y un aparente aumento de la complejidad estructural, medida a través del índice promedio de diferenciación taxonómica (Reyes-Bonilla y Alvarez-Filip, 2008). Sin embargo hasta ahora no se han estudiado a detalle los cambios estructurales en la comunidad de peces, ni se han explorado sus posibles causas en la perspectiva temporal del largo plazo.

JUSTIFICACIÓN

La pesca y sus efectos ecológicos son importantes ejes en los programas de manejo y conservación, además de que han sido un criterio clave para la gestión de áreas de no pesca y de áreas marinas protegidas (Shears y Babcock, 2002). En México existen 11 áreas protegidas que incluyen arrecifes coralinos (Carranza-Simón, 2003), entre ellas se encuentra el Parque Nacional Cabo Pulmo, cuyo principal fin es proteger el arrecife (CONANP, 2006). A pesar de ser un área relativamente pequeña, Cabo Pulmo posee gran diversidad de peces, mismos que constituyen su principal atractivo y valor recreativo para los turistas submarinos que visitan el lugar desde diferentes partes del mundo (Reyes-Bonilla y Beltrán-Ramírez, 1998). La importancia ictiofaunística de Cabo Pulmo también es objeto de interés para científicos y organizaciones civiles dedicadas a la conservación (Brusca y Thomson, 1975; Arizpe-Covarrubias, 2008).

Por varios años, la población local se dedicó a la captura de peces dentro del arrecife, lo cual, de acuerdo con reportes anecdóticos, llegó a representar una amenaza para

las poblaciones de estos organismos (Arizpe-Covarrubias, 2004). Sin embargo, la pesca dejó de practicarse a partir de la declaratoria de creación del área como Parque Marino Nacional, por lo que a la fecha la comunidad íctica refleja cambios tales como la presencia de cardúmenes y tallas grandes en los peces de importancia comercial (Arizpe-Covarrubias, 2004; CONANP, 2006; Reyes-Bonilla y Alvarez-Filip, 2008).

En ese contexto, se ha llegado a considerar que los recursos arrecifales de Cabo Pulmo son excelentes para ser usados con fines de interpretación ecológica y como una oportunidad para mejorar el entendimiento, apreciación y uso adecuado del ambiente marino (Arizpe-Covarrubias, 2008). Para ello, resultan muy valiosos los estudios a mayor plazo, ya que permiten profundizar en la naturaleza y las consecuencias de los cambios en la estructura de las comunidades, tema que se ha vuelto crítico cuando se pretenden evaluar los impactos de la actividad humana sobre el funcionamiento de un ecosistema (Otto *et al.*, 2008).

OBJETIVOS

Objetivo General

Describir y analizar la estructura de la comunidad íctica de Cabo Pulmo a través del tiempo (1987-2008) y establecer si los cambios observados se pueden relacionar con la protección del sitio.

Objetivos Particulares

1. Describir la estructura de la ictiofauna a lo largo del periodo de estudio.
2. Analizar la estructura comunitaria mediante su caracterización fisonómica y fenológica.
3. Evaluar el nivel y naturaleza de los cambios en la estructura de la comunidad íctica a través del tiempo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

Cabo Pulmo se encuentra a 60 km al norte de San José del Cabo, en la porción Sur de la Península de Baja California, entre los 23° 22' 30" y 23° 30' 00" de latitud norte y los 109° 28' 03" y los 109° 28' 00" de longitud oeste (Figura 1). En este lugar reside una pequeña comunidad humana de unos 60 habitantes, aunque su población flotante podría multiplicar varias veces esa cantidad dependiendo de la temporada (Gámez, 2008). El arrecife de Cabo Pulmo es el más septentrional del Pacífico Oriental (Brusca y Thomson, 1975; Robinson y Thomson, 1992), siendo su notable diversidad de especies uno de los principales motivos que llevaron a impulsar su declaratoria como Parque Marino en 1995 (DOF, 1995) y actualmente también forma parte del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SINAP 51; D.O.F., 2004).

El sitio protegido comprende una superficie de 7, 111 hectáreas, correspondiendo el 1% de ese espacio a la Zona Federal Marítimo Terrestre, mientras que el resto corresponde a la parte marina dentro de la que se encuentra el arrecife. Está formado por tres barreras de conglomerados coralinos que se encuentran orientados en forma paralela a la costa, llegando a alcanzar los 15 metros de profundidad (CONANP, 2006).

La salinidad permanece prácticamente sin cambios a lo largo del año ($\approx 35 \text{ ‰}$), excepto por el aporte intermitente de agua de lluvia que descargan los arroyos frente a la primer barra del arrecife, cuando se llegan a presentar concentraciones salinas menores y transitorias. En sentido opuesto, la elevada evaporación del verano puede provocar un ligero aumento de la salinidad (CONANP, 2006). La temperatura media superficial del mar en la zona suele encontrarse alrededor de los 25°C, con fluctuaciones entre los 18 y 27° C a lo largo del año (Reyes-Bonilla, 2001; Arizpe-Covarrubias, 2008).

Aunque no se ha formalizado el estudio de las corrientes que circulan en aguas de Cabo Pulmo, se sabe que por su ubicación geográfica y por observaciones en campo que durante el verano predominan corrientes cálidas con temperaturas mayores a 24°C entre los meses de junio y noviembre, mientras que durante el invierno las corrientes transportan agua con temperaturas entre 18 y 24 °C (Reyes-Bonilla, 2001; Arizpe-Covarrubias, 2008). En el transporte de materiales al interior del arrecife intervienen fuertes corrientes de marea (CONANP, 2006).

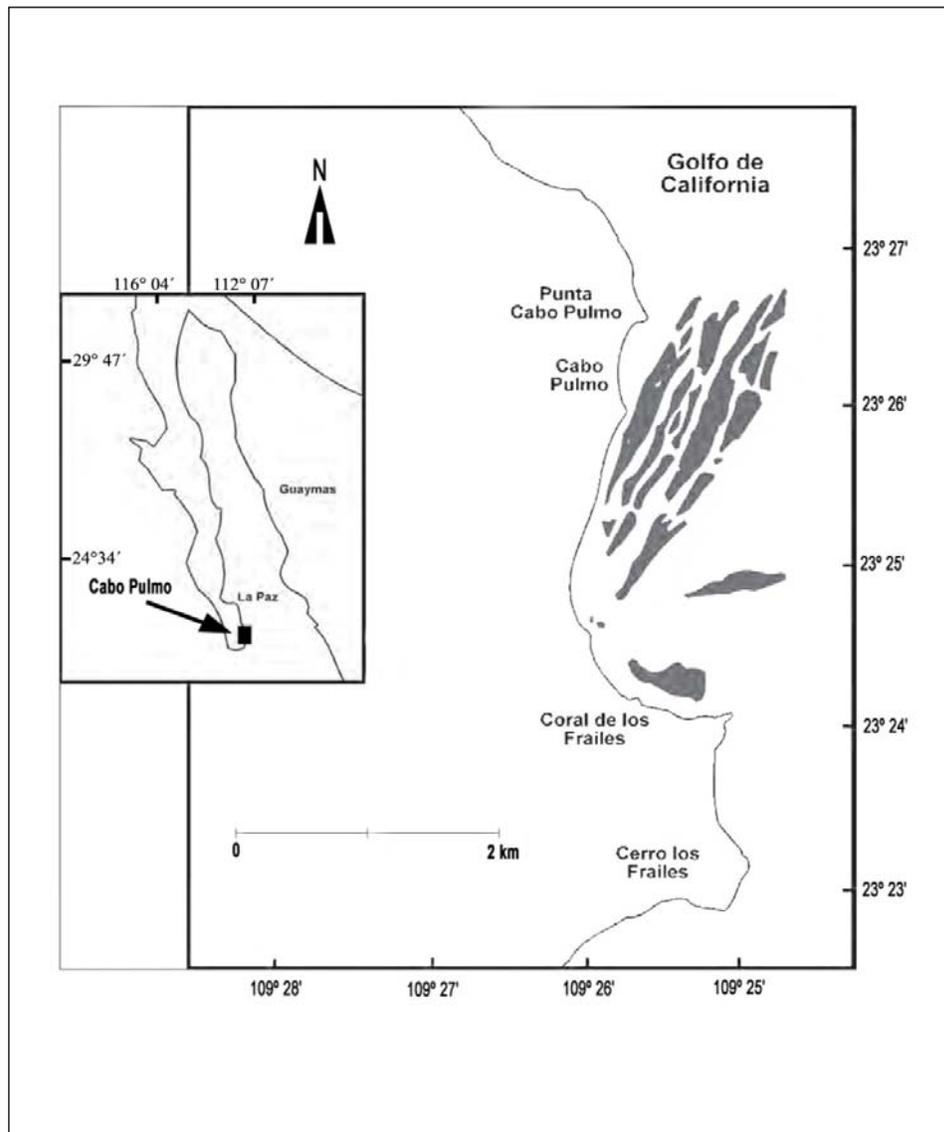


Figura 1. Localización geográfica del arrecife coralino de Cabo Pulmo.

Trabajo de Campo

Los registros de composición y abundancia de la comunidad íctica provienen de censos visuales basados en la metodología del cilindro imaginario que es descrita detalladamente por Bohnsack y Bannerot (1986), aunque se siguió la versión modificada por Villarreal-Cavazos *et al.* (2000).

Tabla 1. Síntesis de las jornadas de muestreo, número de censos y área de muestreo por año.

Año	Época	Mes	Jornada de muestreo	Área del cilindro (m ²)	No. de censos	Área total (m ²)
1987	fría	abril	1	176.7	3	530
		mayo	2	176.7	6	1060
	cálida	junio	3	176.7	6	1060
		agosto	4	176.7	6	1060
1994	cálida	septiembre	5	176.7	6	1060
1998	cálida	junio	6	176.7	18	3181
		septiembre	7	176.7	18	3181
	fría	diciembre	8	176.7	12	2121
1999	fría	mayo	9	176.7	15	2651
2002	cálida	julio	10	78.5	15	1178
2003	fría	mayo	11	78.5	18	1414
	cálida	octubre	12	78.5	18	1414
2004	fría	febrero	13	78.5	18	1414
	cálida	octubre	14	78.5	23	1806
2005	cálida	octubre	15	78.5	30	2356
2006	fría	mayo	16	78.5	18	1414
2007	cálida	julio	17	78.5	24	1885
2008	fría	junio	18	78.5	54	4241
	cálida	noviembre	19	100	32	3200

En general, el procedimiento consiste en que el buzo desciende hasta alcanzar una posición estable y cercana al fondo marino. Posteriormente, durante cinco minutos registra las especies de peces que entran en un cilindro imaginario que se proyecta desde el fondo hacia la superficie, registrando sus abundancias durante los siguientes 10 minutos. El diámetro de los cilindros fue de 15 metros de 1987 a 1999, pero en las jornadas de muestreo subsecuentes se disminuyó a 10 m.

Debido a las diferencias en el área muestreada, los datos se estandarizaron por densidad de individuos (número de individuos sobre metro cuadrado por mil). La información analizada en este estudio provino de 11 años trabajados entre 1987 y 2008 (periodo de 21 años), en los que se aplicaron esfuerzos de muestreo que variaron entre 6 y 86 censos respectivamente (Tabla 1).

Variables Abióticas

Se obtuvieron los promedios mensuales correspondientes a las jornadas de muestreo para los siguientes parámetros ambientales:

La temperatura superficial del mar ($^{\circ}\text{C}$) y la concentración de clorofila-a (mg/m^3) de la zona de Cabo Pulmo, se obtuvieron de registros mensuales de los sensores satelitales AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) Pathfinder 5 y SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor) a partir de cuadrantes de 4 x 4 kilómetros, que se encuentran concentrados en bases de datos publicadas por el *Jet Propulsion Laboratory* de la NASA (National Aeronautics and Space Administration).

Como parte del conjunto de variables ambientales también se utilizaron los índices oceanográficos PDO, MEI y ONI, usando sus valores promedio correspondientes a las 19 jornadas de muestreo (Tabla 1), que se describen brevemente a continuación:

Índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDOI):

Este índice es definido como el primer componente principal de la variabilidad mensual en la temperatura superficial del mar en el Pacífico Norte, en dirección al polo a partir de los 20° de latitud Norte (JISAO, 2010). Los registros del PDO se tomaron de: http://jisao.washington.edu/data_sets/pdo/.

Índice Multivariado de El Niño-Oscilación del Sur (MEI):

Es una medida multivariante de seis parámetros observados sobre el Pacífico Tropical: 1) presión del nivel del mar, 2) componente superficial de viento zonal, 3) componente superficial de viento meridional, 4) temperatura superficial del mar, 5) temperatura superficial del aire y 6) nubosidad. Las mediciones registradas de las seis variables durante cada mes son introducidas a un análisis de componentes principales y el índice es el primer componente principal resultante (Wolter y Timlin, 1993; NOAA, 2010_a). Los promedios mensuales fueron obtenidos de la base de datos disponible en: <http://www.cdc.noaa.gov/people/klaus.wolter/MEI/table.html>.

Índice Oceánico de El Niño (ONI):

Este índice es una medida de desviación de los valores normalizados de la temperatura superficial del mar en el Pacífico Oriental Tropical (NOAA, 2010_b). Los valores del índice son promediados trimestralmente por lo que se consideraron los valores del mes de interés cuando se encontraba en el centro (e.g. Dic-**Ene**-Feb). Los registros del índice se obtuvieron del sitio: http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml.

Por otro lado, se recopiló información de los huracanes que se acercaron a menos de 300 km de la bahía de Cabo Pulmo, considerando su categoría (escala Saffir-Simpson), distancia (km) y fecha (Romero-Vadillo, 2003; NOAA, 2010_c). Con esa información se construyó un índice de huracanes que fue calculado mediante la fórmula:

$$\text{Índice de huracán} = \left\{ \text{Categoría} * \left(\frac{1}{\text{distancia}} \right) * \text{tiempo de retraso} \right\}$$

Donde:

Categoría = Escala Saffir-Simpson, con valores del 1 al 5 en base a la velocidad del viento y magnitud de la marea y la presión central.

Distancia = Numero de kilómetros en línea recta del ojo del huracán a la bahía de Cabo Pulmo.

Tiempo de retraso = Es el número de meses entre el paso del huracán y la fecha en que se realizó el censo de peces (Tabla 2). Buscando ponderar la magnitud del impacto del huracán según su antigüedad, el tiempo de retraso considera una escala inversa, de tal forma que si las fechas coinciden adquiere un valor de 0.12, cuando hay un mes de diferencia su valor sería 0.11 y así hasta 0.01 cuando habían transcurrido ya 12 meses del paso del huracán. Se consideró un tiempo de retraso máximo de un año.

Finalmente, los promedios mensuales de precipitación pluvial (mm) entre 1987 y 2008 fueron proporcionados por la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) provenientes de dos estaciones meteorológicas que se localizan en las vecindades de Cabo Pulmo, una al Norte, en La Ribera y otra al Sur en Boca del Salado.

Para representar el efecto de la protección se usaron dos variables. La primera se nombró “protección” y se introdujeron valores de cero en las jornadas de muestreo previas al establecimiento del Parque Marino, así como valores de uno en las jornadas posteriores al año 1995. La segunda variable se llamó “años de protección”, estableciendo el cero en el año 1995, valor de uno en 1996, dos en 1997 y así sucesivamente, mientras que los años previos a 1995 adquirieron valores negativos. Por otro lado, con el fin de apreciar el peso del tiempo sobre los cambios observados, se representó con la variable “años”, cuyos valores fueron de acuerdo con el año en que se realizó cada muestreo.

Índices Ecológicos

Con la ayuda de hojas de cálculo y el programa PRIMER v 6 (Clarke y Gorley, 2006) se obtuvieron los siguientes índices comunitarios por censo, calculándose sus promedios a diferentes escalas temporales (e.g. jornada de muestreo, año, etc.), según fue requerido en los análisis.

Riqueza específica (S):

S = número de especies en las muestras

Diversidad de Shannon-Wiener (H´):

Es una medida del grado promedio de incertidumbre al predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar. Los valores que puede adquirir van de 0 al logaritmo de S (Moreno, 2001; Magurran, 2004):

$$H' = - \sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N} \right) \log \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

Donde:

n_i = número de individuos de la especie i

N = densidad total de individuos de todas las especies en el censo

Equidad de Pielou (J'):

Este índice mide la proporción de la diversidad que se observa con relación a la máxima diversidad esperada (H'_{\max}). En otras palabras, es una medida estándar de la distribución de la abundancia entre las especies de la muestra. Sus valores van de 0 a 1, pero sólo puede alcanzar su valor máximo cuando la repartición de las abundancias es completamente homogénea (Moreno, 2001).

$$J' = \frac{H'}{\log(S)}$$

Donde:

H' = índice de Shannon-Wiener

S = número de especies en el censo

Dominancia de Simpson (λ):

Arroja un valor sintético de la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de la misma muestra pertenezcan a una sola especie (Magurran, 2004).

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

Donde:

p_i = proporción de individuos de la especie i con respecto al número total de individuos de la muestra.

Distintividad Taxonómica (Δ^):*

En general, los índices de distintividad taxonómica buscan medir los cambios en la estructura de la clasificación lineana de las especies que conforman a una comunidad. Estos índices han mostrado la capacidad de reflejar cambios tempranos en respuesta a perturbaciones de diferente índole, además de que no son afectados en forma severa por el tamaño de muestra y son estables a lo largo del tiempo cuando las perturbaciones no son de gran magnitud (Clarke y Warwick, 1998; Hall y Greenstreet, 1998). El índice de distintividad taxonómica (Δ^*) expresa la relación (taxonómica) entre un conjunto de individuos como una longitud ponderada entre dos individuos tomados al azar de una muestra, que cumplen la condicionante de ser especies diferentes (Clarke y Warwick, 1998; Clarke y Gorley, 2006).

$$\Delta^* = \frac{\sum_{i < j} W_{ij} * X_i * X_j}{\sum_{i < j} X_i * X_j} = \frac{\sum W_k f_k}{\sum f_k}$$

Donde: X_i = abundancia de i número de especies.

W_{ij} = peso dado por la distancia taxonómica que relaciona a las especies i y j dentro de la jerarquía taxonómica.

k = número del nivel correspondiente a la jerarquía taxonómica (1,...k).

f_k = sumatorias de los productos cruzados de los conteos de todos los pares de especies conectados en el mismo nivel jerárquico de la clasificación taxonómica.

W_k = Peso correspondiente a la distancia taxonómica.

Distintividad Taxonómica Promedio (Δ^+):

Este índice se basa en la presencia/ausencia de especies y puede entenderse como la distancia media de separación entre todos los pares de especies de una muestra que han sido trazados en base a un árbol taxonómico. Se asumen las mismas distancias entre cada salto de una jerarquía taxonómica a otra (e.g. especie a género, género a familia, etc.), de tal forma que cada nivel superior tiene un peso relativo mayor al anterior (Clarke y Warwick, 1998; Clarke y Gorley, 2006).

$$\Delta^+ = \frac{\{ \sum \sum_{i < j} \omega_{ij} \}}{\left\{ \frac{s(s-1)}{2} \right\}}$$

Donde: S = número de especies observadas

i, j = jerarquías taxonómicas sobre esas especies

ω_{ij} = peso de la diferencia taxonómica entre la especie i y el primer nodo común (jerarquía taxonómica) con la especie j .

Divisiones de la Comunidad Íctica

Con el fin de conocer con mayor detalle los cambios estructurales de la ictiofauna arrecifal de Cabo Pulmo, se calcularon los índices ecológicos descritos anteriormente (S, H', J', λ), pero esta vez considerando dos criterios; 1) importancia comercial y 2) grupos funcionales.

- 1) ***Importancia Comercial:*** Se elaboró un listado de los peces de importancia comercial considerando tanto a las especies objetivo como a las especies asociadas, de acuerdo con los reportes de la Carta Nacional Pesquera (D.O.F., 2006), la Carta Estatal Pesquera (2009), el trabajo de Martínez-Guevara (2008) y descripciones de los peces capturados en Cabo Pulmo (Gámez, 2008). Posteriormente se calcularon los índices ecológicos (S, N, H', J), considerando; 1) el conjunto de las especies sin valor comercial y 2) el grupo de las especies comerciales.

- 2) ***Grupos Funcionales:*** Partiendo del criterio establecido por Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006), se consideraron 6 grupos funcionales que fueron obtenidos por medio de técnicas multivariadas de ordenación y con base en las características ecológicas consideradas como relevantes para las 80 especies de peces más comunes en el arrecife; 1) nivel trófico (de 2 a 4.5; carnívoro, herbívoro, detritívoro, planctívoro y omnívoro, 2) tipo de huevo (bentónico o pelágico), 3) longitud total (cm), 4) proporción maxila-cabeza, 5) forma de la aleta caudal (bifurcada, dentada, lunata y lobulada), 6) proporción entre la longitud estándar y la altura del cuerpo, 7) residencia (residente o migrante) y 8) posición en la columna de agua (de media agua al fondo, de media agua a la superficie, en toda la columna de agua y asociada al fondo).

Para estudiar los posibles cambios estructurales dentro de cada grupo funcional se emplearon igualmente la riqueza de especies, la abundancia, el índice de

diversidad de Shannon, la equidad de Pielou y el índice de dominancia de Simpson.

Cabe aclarar que sólo en el caso de grupos funcionales se optó por hacer los análisis de verano e invierno por separado, con el fin de clarificar si existían o no cambios funcionales con el cambio de temperatura y los cambios estructurales que ello implica.

Análisis Estadístico

Índices comunitarios

Con la ayuda del programa estadístico STATISTICA v 6.1.6 y con el fin de describir los cambios en los diferentes índices comunitarios, se usaron pruebas no-paramétricas de Kruskal-Wallis dado que en ningún caso se cumplieron los requisitos de normalidad y homogeneidad de varianzas que demandan las pruebas paramétricas equivalentes. Para detectar las diferencias entre pares de muestras se usó el procedimiento *a posteriori* de Nemenyi para comparaciones múltiples (Zar, 1999).

Relación entre la ictiofauna y las variables abióticas (BEST)

Con el fin de examinar el grado de asociación entre la abundancia de las especies y las variables ambientales, se aplicó la rutina BEST con la ayuda del software PRIMER v 6.1.6. Dicha rutina consiste en buscar, mediante correlaciones no paramétricas, la combinación de variables abióticas que explican mejor los patrones multivariantes de los registros biológicos (Clarke y Gorley, 2006).

Previamente se elaboraron las matrices de la ictiofauna y las variables abióticas por separado, considerando como resolución temporal las 19 jornadas de muestreo

realizadas durante todo el periodo de estudio (Tabla 1). Se condujeron los análisis BEST usando los registros de abundancia agrupada en diferentes arreglos de la comunidad de peces: todas las especies, especies sin valor comercial, especies comerciales y grupos funcionales. En esta última agrupación se usó la suma de abundancia de las especies, en lugar del promedio, buscando una mejor representación de las relaciones de proporción en las que se sustenta la idea de Grupos Funcionales (Kinzing *et al.*, 2002). Mediante la gráfica múltiple de puntos (*Draftsman plot*) y el índice de correlación de Pearson, se buscó entre las variables ambientales aquellas que estuviesen altamente correlacionadas ($>|0.95|$) con el fin de representar sólo una de ellas en los análisis BEST (Clarke y Warwick, 2001). Cabe aclarar que en el primer conjunto de análisis se incluyeron siete variables abióticas: la temperatura superficial del mar ($^{\circ}\text{C}$), la concentración de clorofila-a (mg/m^3), el índice de huracán, el promedio mensual de precipitación pluvial (mm) y los índices oceanográficos MEI, ONI y PDO. Para la segunda ronda de análisis se consideró también “años de protección” como parte de las variables abióticas. En total se corrieron ocho análisis BEST.

Se aplicaron transformaciones para los datos bióticos y abióticos de acuerdo con las recomendaciones de Clarke y Warwick (2001). A los datos de abundancia se aplicaron transformaciones mediante raíz cuarta para posteriormente obtener las matrices de similitud usando el índice de Bray-Curtis, dada su eficacia para tratar datos biológicos (Bray y Curtis, 1957). Las variables abióticas fueron estandarizadas y la matriz de similitud se obtuvo usando la distancia euclidiana como medida del parecido entre muestras (Clarke y Gorley, 2006; Forcada, 2007).

Para realizar una búsqueda completa (elemento a elemento) a lo largo de todas las combinaciones de variables ambientales que explicaran mejor el patrón multivariante de la ictiofauna a lo largo de todas las jornadas de muestreo, se eligió el método BIOENV (dentro de la rutina BEST), usando el índice de correlación por rangos de Spearman (P^s) como medida de asociación entre matrices bióticas y abióticas (Kendall, 1970). La significancia del subgrupo de variables abióticas seleccionadas, fue

comprobada mediante la prueba de permutaciones “*global BEST match*”, que puede entenderse como una versión no-paramétrica de la prueba de Mantel en la que se examina la hipótesis nula $P^s=0$ (no hay asociación entre matrices). Consiste en cambiar aleatoriamente el orden de un conjunto de muestras en relación a otras para volver a calcular el valor de P^s , repitiendo el procedimiento BIOENV, en este caso se recalculó 999 veces. El valor real de P^s es comparado; si es mayor que cualquiera de los valores recalculados entonces la hipótesis nula es rechazada con $p<0.001$ (Clarke y Gorley, 2006).

Posteriormente, al mejor modelo que resultó de la rutina BEST se le aplicó el procedimiento LINKTREE (PRIMER v 6.1.6) que es una forma no-paramétrica de los análisis estadísticos conocidos como “árboles de regresión y clasificación” que fueron puestos dentro de un contexto ecológico por De’ath (2002) y sirven para identificar la importancia (peso) de las variables abióticas sobre la estructura interna de un conjunto de muestras (Forcada, 2007).

El procedimiento LINKTREE parte del subconjunto de variables abióticas que fueron identificadas por el BIOENV y las utiliza para describir en qué forma las muestras de la comunidad tienen una mejor división en grupos. Las divisiones se realizan mediante bifurcaciones sucesivas y cada una se caracteriza por el umbral de una sola variable abiótica. El resultado final de esta rutina es un dendrograma divisivo de las muestras bióticas en donde cada rama es interpretada en términos de la secuencia de desigualdades en las variables abióticas (Clarke y Gorley, 2006).

Análisis de Tendencias (MAFA)

Partiendo del modelo que mejor explicó el patrón de variación observado en la abundancia de peces (análisis BEST) y de la necesidad de contar con varios registros continuos a lo largo del tiempo, se tomó el arreglo comunitario de grupos funcionales con el fin de extraer la tendencia común de los índices ecológicos durante el periodo de

muestreo. Para ello, con la ayuda del software estadístico BRODGAR v2.6.0 (www.brodgar.com), se aplicó el Análisis de Factores de Máxima/mínima Autocorrelación (MAFA, por sus siglas en inglés), el cual permitió además examinar los cambios de la ictiofauna incorporando desfases de tiempo.

Se consideró como intervalo temporal a las jornadas de muestreo (Tabla 1), las cuales no son proporcionales temporalmente entre una y otra, pero la técnica no impide el uso de este tipo de series, solamente implica un mayor cuidado al momento de su interpretación (Shapiro y Switzer, 1989; Solow, 1994; Zuur *et al.*, 2007). La extracción de tendencias comunes se practicó a los índices comunitarios (N, S, H', J', λ) que se obtuvieron para los grupos funcionales.

La técnica busca re-expresar series de tiempo paralelas en términos de las series de sus componentes ortogonales o MAFs (Factores de Máxima/Mínima Autocorrelación) que son ordenados en forma descendente a partir de la mayor autocorrelación. Cada MAF es un componente lineal diferente y contemporáneo de las series de tiempo originales (Shapiro y Switzer, 1989; Zuur *et al.*, 2007).

La técnica equivale a un doble componentes principales, pero en lugar del criterio de la varianza se enfoca en una medida de suavizado, la cual está dada por el retraso de tiempo (e.g. retraso 1=un paso del intervalo de tiempo considerado), además de que explota el orden temporal de las autocorrelaciones, en consecuencia también el orden de las series. El análisis se detiene cuando se han encontrado las máximas autocorrelaciones. (Shapiro and Switzer, 1989; Solow 1994; Wollietz *et al.*, 2009). El fundamento matemático de la técnica puede consultarse en Shapiro y Switzer (1989) así como en Zuur y colaboradores (2007).

Para evaluar la significancia del primer MAF (tendencia), el paquete Brodgar hace permutaciones aleatorias de las series de tiempo originales con retrasos temporales de un paso y repitiendo 1000 veces el procedimiento. Al final, la posición del MAF entre la

secuencia clasificada de las series permutadas da una medida de la significancia (Solow, 1994; Pearce y Frid, 1999).

Una vez terminado el procedimiento MAFA se hizo el análisis detallado de las tendencias usando los coeficientes de los factores que fueron significativos (MAFs; $p < 0.05$). A los mismos coeficientes se aplicaron correlaciones no-paramétricas (Spearman Rank Correlations) con la ayuda del software STATISTICA v 6.1.6., con el fin de analizar el grado de asociación entre las tendencias extraídas (MAFs) y las variables abióticas consideradas mediante el coeficiente de correlación (P^s) de Spearman.

Eliminando el efecto del ambiente (GLM)

Para tratar de clarificar la importancia relativa de los cambios ambientales y de la protección del área sobre la comunidad de peces, se realizaron análisis de regresión múltiple para extraer el efecto de la variabilidad ambiental y analizar el comportamiento temporal de los residuales usando como variables dependientes la abundancia, riqueza, diversidad y dominancia de los diferentes arreglos comunitarios propuestos en este estudio; todas las especies, especies comerciales, no comerciales y grupos funcionales.

Todas las variables ambientales fueron consideradas como independientes (ver Anexos I a III), incluyendo sus términos cuadráticos (x^2), cúbicos (x^3) y logarítmicos ($\log x+1$) con el fin de aproximar los modelos a relaciones lineales entre sus variables (Chapman y Kramer, 1999; García-Charton y Pérez-Ruzafa, 2001; Letourneur et al., 2003; Gracia-Charton et al., 2004; Forcada, 2007). Como variables dependientes se usaron los índices comunitarios (riqueza, diversidad, dominancia) que fueron calculados en diferentes segmentos de la comunidad íctica (e.g. peces comerciales, grupo funcional; Anexos II y III).

Para hacer más eficiente la selección de las variables predictivas (ambientales) se aplicó un procedimiento paso a paso (stepwise forward selection), en el cual se van añadiendo al modelo sólo aquellas variables cuyo efecto es significativo, interrumpiéndose cuando la desviación de los residuales ya no es significativamente menor al incluir una variable u otra (Tabachnick y Fidell, 1996; Neter et al., 1996).

Antes de aceptar como válido el modelo resultante, se realizó un análisis de sus residuales para detectar valores extremos (*outliers*) con alta influencia en el modelo (García-Chariton y Pérez-Ruzafa, 1998). Se usaron la distancia de Mehalanobis y la distancia Cook (McCullagh y Nelder, 1989), eliminando las muestras que tuvieron valores altos de estos estadísticos, lo cual condujo en algunos casos a reajustar los modelos para asegurar su consistencia (Letourneur et al., 2003; Gracia-Chariton et al., 2004; Forcada, 2007).

Por último, tras conducir las regresiones lineales que se describen arriba, se analizaron las tendencias de los residuales contra el tiempo para conocer el comportamiento de los atributos comunitarios sin el efecto de las variables ambientales. Para ello se aplicaron regresiones lineales simples usando las jornadas de muestreo (tiempo) como variables independientes y los residuales de los atributos comunitarios como las variables dependientes. La línea de ajuste resultante mostró la tendencia de los atributos comunitarios sin el efecto del ambiente, por lo que fue evaluada la significancia de la pendiente mediante la prueba t de *Student* usando la siguiente fórmula (Zar, 1999):

$$t = \frac{b - 0}{S_b}$$

Donde:

b = parámetro estimado

0 = valor hipotético del parámetro

S_b = Error estándar del coeficiente de regresión

La hipótesis nula fue establecida como $H_0: \beta$ (pendiente) = 0, misma que fue rechazada cuando la t calculada fue mayor a la t de tablas al considerar $\alpha = 0.1$ con $n-2$ grados de libertad. El valor de $\alpha = 0.05$, que suele ser convencional en el ámbito de la ecología, no se usó en este caso debido a la estrecha relación ($R^2 > 0.90$) entre el tiempo y los cambios en los índices ecológicos, por lo que la extracción de residuales no sólo implicó la remoción del efecto de las variables ambientales, sino que también conllevó la extracción de una buena parte de la variabilidad natural de los índices ecológicos en cuestión.

RESULTADOS

Descripción General

En un periodo de 21 años (1987-2008) se hicieron 19 visitas al arrecife de Cabo Pulmo en las que se realizaron 340 censos; se registraron 109 especies de peces de 68 géneros, 29 familias y 8 órdenes. Las especies más abundantes de todo el periodo fueron *Thalassoma lucasanum* (Gill, 1862), *Chromis atrilobata* (Gill, 1862), *Anisotremus taeniatus* (Gill, 1861), *Paranthias colonus* (Valenciennes, 1846) y *Mulloidichthys dentatus* (Gill, 1862) que acumularon el 42.48% del total.

Se registraron 15 especies que equivalen entre el 1 y 5% del total, mientras que las 89 restantes tuvieron abundancias menores al 1%. De las 109 especies registradas, 18 estuvieron presentes todos los años, 33 se encontraron en más de la mitad y 58 entre 1 y 5 años de los 11 muestreados. Las familias Pomacanthidae, Labridae y Serranidae tuvieron el mayor número de especies con 14, 11 y 10 respectivamente. En promedio se hicieron 30.91 censos por año que se tradujeron en 3283.32 m²/año. El 58% del esfuerzo de muestreo se llevó a cabo en época cálida y el 42% restante durante la época fría (Tabla 1).

Dentro de los 21 años que abarca el estudio se presentaron eventos naturales como huracanes y anomalías térmicas, así como cambios de origen antropogénico, como el cese de la pesca comercial en 1995. En conjunto estos eventos pueden ser factores determinantes de la condición estructural de la comunidad de peces. Para ubicar temporalmente estas fuentes de variabilidad se muestra en la Tabla 2 un resumen de las jornadas de muestreo y algunas de las características abióticas que les corresponden.

Tabla 2. Periodos de muestreo con algunas de las variables ambientales que les corresponden. MEI = Índice multivariado de El Niño; PDO = Oscilación decadal del Pacífico; TSM = Temperatura superficial del mar.

Año	Época	Mes	Huracán (H=categoría)	MEI	PDO	TSM	Años de protección
1987	fría	abril	--	2.00	2.04	22.9	-8
		mayo	--	2.02	1.58	22.9	-8
	cálida	junio	--	1.88	1.53	29.6	-8
		agosto	--	1.95	2.43	29.6	-8
1994	cálida	septiembre	--	0.99	-1.16	29.6	-1
1998	cálida	junio	--	0.73	0.35	27.4	3
		septiembre	--	-0.71	-0.94	29.2	3
	fría	diciembre	1	-1.00	-0.43	25.1	3
1999	fría	mayo	--	-0.53	-0.80	23.2	4
2002	cálida	julio	4	0.71	-0.02	27.3	7
2003	fría	mayo	--	0.02	0.92	25.6	8
	cálida	octubre	4	0.54	0.45	30.0	8
2004	fría	febrero	--	0.12	0.51	21.0	9
	cálida	octubre	--	0.66	0.00	29.6	9
2005	cálida	octubre	2	-0.33	-1.09	29.0	10
2006	fría	mayo	--	0.24	0.64	26.4	11
2007	cálida	julio	--	-0.37	0.46	27.4	12
2008	fría	junio	--	0.05	-1.46	25.9	13
	cálida	noviembre	4	-0.60	-1.29	27.7	13

Índices Comunitarios

La riqueza de especies presentó una tendencia a disminuir desde 1987 (26 ± 1 especies por censo), encontrándose los años más recientes (2007 y 2008) entre los valores más bajos. En el año 2002 se observó la menor riqueza específica de todo el estudio con un promedio de 10 ± 1 especies por censo. Siendo más precisos, se pueden distinguir dos momentos a partir de los cuáles disminuye la riqueza, esto es de 1987 a 2002 y de 2004 a 2008 (Fig. 2).

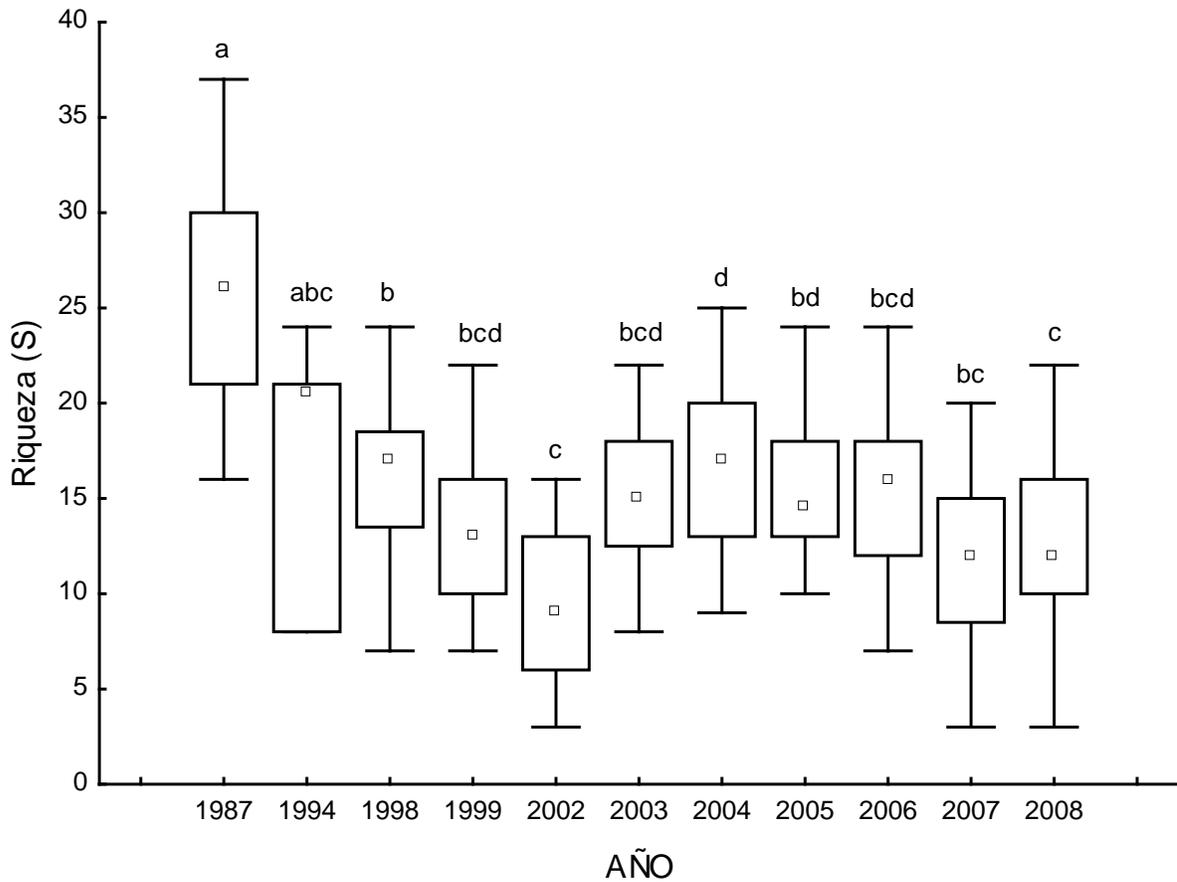


Figura 2. Mediana de la riqueza de peces arrecifales en el Parque Nacional Cabo Pulmo. Los resultados se muestran como la mediana por año con los percentiles (25-75%) y el rango (sin *outliers*). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p < 0.05$).

Es de notar que 1987, un año en que se encontraba abierto el arrecife a la pesca comercial, tuvo un número de especies sensiblemente mayor (26 ± 1) respecto a los años posteriores a 1995 (<16), en los que se hizo efectiva la protección del área. Tales diferencias fueron confirmadas estadísticamente de acuerdo con el procedimiento no paramétrico para comparaciones múltiples ($H_{10, 340}=87.57$; $p<0.01$). Finalmente, en la figura 2, se puede observar que la riqueza de especies tiene un periodo de pocos cambios entre 2003 y 2006 ($p>0.05$), con promedios entre 15 ± 1 y 17 ± 1 especies por censo.

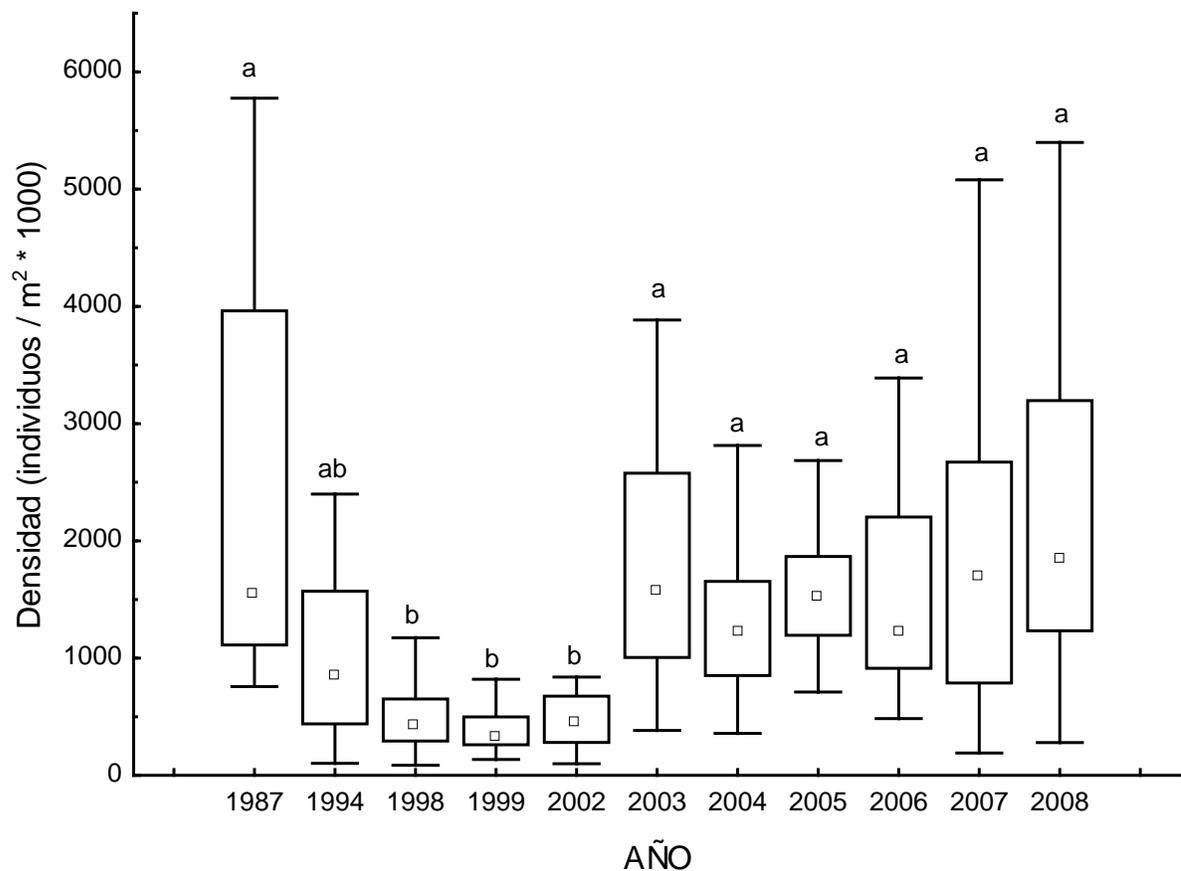


Figura 3. Mediana de la densidad de peces por año con los percentiles (25-75%) y el rango (sin *outliers*). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p<0.05$).

La densidad de peces dentro del arrecife fue disminuyendo a partir de un promedio de $3,065 \pm 772$ individuos/m² * 1000 en el año 1987, hasta 389 ± 85 (individuos/m² * 1000) en 1999, alcanzando los registros por censo más bajos de toda la serie en 1998 (86 individuos/m² * 1000) y 2002 (100 individuos/m² * 1000; $H_{10, 340}=149.85$; $p<0.01$). Debido al cese de la actividad pesquera se esperaba que este atributo (abundancia/m²) aumentara paulatinamente a partir de 1995, lo cual sucedió sólo a partir del año 2003, cuando se presentó un promedio de $1,919 \pm 253$ (individuos/m² * 1000), es decir 8 años después del establecimiento oficial del área protegida. El aumento ha continuado a partir de entonces y hasta el 2008 que alcanzó un promedio de $3,150 \pm 506$ individuos/m² * 1000 (Fig. 3).

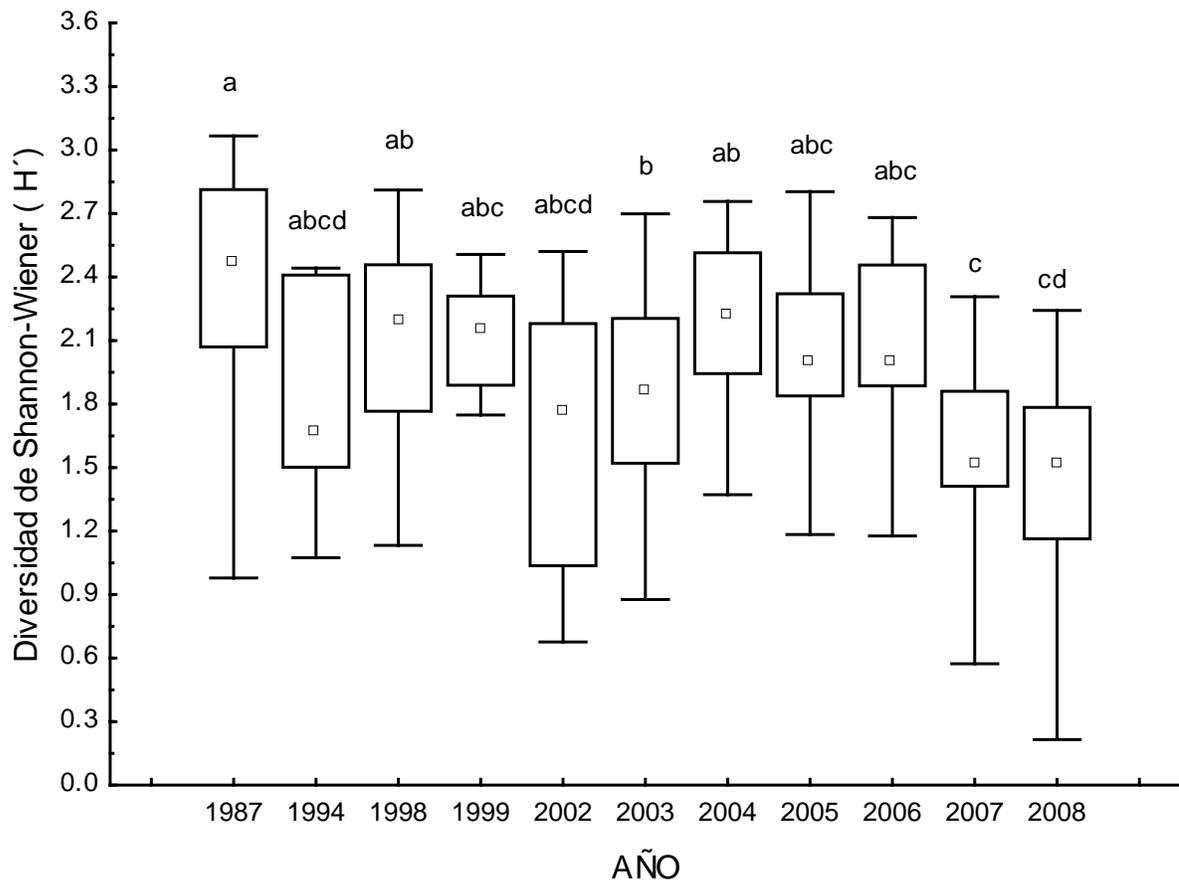


Figura 4. Mediana del índice de diversidad de Shannon-Wiener con los percentiles (25-75%) y el rango (sin *outliers*). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p<0.05$).

En cuanto al índice de diversidad de Shannon-Wiener (Figura 4) se observó en 1987 el valor más alto, con un promedio de 2.35 ± 0.12 bits/individuo, después disminuyó y se mantuvo sin diferencias estadísticas entre 1994 (1.8 ± 0.22 bits/ind) y 2006 (2.04 ± 0.1 bits/ind), pero en los años 2007 y 2008 la disminución del índice fue significativa ($H_{10,340}=109.23$; $p<0.05$), al promediar 1.58 ± 0.08 y 1.46 ± 0.05 (bits/ind) respectivamente. En 1998 (2.11 ± 0.07 bits/ind), 1999 (2.11 ± 0.06 bits /ind) y de 2004 a 2006 se observaron valores relativamente altos de diversidad (>2 bits/ind), aunque esto no necesariamente se reflejó en diferencias estadísticas (Fig. 4).

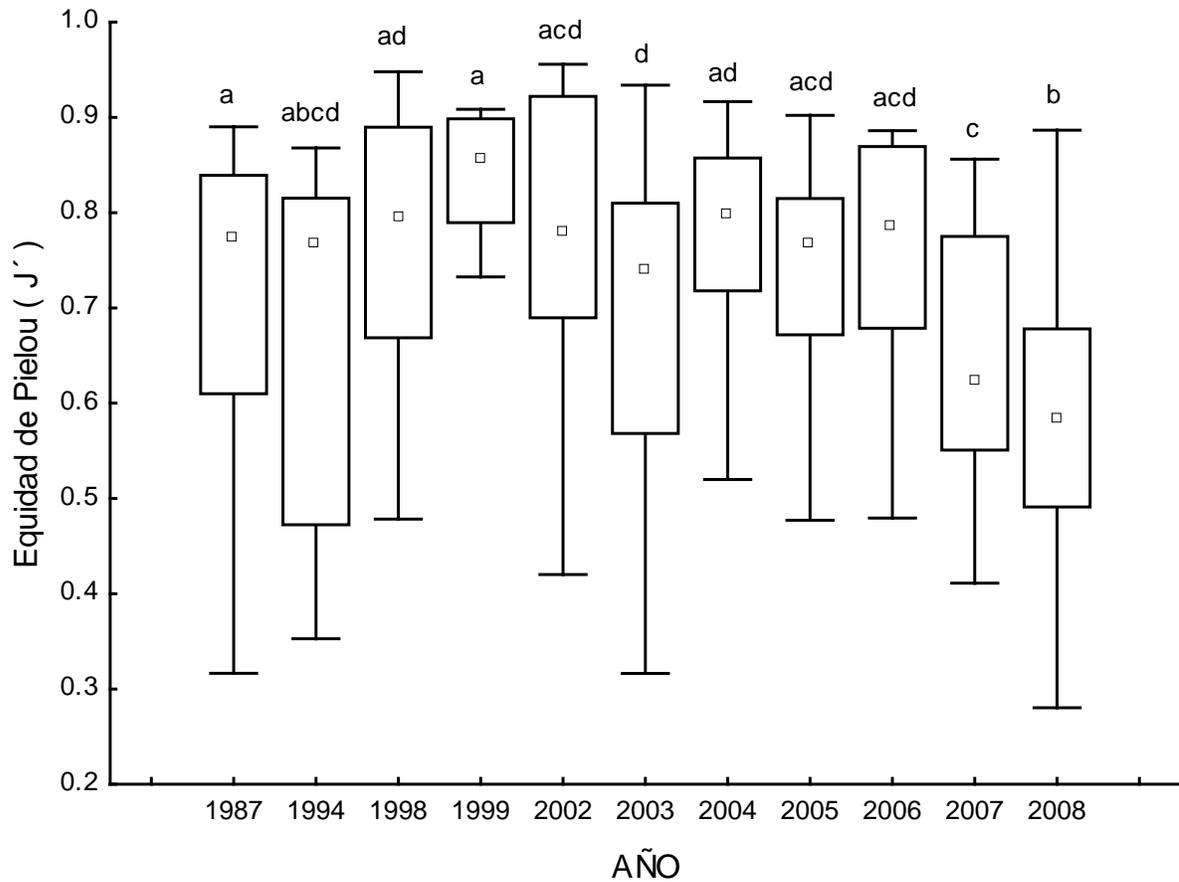


Figura 5. Mediana de índice de equidad de Pielou (J') con sus percentiles (25-75%) y el rango (sin outliers). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p<0.05$).

Al analizar la forma en que se distribuye la abundancia entre las especies de peces (J'), se encontró que ésta fue más homogénea de 1998 a 2002 y de 2004 a 2006 (Fig. 5). La equidad más alta se presentó en 1999 con un valor de 0.84 ± 0.01 , mientras que la más baja fue de 0.58 ± 0.02 en 2008. En los dos últimos años (2007 y 2008) sus valores fueron significativamente inferiores, alcanzando cifras promedio de 0.65 ± 0.027 y 0.58 ± 0.02 respectivamente ($H_{10, 340}=96.04$; $p<0.05$), con valores bajos también en 1994 (0.67 ± 0.09) y 2003 (0.68 ± 0.03 ; Fig. 5).

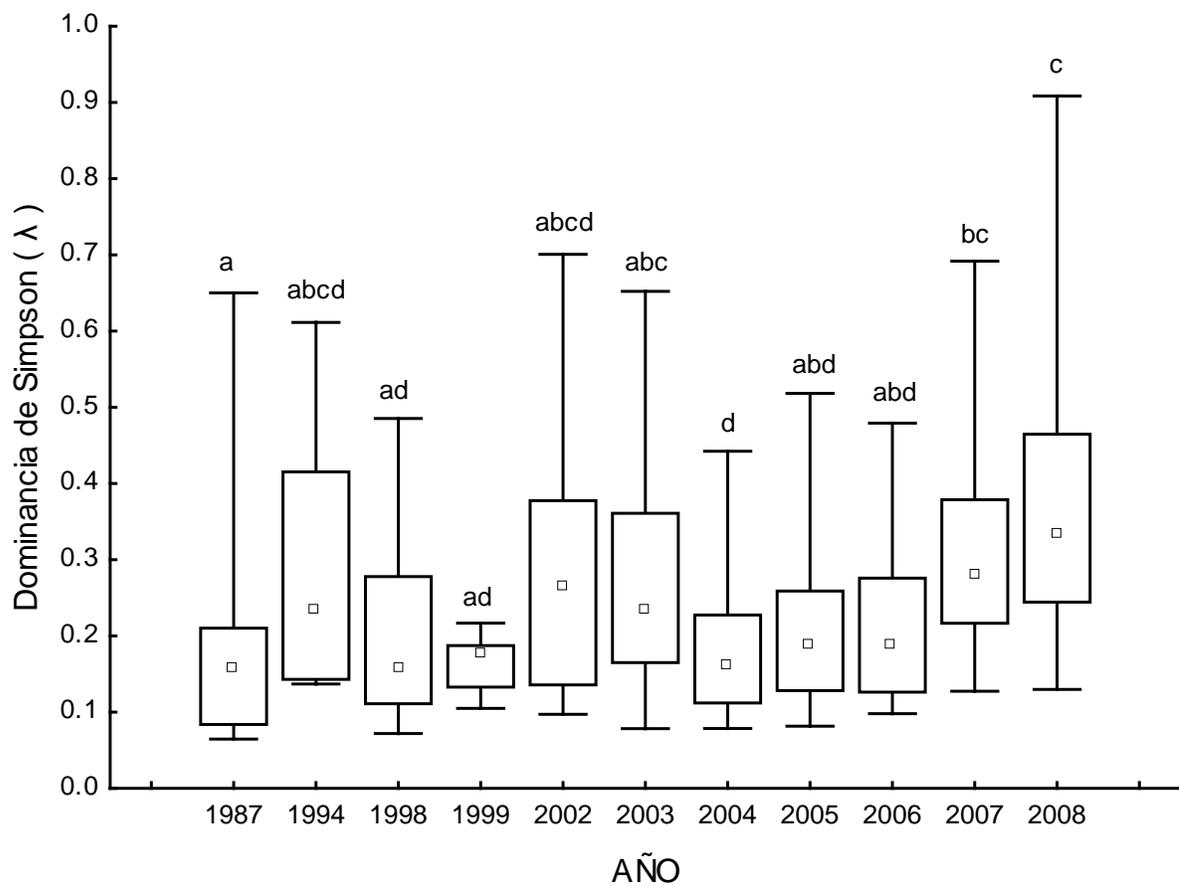


Figura 6. Mediana del índice de dominancia de Simpson (λ) con sus cuartiles (25-75%) y el rango (sin *outliers*). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p<0.05$).

Entre las consecuencias ecológicas de la protección se esperaba que la dominancia disminuyera gradualmente con el paso de los años, pero contradictoriamente fueron 2007 (0.32 ± 0.03) y 2008 (0.37 ± 0.02) los que tuvieron los valores más altos de toda la serie de tiempo, alcanzando diferencias estadísticas respecto a varios de los años anteriores ($H_{10, 340}=92.84$; $p<0.01$). A partir del año 2004 (0.18 ± 0.01) y hasta el 2008 (0.37 ± 0.02) se observó un aumento consistente de la dominancia (Fig. 6).

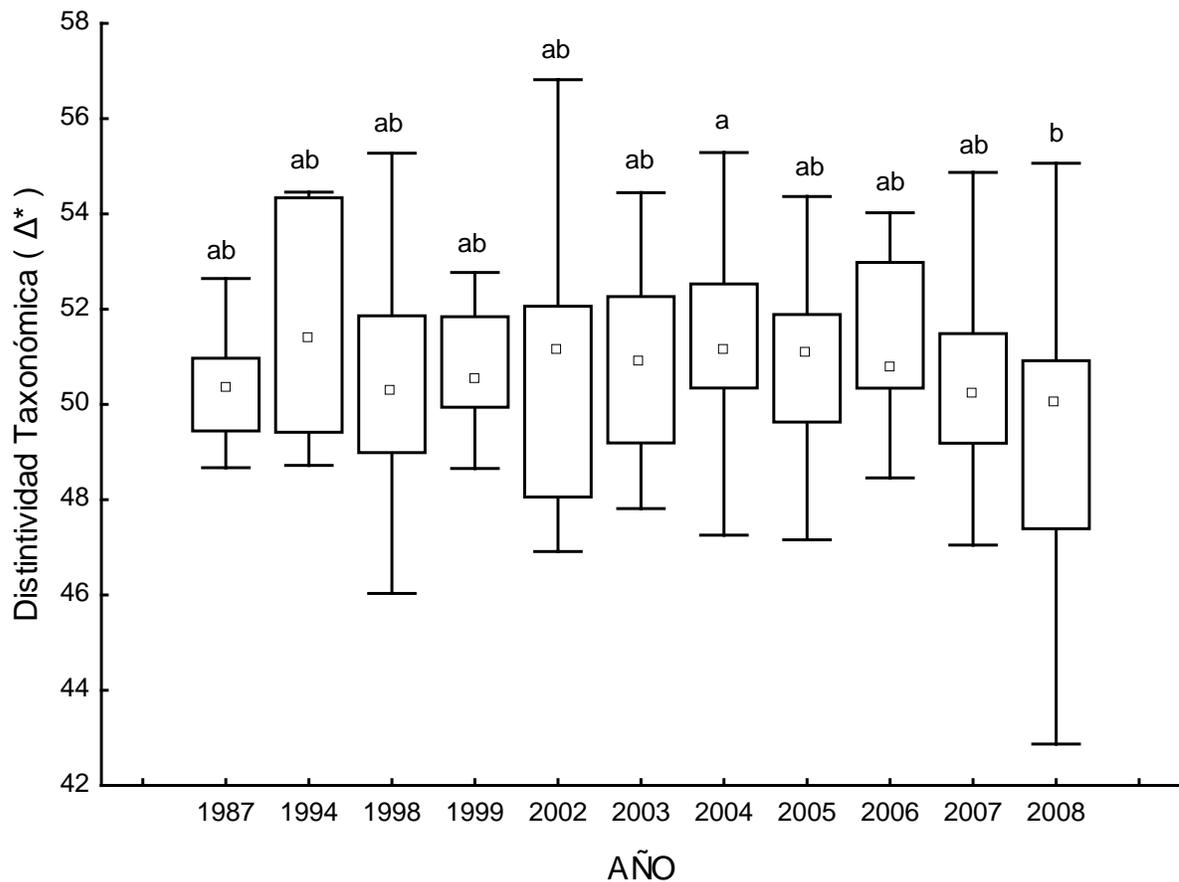


Figura 7. Mediana del índice de distintividad taxonómica (Δ^*) con sus cuartiles (25-75%) y el rango (sin *outliers*). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p<0.05$).

No obstante que la distintividad taxonómica (Δ^+) sólo presentó diferencias significativas entre 2004 (51.42 ± 0.33) y 2008 (49.28 ± 0.34 ; $H_{10, 340}=26.14$; $p=0.004$), es posible ver una tendencia de aumento de 49.7 ± 0.6 a 51.21 ± 0.92 entre 1987 y 2002, pero a partir de 2004 (51.42 ± 0.33) comenzó a disminuir hasta llegar al mínimo histórico en 2008 (49.27 ± 0.34). La distintividad taxonómica de 51.62 ± 1.01 se presentó en el año 1994 y fue la más alta de toda la serie de tiempo, aunque también tuvo la desviación estándar más grande (D.E.=2.48; Fig. 7).

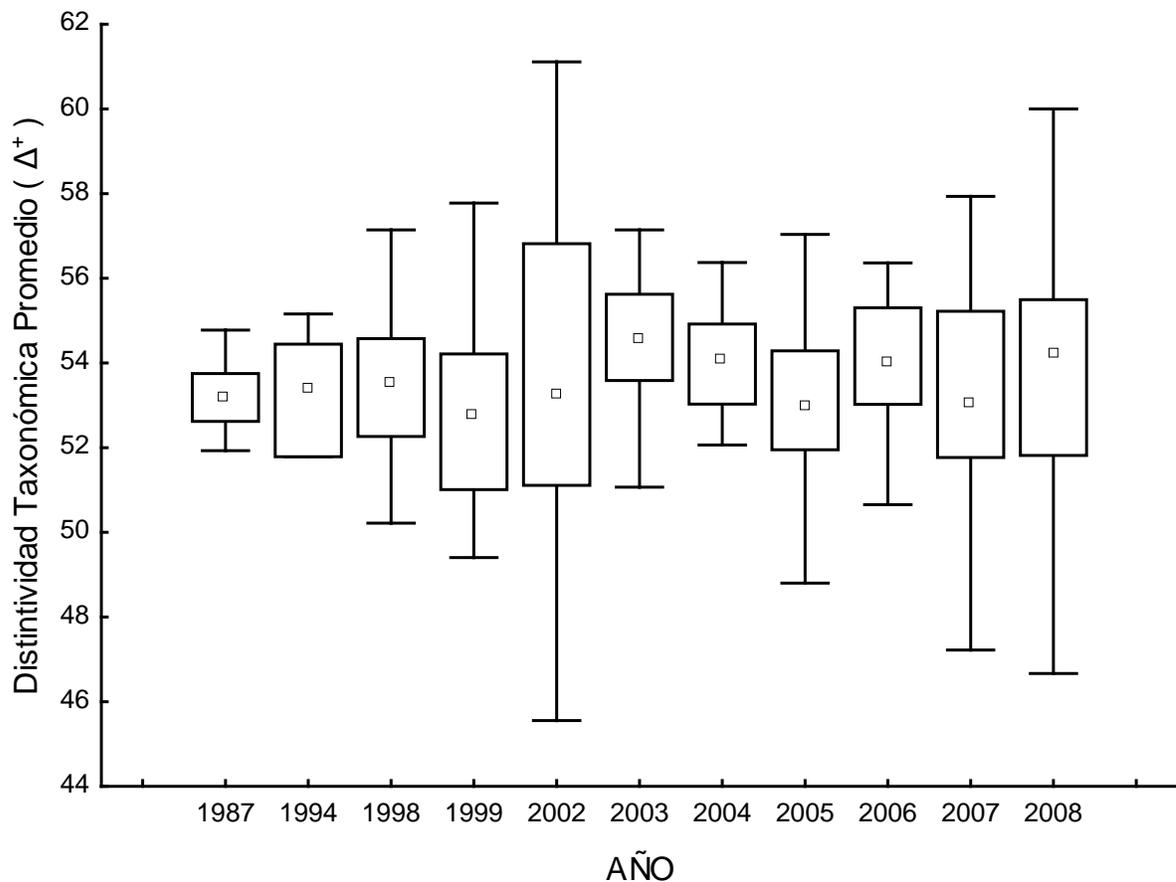


Figura 8. Mediana de la distintividad taxonómica promedio (Δ^+) con sus cuartiles (25-75%) y el rango (sin *outliers*). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre años ($p<0.05$).

La distintividad taxonómica promedio Δ ($^+$) no mostró diferencias estadísticas ($H_{10,340}=13.89$; $p=0.18$), sin embargo tuvo un patrón similar al índice anterior Δ * ; Fig. 7); es decir, que aumentó desde 1987 cuando tuvo un promedio de 52.97 ± 0.34 , alcanzando la cifra máxima en 2003 con un valor de 54.18 ± 0.38 y a partir de entonces (2003) comenzó a disminuir (Fig. 8). El valor más pequeño de distintividad taxonómica promedio fue de 52.97 ± 0.34 en el año 1987.

Importancia Comercial

Un total de 34 especies fueron consideradas como de importancia comercial, lo cual representó poco más del 31% de las especies registradas en los 21 años que comprende el estudio. Tales especies pertenecen a familias como Carangidae, Lutjanidae, Haemulidae, Mugilidae, Serranidae, Balistidae, Kyphosidae, Labridae y Sparidae. No obstante que en esta porción de la comunidad se acumularon menos de la mitad de las especies y que éstas estuvieron sometidas a explotación pesquera por décadas, los cambios en los índices ecológicos siguieron patrones similares a los calculados para las especies sin importancia comercial, excepto en años particulares que generalmente se encontraron en el periodo de 1998 a 2003 (Tablas 3 y 4).

Tabla 3. Valores promedio de los índices comunitarios (\pm error típico) calculados a partir de los registros de peces de importancia comercial.

AÑO	S	N	H'	J'	λ	Δ^*	Δ^+
1987	6 \pm 0.51	317 \pm 52	1.36 \pm 0.09	0.80 \pm 0.03	0.32 \pm 0.03	56.11 \pm 0.88	53.86 \pm 0.51
1994	4 \pm 0.84	45 \pm 11	1.09 \pm 0.28	0.7 \pm 0.18	0.45 \pm 0.14	46.6 \pm 11.68	46.33 \pm 11.61
1998	4 \pm 0.26	105 \pm 21	1 \pm 0.07	0.76 \pm 0.04	0.46 \pm 0.03	53.2 \pm 2.34	53.6 \pm 2.27
1999	2 \pm 0.35	55 \pm 26	0.32 \pm 0.12	0.38 \pm 0.13	0.64 \pm 0.10	23.77 \pm 7.9	23.85 \pm 7.93
2002	2 \pm 0.41	138 \pm 34	0.48 \pm 0.13	0.48 \pm 0.11	0.72 \pm 0.07	35.85 \pm 7.61	37.79 \pm 7.60
2003	4 \pm 0.26	233 \pm 82	0.98 \pm 0.08	0.74 \pm 0.05	0.47 \pm 0.04	53.79 \pm 2.94	53.81 \pm 2.91
2004	5 \pm 0.36	260 \pm 35	1.18 \pm 0.08	0.78 \pm 0.04	0.40 \pm 0.03	52.71 \pm 2.56	53.36 \pm 2.53
2005	4 \pm 0.33	236 \pm 47	1.1 \pm 0.08	0.81 \pm 0.04	0.41 \pm 0.03	55.08 \pm 2.25	55.09 \pm 2.19
2006	5 \pm 0.47	343 \pm 63	1 \pm 0.1	0.67 \pm 0.06	0.50 \pm 0.05	51.84 \pm 3.26	52.31 \pm 3.37
2007	3 \pm 0.3	687 \pm 240	0.71 \pm 0.11	0.63 \pm 0.08	0.60 \pm 0.06	50.23 \pm 3.99	52.17 \pm 4.01
2008	4 \pm 0.28	246 \pm 54	0.89 \pm 0.06	0.68 \pm 0.04	0.53 \pm 0.03	49.87 \pm 2.26	49.94 \pm 2.24

Las especies sin importancia comercial incluyeron un total de 75 especies (69% del total). En esta agrupación se incluyeron algunas especies altamente dominantes como el lábrido *Thalassoma lucasanum* (Gill, 1862) y los pomacéntridos *Chromis atrilobata* (Gill, 1862) y *Stegastes rectifraenum* (Gill, 1862). Con excepción de la riqueza y de la abundancia, el resto de los índices comunitarios cambiaron de manera semejante en comparación con los índices calculados para todas las especies (Figs. 1-8). Debido al gran número de especies que cabe en este criterio de división de la ictiofauna (especies no comerciales), los cambios en sus atributos comunitarios dominan la respuesta de los índices ecológicos de toda la comunidad (Tabla 4; Figs. 1-8).

Tabla 4. Valores promedio de los índices comunitarios (\pm error típico) calculados a partir de las abundancias de peces sin importancia comercial.

AÑO	S	N	H'	J'	λ	Δ^*	Δ^+
1987	20 \pm 1	2749 \pm 732	2.08 \pm 0.12	0.7 \pm 0.04	0.23 \pm 0.04	48.6 \pm 0.66	52.09 \pm 0.48
1994	14 \pm 2.06	993 \pm 344	1.64 \pm 0.18	0.66 \pm 0.08	0.32 \pm 0.07	51.09 \pm 1.33	52.09 \pm 0.61
1998	12 \pm 0.47	431 \pm 36	1.92 \pm 0.07	0.78 \pm 0.02	0.23 \pm 0.02	49.04 \pm 0.42	51.96 \pm 0.28
1999	11 \pm 0.93	337 \pm 38	2.03 \pm 0.07	0.85 \pm 0.01	0.17 \pm 0.01	50.6 \pm 0.47	52.49 \pm 0.49
2002	8 \pm 0.77	382 \pm 77	1.62 \pm 0.1	0.84 \pm 0.03	0.27 \pm 0.03	51.3 \pm 0.98	54.04 \pm 1.05
2003	11 \pm 0.43	1692 \pm 190	1.6 \pm 0.08	0.66 \pm 0.03	0.33 \pm 0.03	50.04 \pm 0.38	52.67 \pm 0.51
2004	12 \pm 0.41	1063 \pm 98	1.91 \pm 0.05	0.78 \pm 0.02	0.22 \pm 0.01	50.78 \pm 0.36	52.88 \pm 0.37
2005	11 \pm 0.50	1395 \pm 107	1.78 \pm 0.06	0.74 \pm 0.02	0.26 \pm 0.02	50.45 \pm 0.53	52.1 \pm 0.39
2006	11 \pm 0.74	1178 \pm 158	1.73 \pm 0.1	0.74 \pm 0.04	0.28 \pm 0.04	50.84 \pm 0.56	52.53 \pm 0.61
2007	9 \pm 0.64	1455 \pm 193	1.43 \pm 0.09	0.64 \pm 0.04	0.36 \pm 0.04	47.89 \pm 2.21	50.0 \pm 2.27
2008	10 \pm 0.36	2924 \pm 498	1.28 \pm 0.04	0.57 \pm 0.02	0.42 \pm 0.02	48.57 \pm 0.43	51.61 \pm 0.38

Respecto a la riqueza específica se encontró que de 1987 a 1999 disminuyó el promedio de especies comerciales por censo, pero a partir de 2002 (2 ± 1) aumentó paulatinamente hasta que alcanzó un promedio de 5 ± 1 (especies comerciales por

censo) y finalmente volvió a disminuir en 2007 (3 ± 1) y 2008 (4 ± 1) con diferencias significativas respecto a los años 1987 y 1999 ($H_{10, 340}=72.89$; $p<0.01$).

La riqueza (S) de especies comerciales en 1987 fue la más alta con un promedio de 6 ± 1 (Figura 9). En las especies sin importancia comercial también se registró el número máximo de especies en 1987 con un promedio de 20 ± 1 y a partir de entonces disminuyó hasta 8 ± 1 en 2002, finalmente el año de 2008 tuvo una riqueza específica inferior que en 1987, 1998 y 2004 ($H_{10, 340}=80.46$; $p<0.01$; Fig. 9).

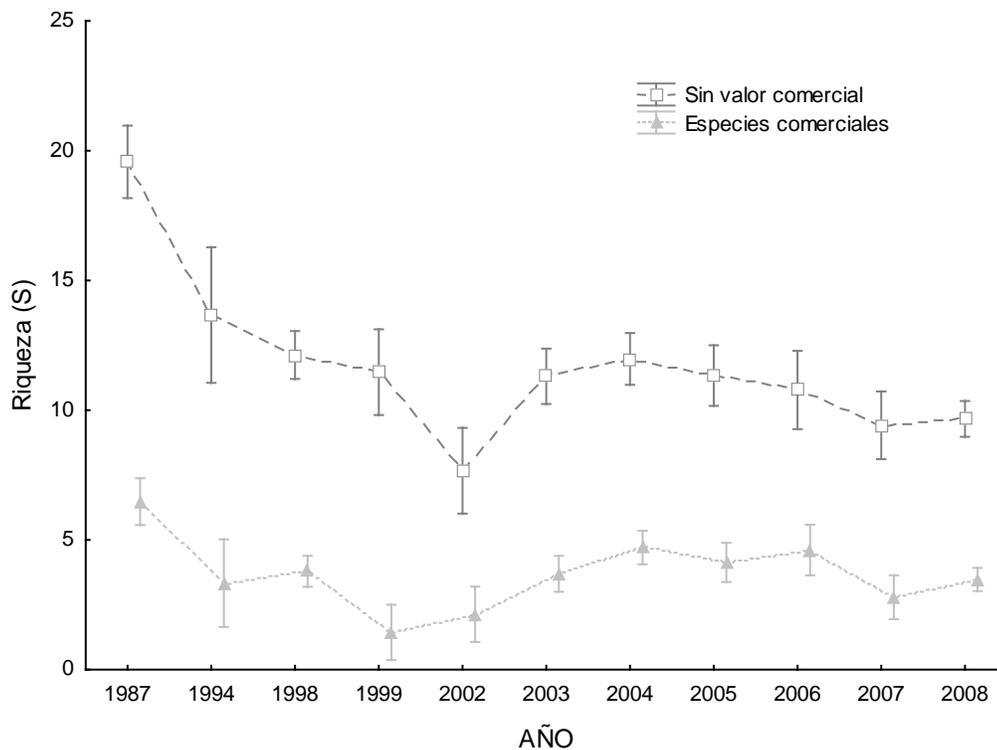


Figura 9. Cambios en la riqueza de peces comerciales y especies sin importancia comercial en un periodo de 21 años. En la figura se presentan los valores promedio de la riqueza por año \pm error típico.

En la figura 10 se observa que la abundancia de las especies comerciales fue aumentando desde el año 1994 (45 ± 11) hasta el 2007 (687 ± 240 individuos / $m^2 * 1000$), después de una primer caída entre 1987 y 1994 de 317 ± 52 a 45 ± 11

(individuos / m² * 1000), pero la densidad de individuos comenzó a ser superior estadísticamente del 2003 en adelante ($H_{10, 340}=73.7$; $p<0.05$), excepto en 2008 que tuvo una disminución significativa respecto a 1987 ($p=0.008$). Mientras tanto, las especies sin valor comercial tuvieron abundancias menores entre 1994 y 1999 respecto a 1987 ($H_{10, 340}=73.7$; $p<0.01$), después aumentaron y se mantuvieron relativamente constantes entre 2003 (1692 ± 190) y 2007 (1455 ± 193) hasta que en el año 2008 alcanzaron un promedio de 2924 ± 498 (individuos / m² * 1000) que fue el máximo histórico y estadísticamente mayor que en 1998, 1999, 2002 y 2004 ($H_{10, 340}=156.66$; $p<0.05$; Fig. 10).

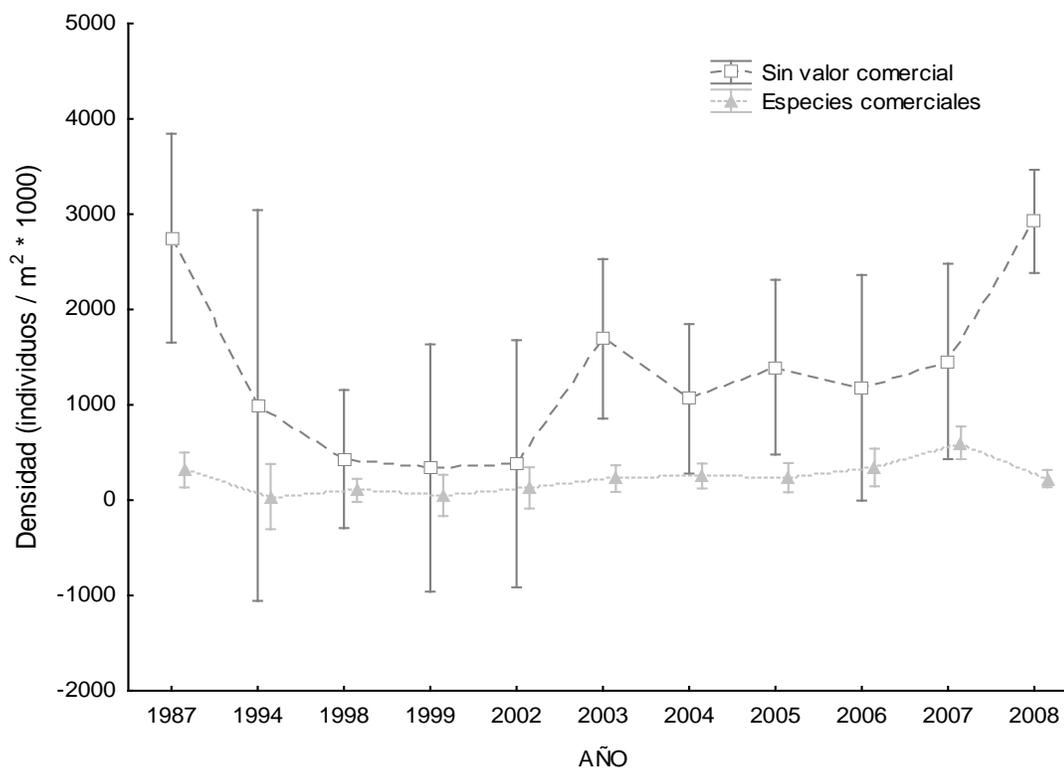


Figura 10. Cambios en la abundancia de peces comerciales y especies sin importancia comercial entre 1987 y 2008. En la figura se presentan los valores promedio de la abundancia por año ± error típico.

Por su parte, la diversidad (H') de las especies comerciales disminuyó de 1.36 ± 0.09 bits/individuo en 1987 a 0.32 ± 0.12 bits/individuo en 1999 ($H_{10, 340}=66.56$; $p<0.05$),

pero comenzó a aumentar paulatinamente hasta 2004 (1.18 ± 0.08 bits/individuo) con lo que fue estadísticamente superior que los años 1999 y 2002 ($p < 0.01$) al registrarse promedios de 0.32 ± 0.12 bits/ind y 0.48 ± 0.13 bits/ind respectivamente. Además, se registró una nueva disminución que se extendió hasta el último año de muestreo (2008; $H' = 0.89 \pm 0.06$ bits/individuo) y se detectó que la diversidad en el año 2007 también fue significativamente menor que en 2004 ($p = 0.009$; Fig. 11).

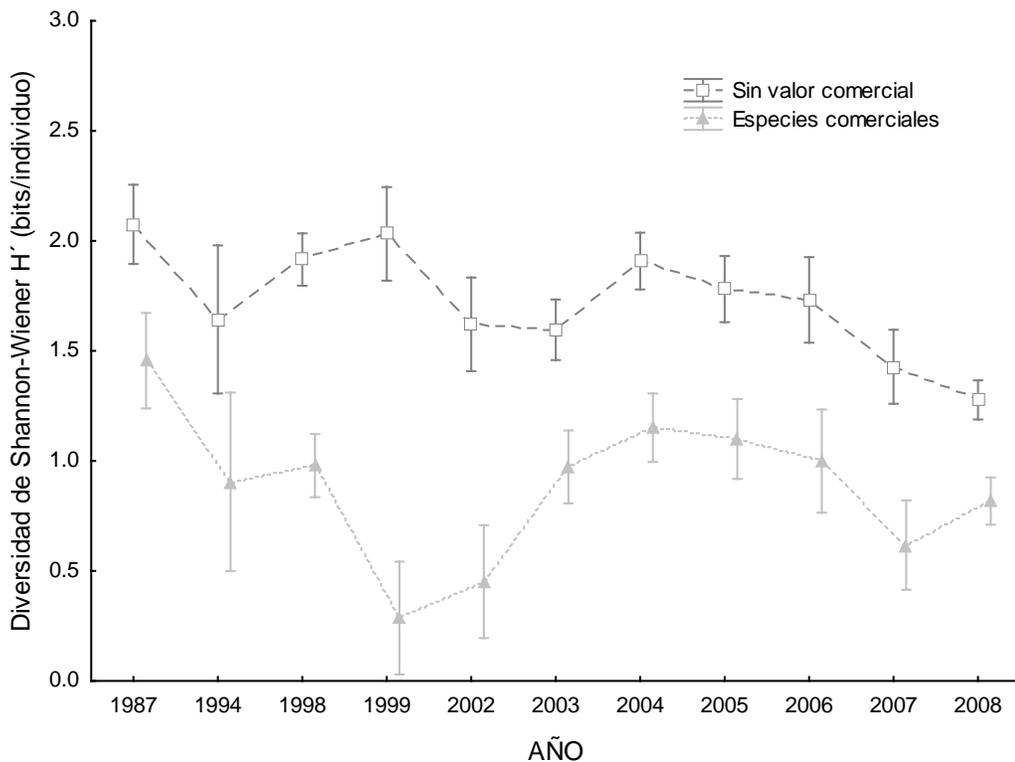


Figura 11. Cambios a largo plazo en el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') tanto en peces comerciales como en especies sin importancia comercial. En la figura se presentan los valores promedio de la diversidad por año \pm error típico.

Entre 1998 y 2003 la respuesta del índice de diversidad siguió sentidos opuestos, es decir, mientras que en las especies comerciales aumentó significativamente del año 1999 (0.32 ± 0.12 bits/ind) al 2003 ($H' = 0.98 \pm 0.08$ bits/ind; $H_{10, 340} = 66.56$; $p < 0.05$),

para el grupo de especies sin importancia comercial el mismo índice disminuyó de 2.03 ± 0.07 (bits/ind) a 1.6 ± 0.08 (bits/ind), aunque en este caso sin diferencias significativas ($H_{10, 340}=106.29$; $p>0.05$).

En las especies sin valor pesquero se encontró que la diversidad alcanzó su mínimo histórico en el año 2008 (Fig. 11), después de 13 años de protección, con un promedio de 1.28 ± 0.04 bits/individuo con lo que fue significativamente menor que los años 1987, 1998, 1999, 2004, 2005 y 2006 ($H_{10, 340}=106.29$). En el otro extremo, el año 1987 tuvo el valor máximo del índice de diversidad para las especies sin valor comercial con un promedio de 2.08 ± 0.12 bits/individuo, siendo significativamente mayor ($H_{10, 340}=106.29$) que la diversidad registrada en 2003 ($p=0.042$), 2007 ($p=0.002$) y 2008 ($p<0.001$; Fig. 11).

Por su parte, los valores del índice de equidad de Pielou (J') no mostraron una tendencia clara pero los patrones de cambio fueron muy similares entre los índices calculados con información de las especies sin valor comercial y con los peces comerciales, aunque la excepción a este comportamiento general fueron los años 1999 y 2002 que tuvieron equidades sensiblemente menores en las especies comerciales (Fig. 12).

El índice de equidad (J') en los peces de importancia comercial varió entre 0.81 ± 0.04 en el año 2005 y 0.38 ± 0.13 en 1999 pero, no obstante que la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis indicó diferencias estadísticas ($H_{10, 340}=21.59$; $p=0.017$), estas no fueron detectadas por la prueba *a posteriori* ($p>0.05$). En contraste, la distribución de la abundancia (J') fue más heterogénea entre las especies sin valor comercial; presentó valores más altos de equidad en 1999 (0.85 ± 0.01) y 2002 (0.84 ± 0.03) que en 2003, 2007 y 2008 ($H_{10, 340}=101.37$; $p<0.05$), alcanzó su valor mínimo en el último año (2008) con un promedio de 0.57 ± 0.02 lo que representó diferencias estadísticas con los años 1998, 1999, 2002, 2004, 2005 y 2006 ($H_{10, 340}=101.37$; $p<0.05$; Fig. 12).

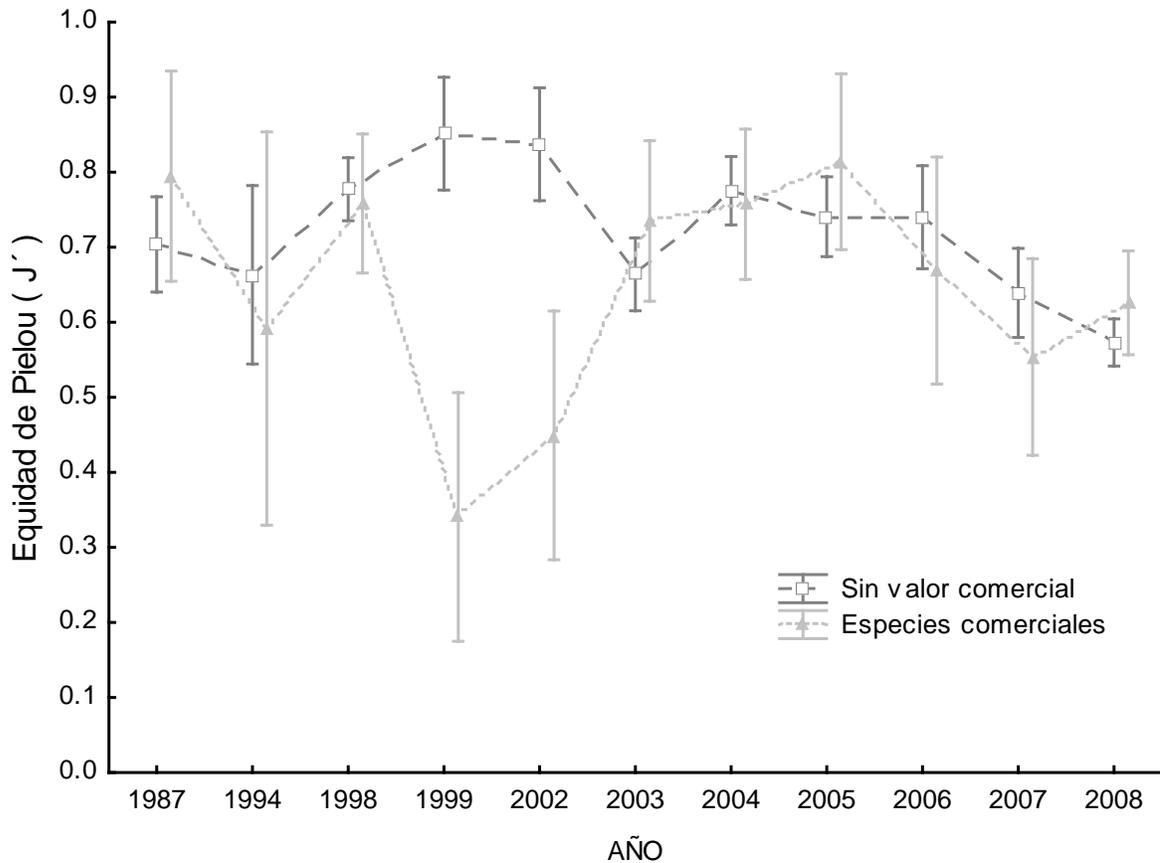


Figura 12. Cambios en el índice de equidad de Pielou (J') calculado para los peces comerciales y las especies sin importancia comercial, en un periodo de 21 años. En la figura se presentan los valores promedio de la equidad por año \pm error típico.

En cuanto al índice de dominancia de Simpson (λ) se encontró que las especies comerciales suelen tener valores más altos que las especies sin valor comercial, pero en ambas porciones de la comunidad íctica se observa una tendencia a aumentar en el periodo comprendido entre 2004 y 2008. El índice de dominancia tuvo tendencias en sentidos opuestos según su importancia comercial entre el año 1998 y 2003 (Fig. 13).

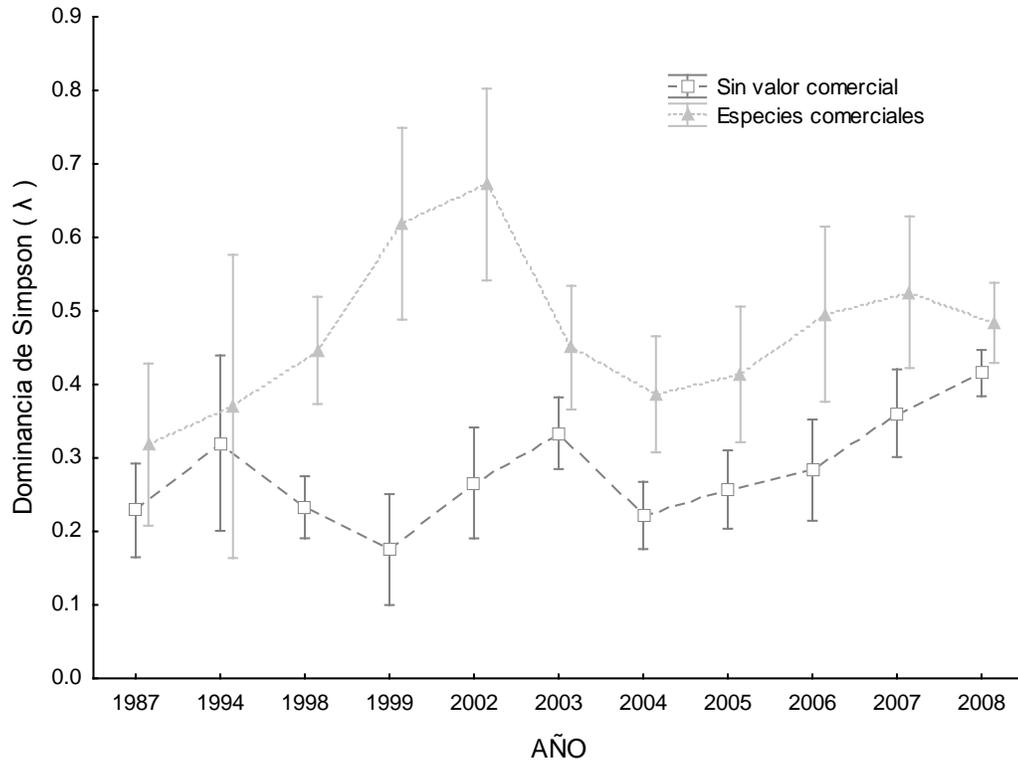


Figura 13. Cambios a largo plazo en el índice de dominancia de Simpson λ en peces comerciales y en especies sin importancia comercial. En la figura se presentan los valores promedio de la dominancia por año \pm error típico.

La dominancia en las especies comerciales aumentó significativamente de 0.32 ± 0.03 en el año 1987 a 0.72 ± 0.07 en 2002 ($H_{10, 340}=32.42$; $p=0.002$). El año 2004 tuvo una dominancia promedio de 0.40 ± 0.03 que fue significativamente menor a la dominancia del 2002 ($p=0.018$), pero a partir de aquel año (2004) fue aumentando paulatinamente hasta el 2007 (0.60 ± 0.06), aunque ello no implicó diferencias estadísticas ($p>0.05$; Fig. 13). Por otro lado, el índice de dominancia en las especies sin importancia comercial fluctuó entre 0.17 ± 0.01 en el año 1999 y 0.42 ± 0.02 en el 2008, siendo este último año significativamente mayor que 1987, 1998, 1999, 2004 y 2005 ($H_{10, 340}=90.86$; $p<0.001$; Fig. 13).

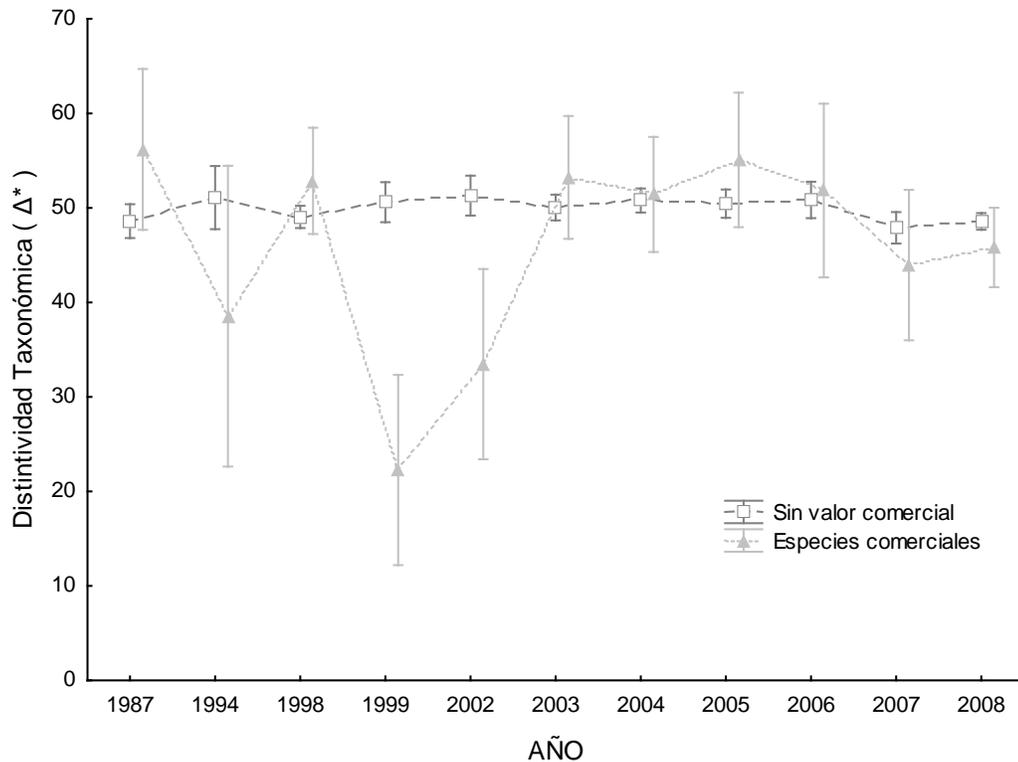


Figura 14. Cambios de la distintividad taxonómica (Δ^*) calculada para peces comerciales y especies sin importancia comercial, en un periodo de 21 años. En la figura se presentan los valores promedio de la distintividad taxonómica por año \pm error típico.

La distintividad taxonómica (Δ^*) en las especies sin valor comercial prácticamente no tuvo cambios en el periodo de 21 años que abarcó el estudio, excepto por el promedio del año 2008 (48.57 ± 0.43) que fue inferior al 50.78 ± 0.36 de 2004 ($H_{10, 340}=27.28$; $p=0.025$). En las especies comerciales la distintividad taxonómica disminuyó significativamente ($H_{10, 340}=25.33$) en el año 1999 (23.77 ± 7.9) respecto a los años 1998 ($p=0.029$), 2003 ($p=0.013$) y 2005 ($p=0.031$; Fig. 14).

Por su parte, la distintividad taxonómica promedio (Δ^+) en las especies comerciales tuvo una media de 23.85 ± 7.93 en el año 1999, el cual fue menor estadísticamente ($H_{10, 340}=27.79$; $p<0.05$) que los valores de 1998 (53.6 ± 2.27), 2003 (53.81 ± 2.91) y 2004 (53.36 ± 2.53). Fuera de las diferencias descritas, los valores del índice Δ^+ fueron

muy estables a través del tiempo para las especies comerciales pero principalmente en las especies sin importancia comercial ($H_{10, 340}=13.26$; $p>0.05$; Fig. 15).

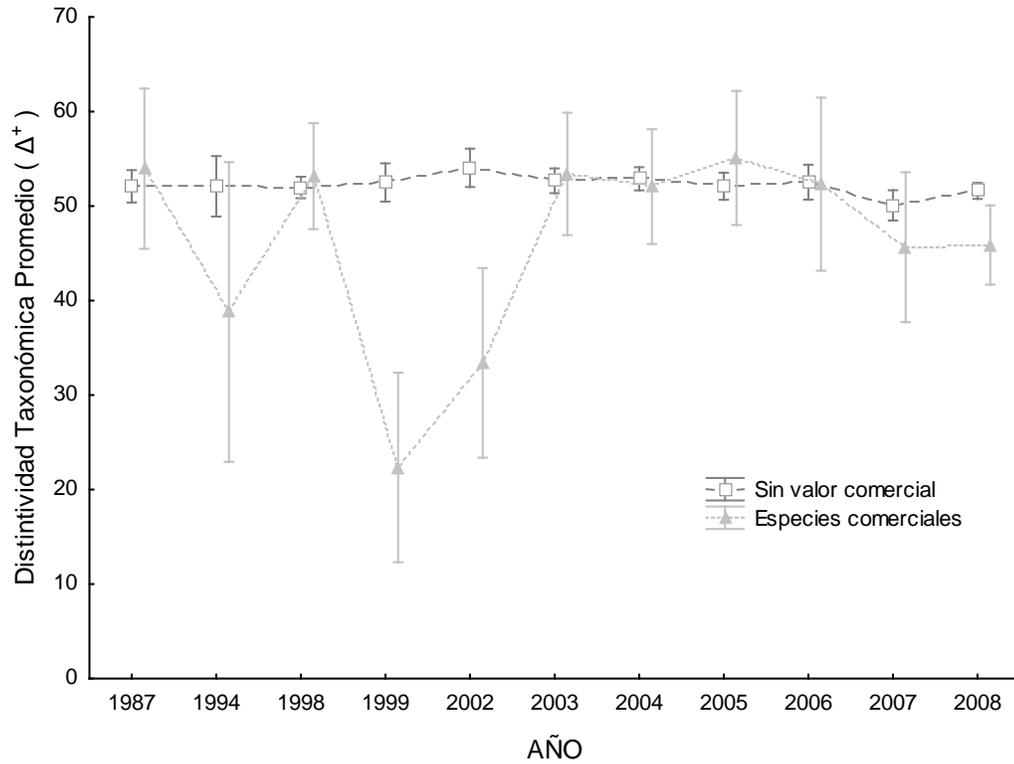


Figura 15. Cambios a largo plazo en la distintividad taxonómica promedio (Δ^+) calculada tanto en los peces comerciales como en peces sin importancia comercial. En la figura se presentan los promedios anuales de Δ^+ (\pm error típico).

Grupos Funcionales

Caracterización:

El grupo funcional A está conformado por 11 especies, entre las que destacan por su frecuencia y abundancia *Thalassoma lucasanum* (Gill, 1862), *Chromis atrilobata* Gill, 1862, *Stegastes rectifraenum* (Gill, 1862) y *Ophioblennius steindachneri* Jordan y Evermann, 1898. Estas cuatro especies suman el 98% de la abundancia total del grupo. En cuanto a las preferencias alimenticias, se encuentran representadas por pequeños carnívoros demersales, zooplanctófagos y fitobentófagos. La biogeografía de esta agrupación funcional (A) está dominada por especies de amplia distribución en el Pacífico Oriental cuya abundancia representa el 92% del total, mientras que el 8% restante pertenece a especies de afinidad templado-cálida. En este grupo no hay especies de importancia comercial (Anexo IV).

De las 34 especies que forman al grupo funcional B, siete de ellas sobresalen por su frecuencia y abundancia, ya que suman cerca del 70% de la abundancia total del grupo; *Paranthias colonus* (Valenciennes, 1846), *Thalassoma grammaticum* Gilbert, 1890, *Anisotremus taeniatus* Gill, 1861, *Holacanthus passer* Valenciennes, 1846, *Lutjanus viridis* (Valenciennes, 1846), *Abudefduf troschelii* (Gill, 1862) y *Mulloidichthys dentatus* (Gill, 1862). Las especies sin importancia comercial predominan dentro del grupo B, ya que representan el 83% del total, aunque también se encuentran 5 especies (15%) cuya captura se considera asociada a alguna pesquería (Anexo IV).

Por otra parte, la información de los grupos tróficos indicó que los peces zoobentófagos representaron cerca del 50% del total de especies en el grupo funcional B, mientras que los fitobentófagos y omnívoros bentónicos acumularon el 21 y 18% respectivamente. Finalmente, este grupo (B) incluyó especies de amplia distribución en el océano Pacífico Oriental (55% del total de especies), así como especies de afinidad tropical (20%) y templado-cálida (~6%).

El acantúrido *Prionurus punctatus* Gill, 1862, constituye el 45% de la abundancia total del grupo funcional C, el cual está constituido por 28 especies de peces entre las que también podemos encontrar otras muy abundantes como *Bodianus diplotaenia* (Gill, 1862), *Scarus rubroviolaceus* Bleeker, 1847, *Haemulon sexfasciatum* Gill, 1862, *Acanthurus xanthopterus* Valenciennes, 1835 y *Epinephelus labriformis* (Jenyns, 1840) que en conjunto acumulan el 80% de la abundancia del grupo C. Cerca del 64% de las especies se capturaban comercialmente o se encontraban asociadas a alguna pesquería antes del establecimiento del área protegida, lo que convierte a este conjunto funcional de especies en el de mayor presencia de peces comerciales (Anexo IV). Las preferencias alimenticias de este grupo (C) se reparten primordialmente entre fitobentófagos (60 %) de tallas medianas a grandes (e.g. acantúridos y escáridos), zoobentófagos (24%) e ictiófagos pelágicos (10%).

Los grupos funcionales D y F son mono-específicos, incluyen a *Fistularia commersonii* Rüppell, 1838 y *Canthigaster punctatissima* (Günther, 1870) que tienen hábitos zoobentófagos y omnívoros respectivamente. Por contener una sola especie no se consideraron en algunos análisis, no obstante, cuando se requirió información de la abundancia si se tomaron en cuenta.

Finalmente, el grupo E estuvo conformado por 4 especies que en orden de abundancia son *Cirrhitichthys oxycephalus* (Bleeker, 1855), *Plagiotremus azaleus* (Jordan y Bollman, 1890) *Coryphopterus urospilus* Ginsburg, 1938 y *Entomacrodus chiostictus* (Jordan y Gilbert, 1882). Son especies pequeñas de amplia distribución en el Pacífico Oriental y de afinidad tropical con hábitos alimenticios zoobentófagos y fitobentófagos. Este grupo no incluyó especies de importancia comercial (Anexo IV).

Índices Comunitarios en Grupos Funcionales

Riqueza Específica

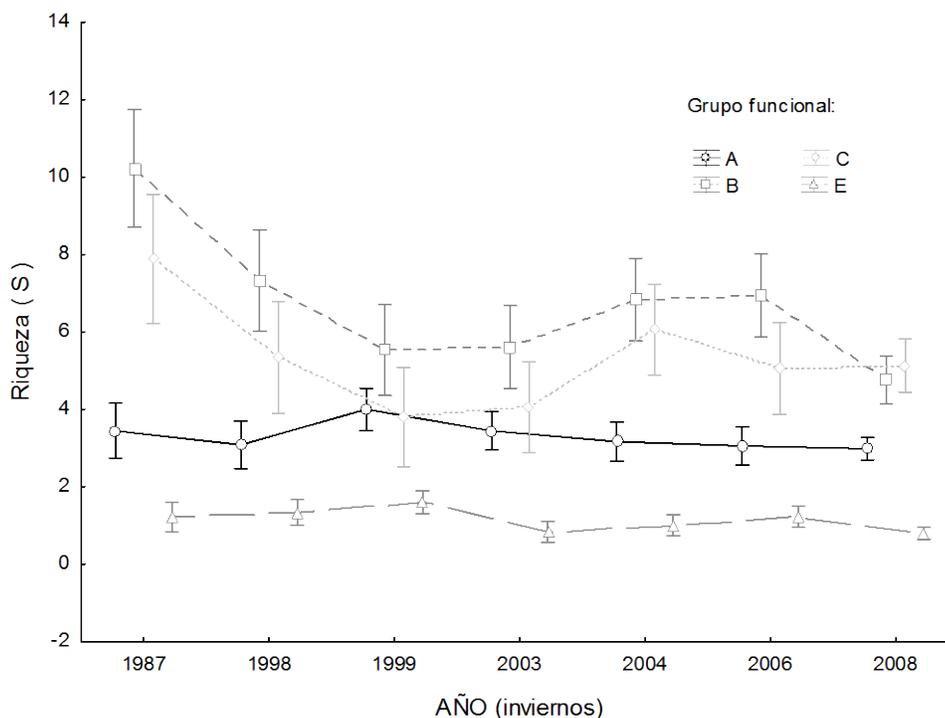


Figura 16. Cambios a largo plazo entre inviernos (1987-2008), en la riqueza de especies de peces dentro de los grupos funcionales.

La riqueza de especies durante invierno dentro del grupo A tuvo su valor más alto en 1999 con un promedio de 4 especies (± 0.32), a partir de entonces se observó una ligera tendencia a disminuir hasta alcanzar su valor mínimo en 2008 (3 ± 0.14) pero sin alcanzar diferencias estadísticas ($H_{6, 143} = 9.35$; $p=0.155$). En la figura 16 se puede observar que en el conjunto funcional B se presentó una caída significativa de la riqueza de especies entre 1987 y 2003 ($H_{6, 144} = 40.38$; $p=0.011$). Posteriormente, los inviernos de 2004 y 2006 transcurrieron sin cambios pero en el de 2008 se volvió a presentar una disminución estadísticamente significativa ($H_{6, 144} = 40.38$; $p<0.001$) con un promedio de 4.76 ± 0.32 especies. De manera similar al grupo B, la riqueza específica dentro del grupo C disminuyó a partir de 1987 y fue estadísticamente menor

respecto a los inviernos de 1999 ($H_{6, 141}=23.92$; $p<0.001$), 2003 ($p=0.003$) y 2008 ($p=0.043$).

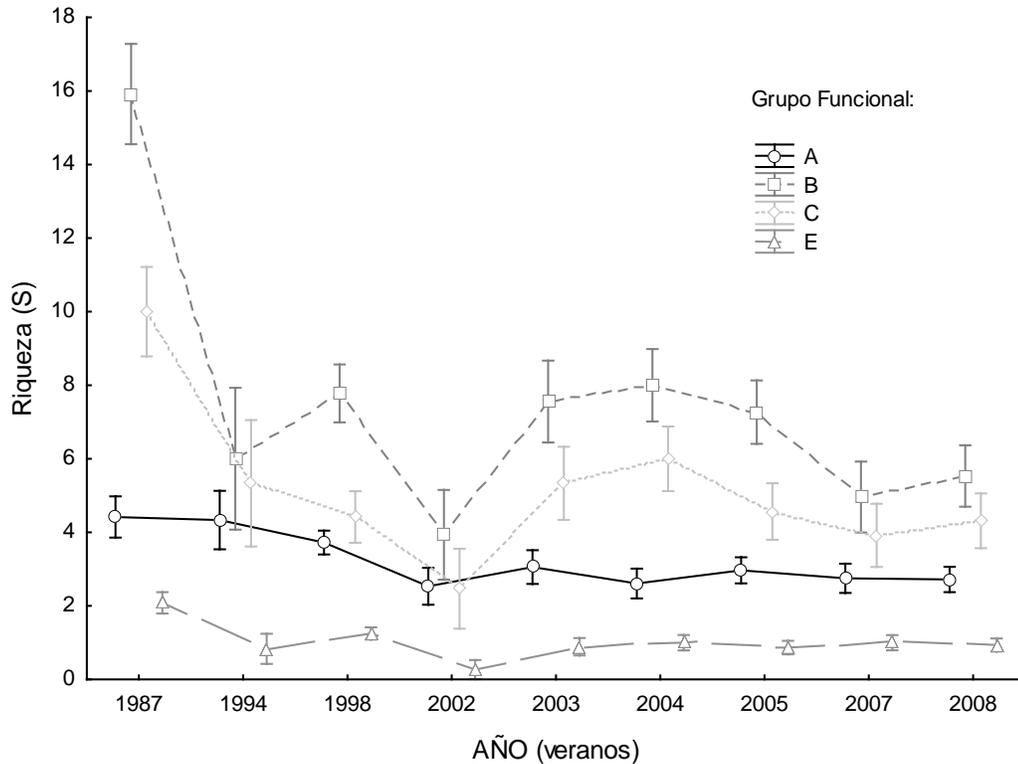


Figura 17. Número promedio de especies por censo (\pm error típico) en los grupos funcionales entre los veranos del periodo 1987-2008.

La riqueza de especies en todos los grupos funcionales disminuyó entre los veranos de 1987 y 2002, siendo este último año el de menor riqueza de especies para todos los grupos. Los grupos A y E se mantuvieron sin cambios entre los veranos de 2003 y 2008, mientras que los grupos B y C tuvieron disminuciones en el número de especies en 2007 y 2008 respecto a los últimos 3 muestreos (2003, 2004 y 2006), aunque las diferencias significativas se presentaron solamente en el conjunto B (Fig. 17).

El grupo A tuvo el mayor número de especies en el verano de 1987 (4 ± 0.31 especies por censo) y fue disminuyendo hasta alcanzar el mínimo histórico en el verano de 2002 (2 ± 0.25 especies). A partir de entonces la riqueza específica dentro del grupo (A) se

mantuvo sin cambios significativos ($H_{8, 196}=47.73$; $p>0.05$). En cuanto al número de especies que conformaron al grupo funcional B, se encontraron aumentos y descensos significativos entre el verano de 1987 y el del año 2003 ($H_{8, 196}=74.3$; $p<0.05$). Los veranos de 2007 y 2008 tuvieron en promedio 5 ± 0.41 y 6 ± 0.38 especies por censo, con lo que fueron significativamente inferiores a los veranos de 1987, 1998 y 2004 ($H_{8, 196}=74.29$; $p<0.05$).

El grupo C tuvo la mayor riqueza específica en el verano de 1987 con un promedio de 10 ± 0.74 especies por censo, lo que marcó diferencias estadísticas respecto al resto de los años ($H_{8, 196}=53.4$; $p<0.05$), excepto con el verano de 2004 ($p=0.21$). Así como en los demás grupos funcionales, la menor riqueza de especies en el grupo C se presentó en el verano de 2002, pero también se encontraron disminuciones en los valores de la riqueza entre los veranos de 2005 a 2008, sin embargo éstas no fueron significativas ($p>0.05$; Fig. 17). No obstante que el grupo E estuvo conformado por unas cuantas especies (4), los promedios de la riqueza específica tuvieron un patrón muy similar al del grupo A, es decir, entre 1987 y 2002 hubo una disminución en el promedio de especies y a partir de 2003 se mantuvo sin cambios ($H_{8, 196}=60.62$; $p>0.05$; Fig. 17).

Abundancia

La abundancia en el grupo A no tuvo cambios significativos entre los inviernos de 1987 a 2006. A partir del invierno de 2003 se observaron ligeros aumentos de abundancia en este grupo, hasta que en 2008 se presentó su valor más alto con un promedio de 2957 ± 735 (individuos / $m^2 * 1000$), lo que se tradujo en diferencias estadísticas respecto a los años 1998, 1999, 2004 y 2006 ($H_{6, 143}=87.66$; $p<0.001$). Los aumentos de abundancia mencionados resultan inesperados dado que este grupo (A) no incluyó a ninguna especie de importancia comercial. En el caso del conjunto funcional B se encontró su valor más alto en el invierno de 1987 con un promedio de 901 ± 114 (individuos / $m^2 * 1000$), lo que representó diferencias estadísticas respecto al resto de

los inviernos ($H_{6, 144}=37.16$; $p<0.001$), excepto con los de los años 2003 y 2006. Las abundancias más bajas de este grupo (B) se presentaron en los inviernos de 1998 y 1999 con un promedio de 186 ± 36 y 178 ± 45 individuos / $m^2 * 1000$, respectivamente (Fig. 18).

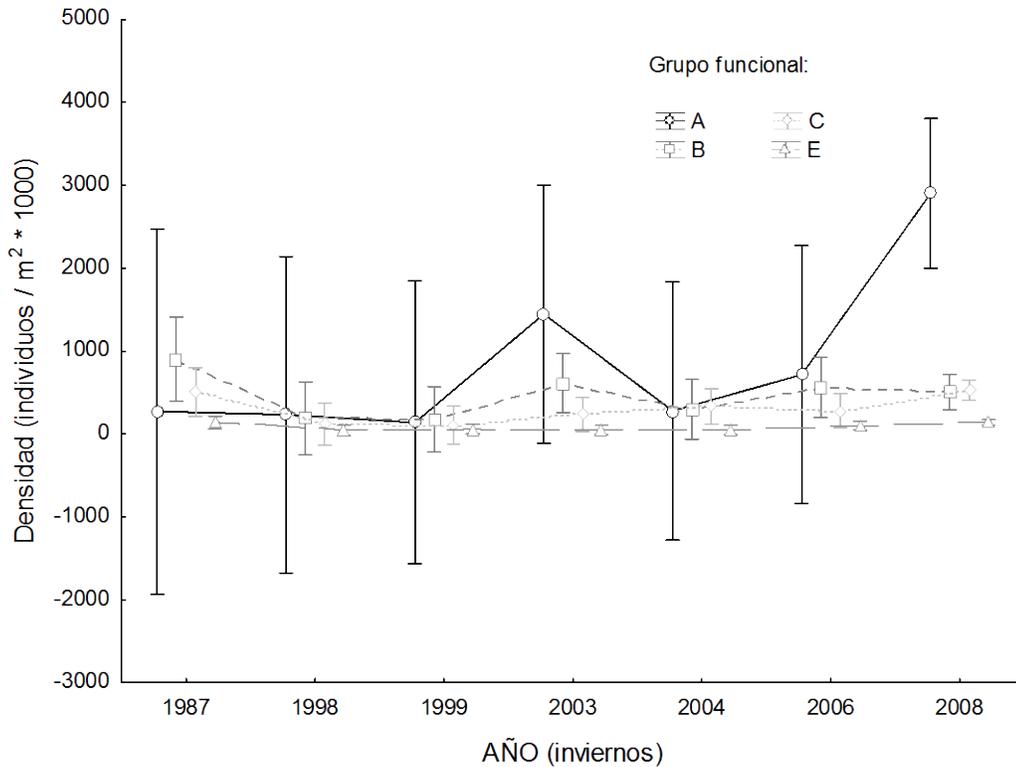


Figura 18. Valores de la abundancia promedio (\pm error típico) en los grupos funcionales entre los inviernos del periodo 1987-2008.

Al comparar la abundancia del grupo funcional C entre inviernos (Fig. 18) se puede apreciar una disminución de 1987 a 1999, pero a partir del último la abundancia tiende a aumentar hasta alcanzar su valor máximo en el invierno de 2008 con un promedio de 543 ± 94 individuos / $m^2 * 1000$. Los años de 1987 y 2008 tuvieron abundancias mayores respecto a 1998 y 1999 de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($H_{6, 141}=38.52$; $p<0.05$). El grupo E no tuvo cambios significativos de abundancia a través del tiempo, con la única excepción de que la abundancia del invierno de 2008 (177 ± 24

individuos / m² * 1000) fue mayor que en 1998 y 2004 ($H_{10, 340}=23.19$; $p<0.05$) cuando hubo abundancias promedio de 48 ± 12 y 60 ± 14 respectivamente (Fig. 18).

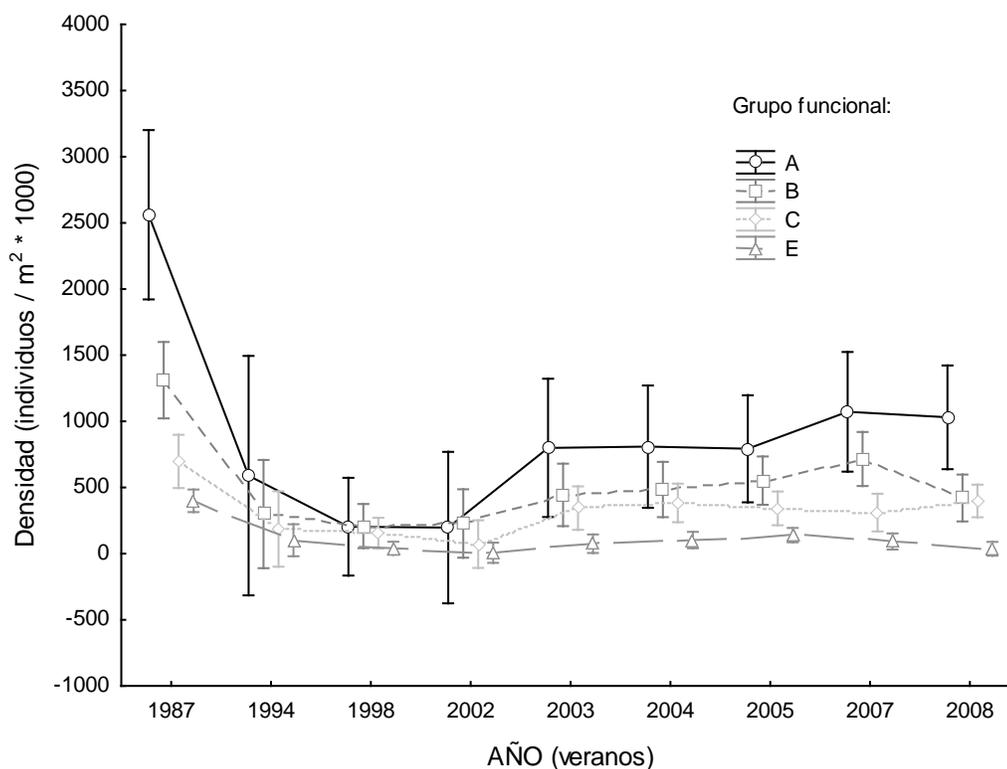


Figura 19. Abundancia promedio (\pm error típico) en los grupos funcionales entre los veranos del periodo 1987-2008.

Al comparar la densidad de individuos entre veranos resultó evidente que los cambios son muy similares en los diferentes grupos funcionales, iniciando con abundancias altas en 1987 que disminuyeron hacia 2002, después continuaron con un ligero aumento en 2003 y se mantuvieron sin cambios importantes hasta el verano de 2008 (Fig. 19).

En el grupo A, la densidad de peces en el arrecife de Cabo Pulmo tuvo en promedio 204 ± 30 y 197 ± 48 individuos / m² * 1000 en los veranos de 1998 y 2002

respectivamente, mismos que tuvieron diferencias significativas según la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($H_{8, 196}=69.32$; $p<0.05$) con los veranos de 1987 y 2003 a 2008 ($p<0.05$) de acuerdo con la prueba *a posteriori* (Figura 19). En el siguiente grupo (B), también se encontró que la densidad de peces fue significativamente menor en el verano de 1998 (209 ± 26) respecto a las temporadas cálidas de 1987, 2004, 2005 y 2007 ($H_{8, 196}=62.23$; $p<0.05$). De manera similar, la cantidad de peces en 2002 (228 ± 63) fue estadísticamente menor ($p<0.05$) en comparación con los veranos de 1987 (1311 ± 306), 2004 (484 ± 41) y 2005 (552 ± 51). El promedio de peces del grupo C, en términos del número de individuos / $m^2 * 1000$, fue mayor en los años 1987 (697 ± 171), 2003 (344 ± 53), 2004 (383 ± 53) y 2005 (342 ± 42) respecto a los veranos de 1998 (164 ± 35) y 2002 (83 ± 20 ; $H_{8, 196}=62.24$; $p<0.05$), al igual que los años 2007 y 2008 tuvieron abundancias estadísticamente superiores al compararlos con el verano de 2002 ($p<0.01$; Fig. 19).

Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H')

En la Figura 20 se observa que la diversidad del grupo funcional A parece ir disminuyendo con el paso del tiempo, siendo en el invierno de 2008 (0.49 ± 0.05 bits/ind) significativamente menor ($H_{6, 143}=28.42$) a la de los inviernos de 1987 ($p=0.026$), 1999 ($p=0.003$) y 2004 ($p=0.039$). Por su parte, el grupo B presentó aumentos y declives en su diversidad entre 1987 y 2006 pero sin que estos fuesen significativos, siendo el invierno de 2008 el único con valores de diversidad significativamente inferiores ($H'=0.96 \pm 0.06$ bits/ind) con respecto a los años 1987, 1998, 2004 y 2006 ($H_{6, 144}=51.82$; $p<0.001$). No obstante al parecido de los cambios en la diversidad del grupo funcional B respecto al grupo C, en este último no se presentaron diferencias significativas ($p>0.05$). Finalmente, la diversidad del grupo E tuvo dos periodos de aumento, primero del invierno de 1987 al de 1999 y después del 2003 al de 2006, en ambos periodos el último año tuvo diferencias estadísticas respecto al primero ($H_{6, 120}=51.36$; $p<0.05$; Fig. 20).

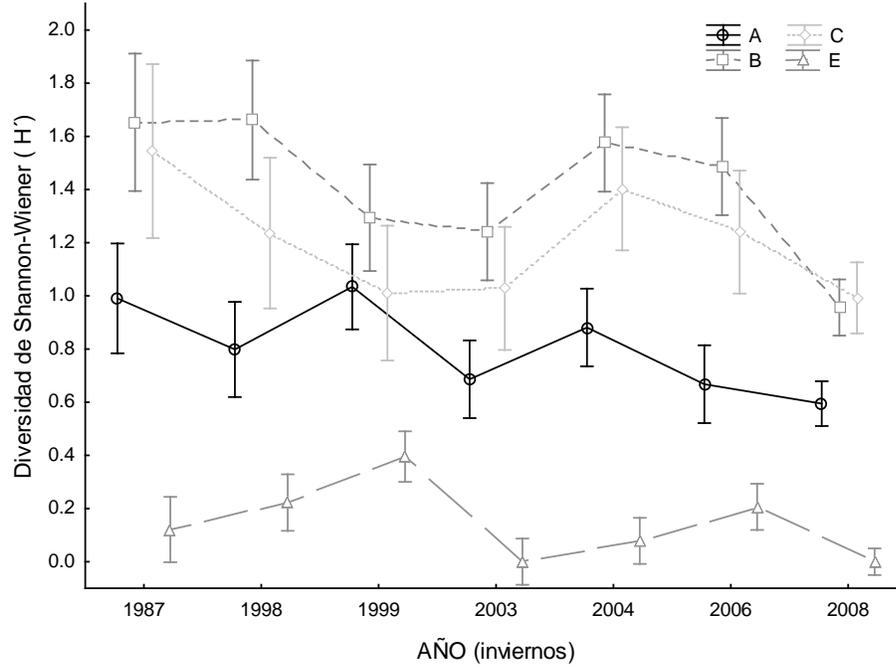


Figura 20. Promedios del índice de diversidad de Shannon (\pm error típico) por grupo funcional entre inviernos del periodo 1987-2008.

El índice de diversidad (H') en el grupo A se mantuvo sin cambios entre 1987 y 2005, pero la disminución en los valores de este índice en los veranos de 2007 (0.62 ± 0.05 bits/ind) y 2008 (0.49 ± 0.05 bits/ind) fue significativa respecto a 1998 ($H_{8, 196}=32.04$; $p<0.01$). En el grupo B la diversidad tuvo su valor más alto en el verano de 1987 con un promedio de 2.13 ± 0.1 bits/ind y fue significativamente mayor respecto a los veranos de 1994, 2002, 2005, 2007 y 2008 ($H_{8, 196}=64.49$; $p<0.05$), mientras que en el otro extremo del periodo de estudio, los años 2007 y 2008 tuvieron valores relativamente bajos con promedios de 1.05 ± 0.13 y 1.22 ± 0.08 bits/individuo respectivamente, lo que representó diferencias estadísticas ($p<0.05$) con los veranos de 1987 (2.13 ± 0.1 bits/ind), 1998 (1.64 ± 0.07 bits/ind), 2003 (1.7 ± 0.08 bits/ind) y 2004 (1.69 ± 0.06 bits/ind).

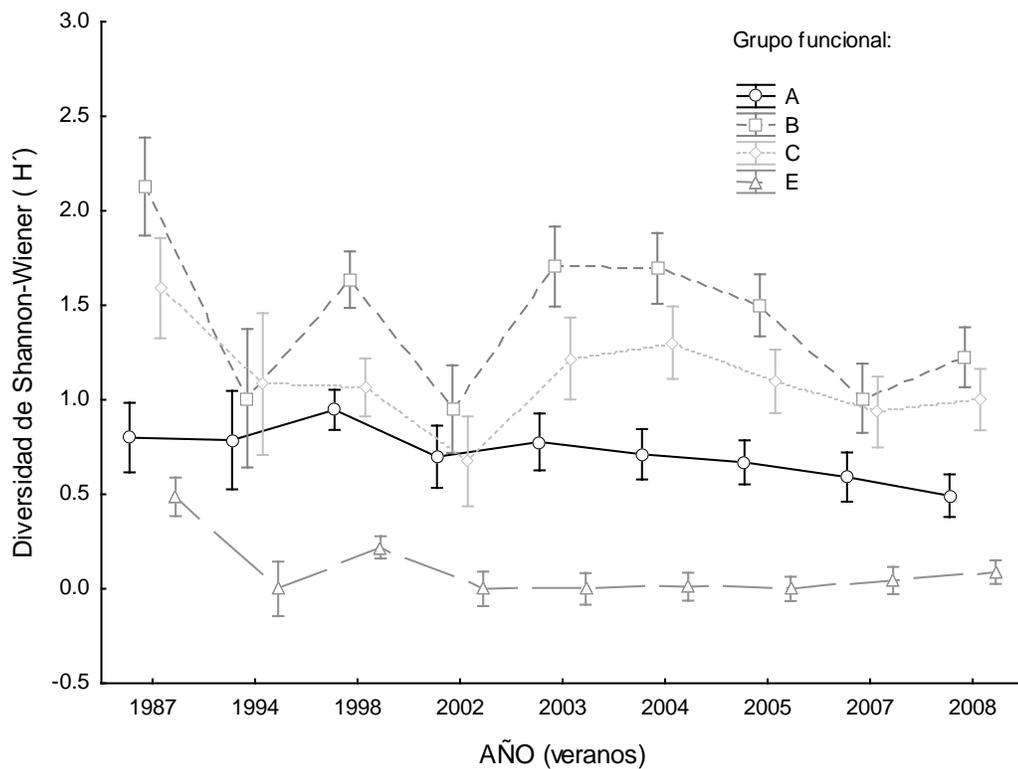


Figura 21. Promedios del índice de diversidad de Shannon (\pm error típico) por grupo funcional entre los veranos del periodo 1987-2008.

En el grupo funcional C, el índice de diversidad también tuvo su valor más alto en el verano de 1987 (1.59 ± 0.1 bits/ind) y tuvo diferencias significativas ($H_{8, 196}=29.19$; $p<0.05$) con los veranos de 1998 (1.13 ± 0.07 bits/ind), 2002 (0.78 ± 0.15 bits/ind), 2007 (0.94 ± 0.11 bits/ind) y 2008 (1 ± 0.08 bits/ind; Fig. 21). En el grupo E se obtuvieron varios veranos con promedios de cero en el índice de diversidad (1994, 2002, 2003 y 2005). En este mismo grupo (E) los veranos de 1987 y 1998 tuvieron promedios de 0.49 ± 0.09 y 0.25 ± 0.05 bits/individuo respectivamente, mismos que fueron estadísticamente superiores con respecto a los veranos de 2002 a 2008 ($H_{8, 196}=71.16$; $p<0.05$; Fig. 21).

Índice de Equidad de Pielou (J')

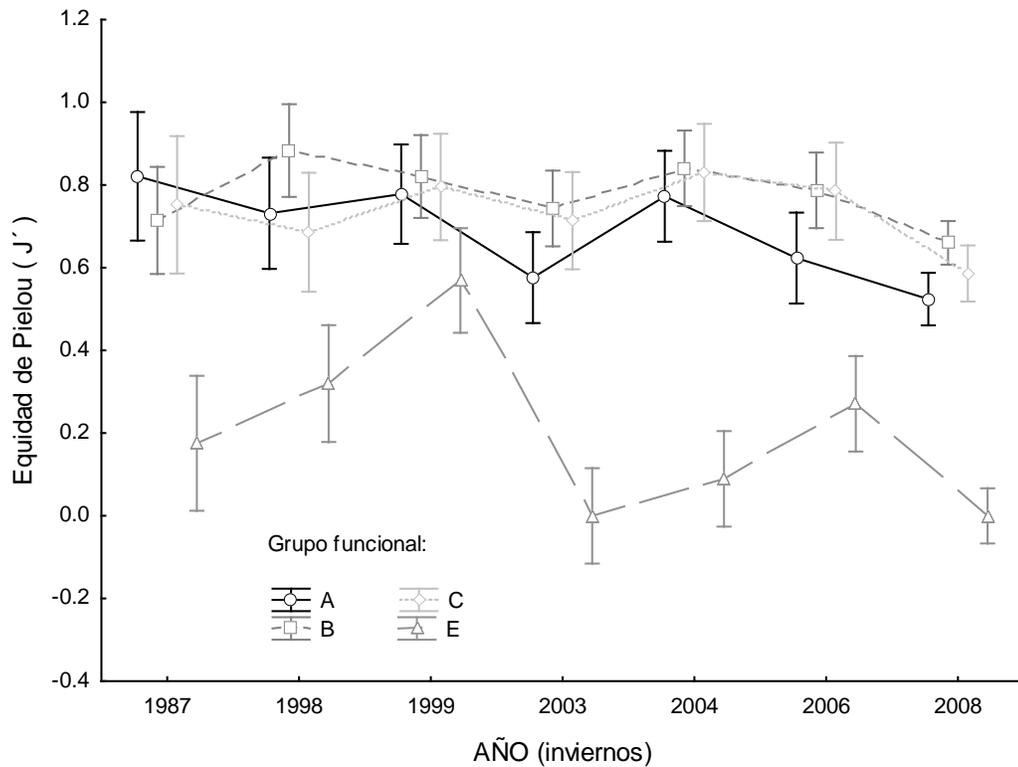


Figura 22. Valores promedio del Índice de equidad de Pielou (\pm error típico) en los grupos funcionales entre los inviernos del periodo 1987-2008.

Entre inviernos el índice de equidad de Pielou en el grupo A presentó diferencias significativas entre 2003 y 2004 ($H_{6, 143}=31.5$; $p=0.037$), así como en el año 2008 en el que disminuyó a 0.53 ± 0.03 respecto a los inviernos de 1999 y 2004 ($p<0.05$). En el conjunto funcional B el índice de equidad alcanzó su valor más alto en el invierno de 1998 pero sólo 1987 y 2008 fueron significativamente menores ($H_{6, 142}=19.16$; $p<0.05$). El grupo C presentó el menor valor de equidad en el invierno de 2008 con un promedio de 0.6 ± 0.04 , lo que se reflejó en diferencias estadísticas con los inviernos de 2004 y 2006 ($p<0.01$; Fig. 22). Debido a que el grupo E está constituido sólo por 4 especies, fue el único en el que la equidad alcanzó valores de cero cuando no se registró a ninguna de ellas (Fig. 22).

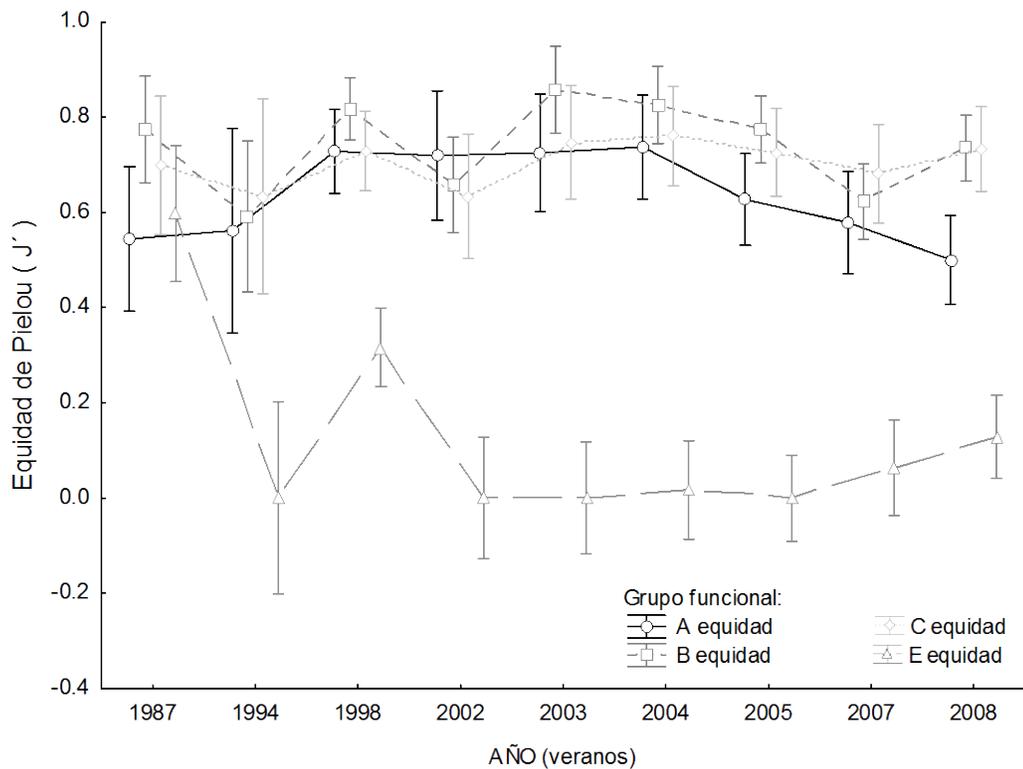


Figura 23. Promedios del índice de equidad de Pielou (\pm error típico) calculado para los grupos funcionales entre los veranos del periodo 1987-2008.

No obstante que la distribución de la abundancia (J') entre las especies del conjunto A no tuvo cambios considerables a través del tiempo, llama la atención que hubo una disminución entre 2004 y 2008 con lo que la equidad de este último año fue estadísticamente menor con respecto al verano de 1998 ($H_{8, 196}=22.18$; $p=0.035$), el cual tuvo un promedio de 0.73 ± 0.04 . Los valores de la equidad en el grupo funcional B fluctuaron entre 0.59 ± 0.13 en el verano de 1994 y 0.86 ± 0.03 en el de 2003, pero en ningún caso se encontraron diferencias significativas. También comparando entre veranos se encontró que el grupo C tuvo valores mínimos de equidad en 1994 con un promedio de 0.63 ± 0.12 , mientras que en 2003 tuvo su valor más alto (0.76 ± 0.03), sin embargo no se encontraron diferencias significativas ($H_{8, 196}=4.1$; $p>0.05$). En varios años se obtuvieron promedios de cero en el índice de equidad del conjunto funcional E,

encontrándose valores significativamente mayores ($H_{8, 196} = 68.65$) en los veranos de 1987 y 1998 con promedios de 0.6 ± 0.1 y 0.37 ± 0.08 respectivamente (Fig. 23).

Índice de Dominancia de Simpson (λ):

En el invierno de 1987 se presentó el valor más bajo en el índice de dominancia de Simpson dentro del grupo funcional A con un promedio de 0.42 ± 0.05 , mientras que el valor más alto de la dominancia se alcanzó en 2008 con un promedio de 0.64 ± 0.03 (Fig. 24). En este mismo grupo (A), en 2008 se presentaron diferencias significativas respecto a los inviernos de 1987 y 1999 ($H_{6, 143} = 26.93$; $p < 0.05$). La dominancia en el grupo B presentó dos periodos de aumento, el primero va del invierno de 1987 (0.28 ± 0.03) al 2003 (0.39 ± 0.05) pero sin alcanzar diferencias estadísticas ($p > 0.05$). El segundo aumento se presentó a partir del periodo invernal de 2004 (0.27 ± 0.02) al del año 2008 (0.51 ± 0.03) con valores significativamente altos en el último año respecto a los inviernos de 1987, 1998, 2004 y 2006 ($H_{6, 144} = 45.83$; $p < 0.05$).

Los cambios en los grupos funcionales B y C son muy similares pero en este caso el grupo C sólo presentó un aumento significativo de la dominancia entre el invierno de 2004 con respecto al de 2008 ($H_{6, 141} = 20.71$; $p = 0.04$; Fig. 24). El valor mínimo de dominancia en el grupo funcional E se presentó en el invierno de 1999 (0.69 ± 0.05) alcanzando diferencias significativas ($H_{6, 120} = 51.8$) respecto a los inviernos de 2003 ($p = 0.002$), 2004 ($p = 0.028$) y 2008 ($p < 0.001$). Este grupo (E) fue el único en registrar un valor máximo de dominancia igual a 1 cuando en el invierno de 2003 se registró sólo a una de las tres especies que lo conforman (Fig. 24).

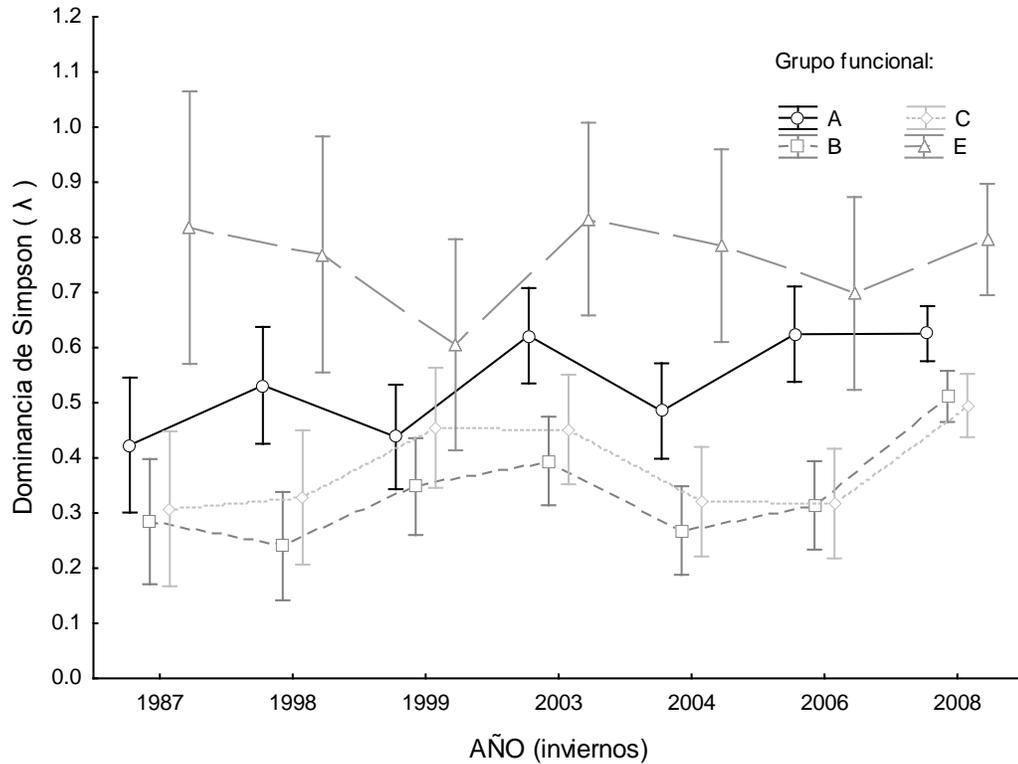


Figura 24. Valores promedio del índice de dominancia de Simpson (\pm error típico) en los grupos funcionales de los inviernos del periodo 1987-2008.

El índice de dominancia en el grupo A fue muy estable entre veranos, sus valores fluctuaron entre 0.61 ± 0.03 en 2005 y 0.49 ± 0.03 en 1998, siendo este último año estadísticamente inferior que el verano de 2008 ($H_{8, 196}=23.55$; $p<0.001$; Fig. 25). La dominancia en el grupo B tuvo dos picos, el primero fue en el verano de 1994 (0.52 ± 0.1) que tuvo diferencias estadísticas al compararlo con 1987 ($H_{8, 196}=48.64$; $p=0.007$) y el segundo pico se presentó en la época cálida del 2002 (0.51) que fue significativamente superior a los valores de dominancia de los veranos de 1987, 1998, 2003 y 2004 ($H_{8, 196}=48.64$; $p<0.05$).

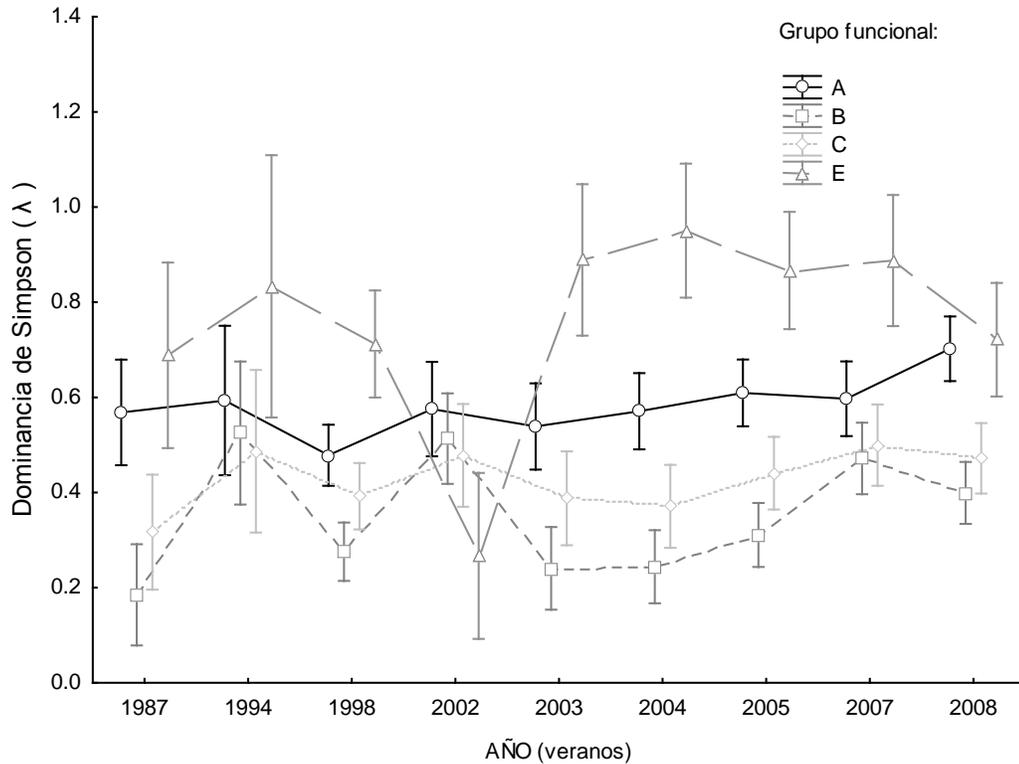


Figura 25. Promedios del índice de dominancia de Simpson (\pm error típico) por grupo funcional en los veranos del periodo 1987-2008.

En el grupo C, el índice de dominancia no tuvo diferencias estadísticas entre los 9 veranos muestreados ($p > 0.05$), su valor máximo se encontró en el verano de 2002 con un promedio de 0.55 ± 0.07 , mientras que el mínimo estuvo en 1987 con un promedio de 0.31 ± 0.04 . Los valores de dominancia en el grupo E fueron mayores que en el resto de los grupos, aunque también tuvieron las varianzas más grandes. La dominancia del grupo (E) alcanzó su valor máximo en la época cálida de 2004 (0.99 ± 0.006), mientras que la dominancia de 2002 fue menor que en los veranos de 2003, 2004, 2005 y 2007 ($H_{8, 196} = 45.62$; $p < 0.05$; Fig. 25).

Relación entre la ictiofauna y el ambiente

A partir de las matrices de similitud de los datos bióticos (abundancia) y la de las variables ambientales, se aplicó la rutina BEST con el fin de encontrar la mejor combinación de variables (después de 999 permutaciones) asociada a los datos de abundancia por medio del índice de correlación de Spearman (P^s).

Previamente, todas las variables abióticas fueron evaluadas mediante correlaciones entre todos los posibles pares de variables (*Draftsman plot*). No hubo evidencia de colinearidad entre ellas ($-0.95 > P^s < 0.95$), por lo que todas fueron consideradas en los análisis BEST (Fig. 26).

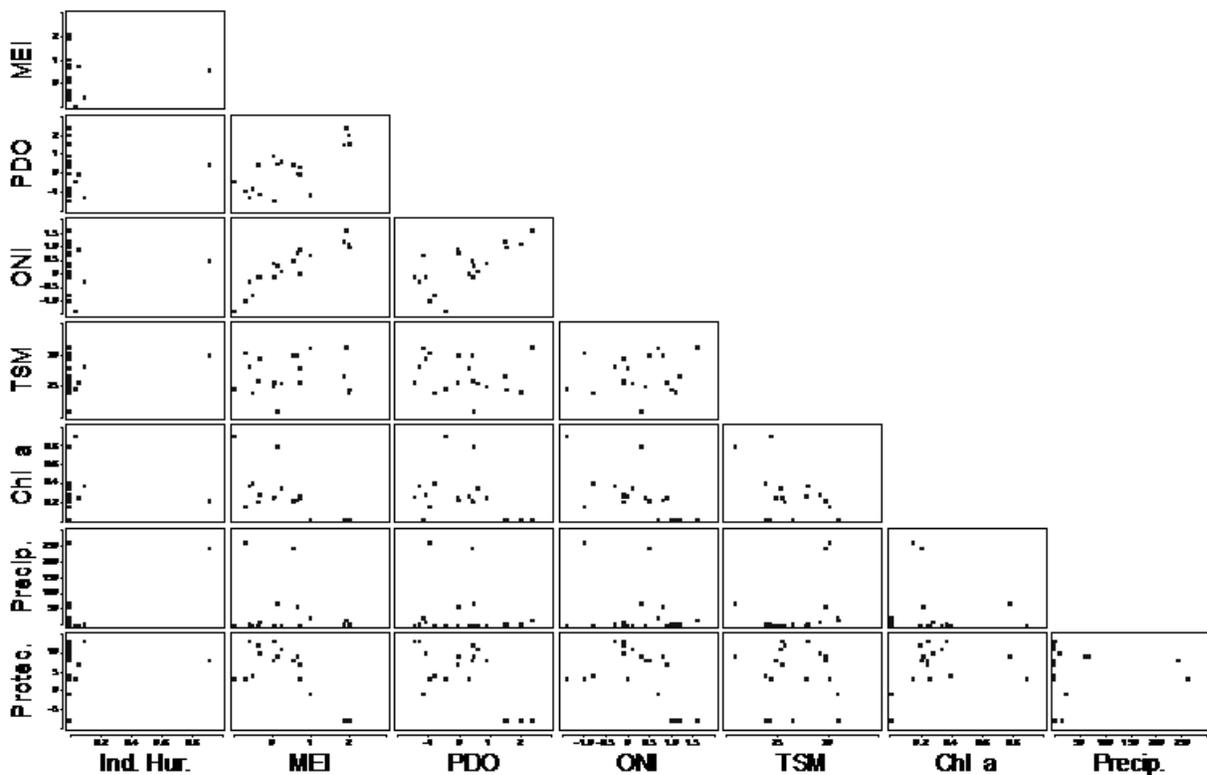


Figura 26. Gráfica múltiple de puntos de las 8 variables abióticas consideradas.

En la Tabla 5 se muestra una síntesis de las correlaciones y de la selección de variables de los análisis que se aplicaron usando como variable diferentes arreglos comunitarios considerando criterios comerciales y ecológicos. No obstante que se encontraron correlaciones relativamente altas como fue el caso del modelo correspondiente a todas las especies ($P^s=0.314$) y el de las especies sin valor comercial ($P^s=0.303$), no se obtuvieron modelos significativos en esta primer serie de análisis ($p>0.05$; Tabla 5). De ahí que se llevó a cabo una nueva serie de análisis con la rutina BEST pero esta vez agregando como variable los “años de protección”.

Tabla 5. Índice de correlación de Spearman (P^s) entre la abundancia de peces en diferentes arreglos y las variables ambientales. En paréntesis se muestra el nivel de significancia que fue obtenido mediante 999 permutaciones. La “x” denota la selección de variables de las cinco mejores correlaciones de cada caso.

	P^s	Índice Huracán	MEI	PDO	ONI	TSM (°C)	Chl a (mg/m ³)	Pp pluvial (mm)
Todas las especies (P=0.21)	0.314		x	x	x			
	0.249		x		x			
	0.277		x	x				
	0.273			x	x			
	0.267		x					
Sin Valor Comercial (P=0.20)	0.303		x	x	x			
	0.295			x	x			
	0.276		x		x			
	0.258		x	x				
	0.231		x					
Especies Comerciales (P=0.37)	0.251		x	x	x			
	0.247		x		x			
	0.237		x					
	0.221		x	x				
	0.197							x
Grupos Funcionales (P=0.24)	0.225		x	x	x			
	0.224			x	x			
	0.217		x		x			
	0.205			x				
	0.203		x	x				

En la Tabla 6 se puede apreciar que sólo el arreglo de grupos funcionales fue significativo al 95% ($p < 0.05$) y tuvo la mejor correlación $P^s = 0.464$, mientras que el de “Todas las especies” lo fue al 90% ($p < 0.01$) con un valor de $P^s = 0.405$. En general todas las correlaciones mejoraron respecto a la serie de análisis anteriores (ver Tabla 5). Destaca el hecho de que la variable “años de protección” fue siempre primer selección y apareció en todos los modelos (Tabla 6).

Tabla 6. Índice de correlación de Spearman (P^s) entre la abundancia de peces en diferentes arreglos y las variables ambientales agregando la variable “años de protección”. En paréntesis se muestra el nivel de significancia que fue obtenido mediante 999 permutaciones. La “x” denota la selección de variables de las cinco mejores correlaciones de cada caso.

	P^s	Índice Huracan	MEI	PDO	ONI	TSM (°C)	Chl a (mg/m ³)	Pp pluvial (mm)	Años de Protección
Todas las especies (P=0.09)	0.405								x
	0.383				x				x
	0.379			x	x				x
	0.365		x		x				x
	0.363		x	x	x				x
Sin Valor Comercial (P=0.12)	0.373								x
	0.372			x	x				x
	0.365				x				x
	0.345		x	x	x				x
	0.339		x		x				x
Especies Comerciales (P=0.17)	0.345								x
	0.316				x				x
	0.309		x		x				x
	0.306		x						x
	0.295			x	x				x
Grupos Funcionales (P=0.001)	0.464								x
	0.374			x					x
	0.346		x						x
	0.345				x				x
	0.327			x	x				x

Al usar como variable biótica la abundancia en el arreglo de grupos funcionales, el modelo fue altamente significativo ($p = 0.001$) y tuvo el coeficiente de correlación más alto del estudio ($P^s = 0.464$). Con los grupos funcionales también aparecieron el PDO y el MEI en la segunda y tercer selección de variables con coeficientes de correlación de

0.374 y 0.346 respectivamente. Por otro lado, con los arreglos comunitarios de “especies sin valor comercial” y “todas las especies”, también se obtuvieron correlaciones relativamente altas (0.431 y 0.449) con los índices oceanográficos (ONI, PDO y MEI) como variables seleccionadas alternadamente entre el segundo y el quinto lugar de cada caso (Tabla 6).

La figura 27 corresponde al análisis LINKTREE en términos de la abundancia de los grupos funcionales, incorporando como variables de respuesta a aquellas que fueron seleccionadas por el análisis BEST que consideró a los subconjuntos funcionales de especies ya que fue el de mayor correlación ($P^s=0.464$; $p=0.001$). En este caso, la variable “años de protección” es responsable de la primer división al 92% de similitud; 1) siete (o menos) años de protección y 2) ocho (o más) años de protección.

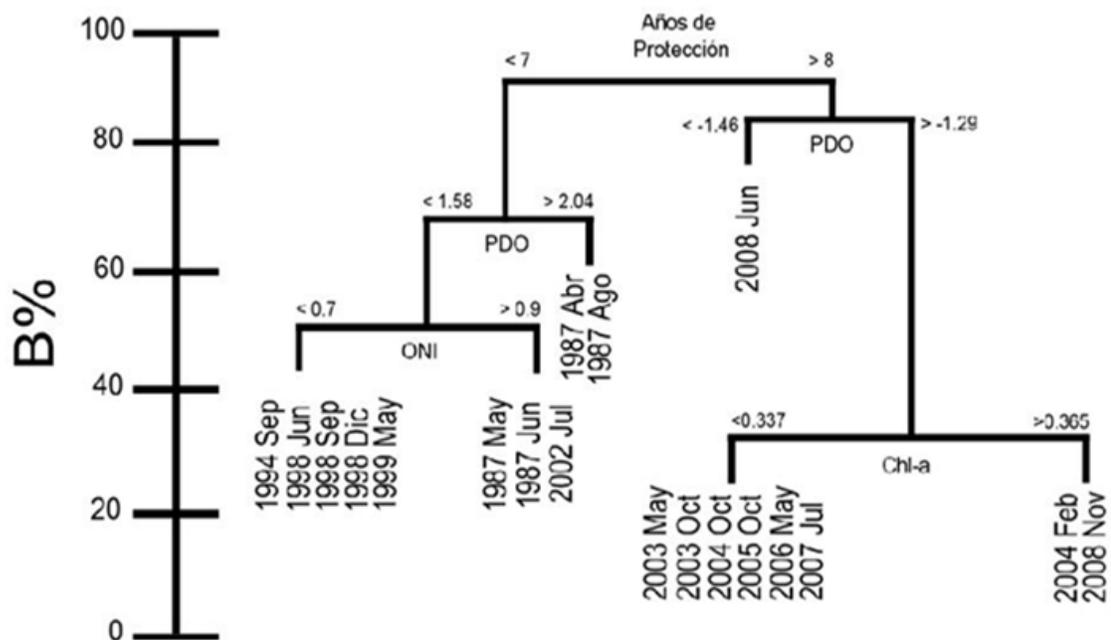


Figura 27. Dendrograma divisivo según el efecto de las variables abióticas sobre la abundancia de los grupos funcionales.

El índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) fue la variable seleccionada en las siguientes dos divisiones; Al 82% de similitud aparece la primera con valores negativos del PDO que se refieren a anomalías térmicas frías, separando grupos de muestras con valores ≤ -1.46 o ≥ -1.29 . La siguiente segregación asociada al PDO se presentó al 66% de similitud y corresponde a anomalías térmicas cálidas con valores ≤ 1.58 o ≥ 2.04 . En las dos divisiones restantes fueron seleccionados el índice oceánico del Niño (ONI) y la concentración de clorofila-a (mg/m^3) al 45 y 34% de similitud respectivamente.

Análisis de tendencias

Partiendo de que los grupos funcionales mostraron una mejor correlación con las variables abióticas en la sección anterior (BEST), se consideraron los atributos comunitarios dentro de cada grupo funcional con el fin de evaluar los cambios comunes y extraer las tendencias mediante el Análisis de Factores de Máxima/Mínima Autocorrelación (MAFA).

En la Tabla 7 se presenta una síntesis de las autocorrelaciones entre la serie original y el factor extraído (MAF 1). Tras un procedimiento de 1000 permutaciones realizado para cada modelo, solamente el primer eje fue retenido en los primeros 4 modelos, mismos que fueron significativos al nivel de 99, 95 y 90 % de confianza, respectivamente (Tabla 7).

El modelo construido con los datos de abundancia por grupo funcional, fue el que obtuvo la correlación más alta (0.90) entre la serie original y el primer factor (Tabla 7). De acuerdo con los resultados de las correlaciones canónicas, los grupos funcionales B y C tuvieron una fuerte influencia sobre la tendencia extraída con coeficientes de 0.87 y 0.86 respectivamente (Tabla 8). En la figura 28 se puede observar que la tendencia de la abundancia de peces en Cabo Pulmo comenzó a aumentar a partir del 11vo

muestreo en Mayo de 2003 y continuó en ascenso hasta Noviembre de 2008 (jornada 19).

Con la información de riqueza específica (por grupo funcional) se obtuvo el modelo con la segunda auto correlación más alta con un coeficiente de 0.8, influyendo considerablemente los grupos B y C que tuvieron coeficientes de 0.8 y 0.93 tras el análisis de correlaciones canónicas (Tabla 8). En cuanto a la tendencia no es difícil apreciar que ésta ha ido disminuyendo con el paso del tiempo (Figura 29).

Tabla 7. Resultados del análisis MAFA considerando como criterios para su arreglo comunitario a los grupos funcionales (GF) y algunos de sus atributos estructurales. $P \leq 0.001 = ***$; $P \leq 0.05 = **$; $P \leq 0.1 = *$; $P > 0.1 = n.s.$

Variable	N	Autocorrelaciones	
		MAF 1	MAF 2
Abundancia	6	0.898 ***	0.618 n.s.
Riqueza (S)	3	0.804 ***	0.151 n.s.
Equidad (J')	4	0.626 **	0.066 n.s.
Diversidad (H')	4	0.608 *	0.265 n.s.
Dominancia (λ)	4	0.464 n.s.	0.281 n.s.

De acuerdo con el análisis MAFA, el primer factor extraído de la diversidad por grupo funcional, indicó dos periodos en los que tendió a disminuir; el primero fue de la jornada 1 (abril de 1987) a la jornada 10 (Julio del 2002), mientras que el segundo estuvo entre

febrero de 2004 y noviembre de 2008 (Figura 30). La correlación del MAF 1 con los valores de diversidad, tuvo un coeficiente de 0.608 al 90% de confianza (Tabla 7). En este modelo (diversidad), las correlaciones canónicas indicaron que el grupo funcional C tuvo mayor peso sobre la forma del 1er factor con un coeficiente de 0.95 (Figuras 31 y 33).

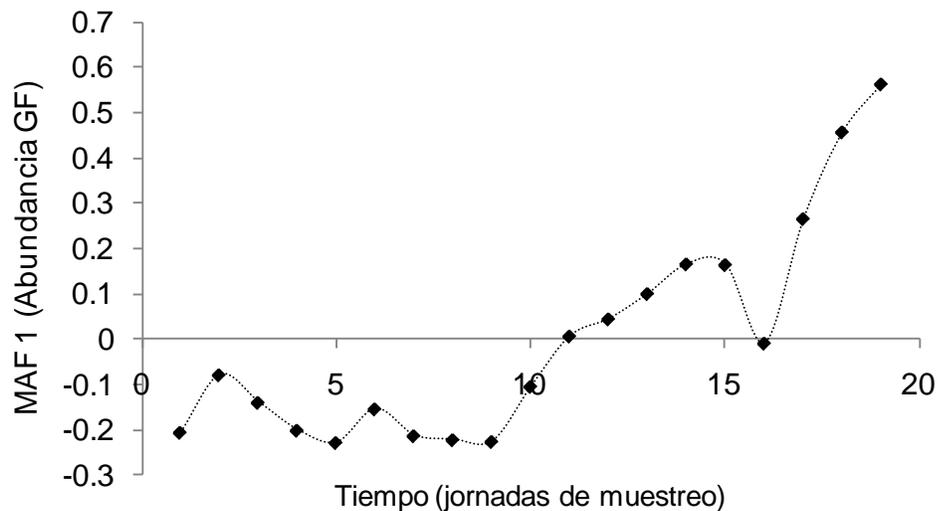


Figura 28. Tendencia de la abundancia en los grupos funcionales (MAF 1) a través de las jornadas de muestreo realizadas en el arrecife de Cabo Pulmo entre 1987 y 2008. Las jornadas de muestreo corresponden a las de la Tabla 1.

Con los datos de equidad por grupo funcional encontramos que el MAF 1 fue disminuyendo en una serie de fluctuaciones que encontraron en noviembre de 2008 uno de sus valores más bajos (Figura 31). Los datos de equidad y de la tendencia (MAF 1) tuvieron un coeficiente de autocorrelación de 0.63 con una confianza del 95% (Tabla 7). Destacaron los grupos B y D por su peso en el modelo con coeficientes de 0.34 y 0.67 respectivamente, de acuerdo con el análisis de correlaciones canónicas (Tabla 8).

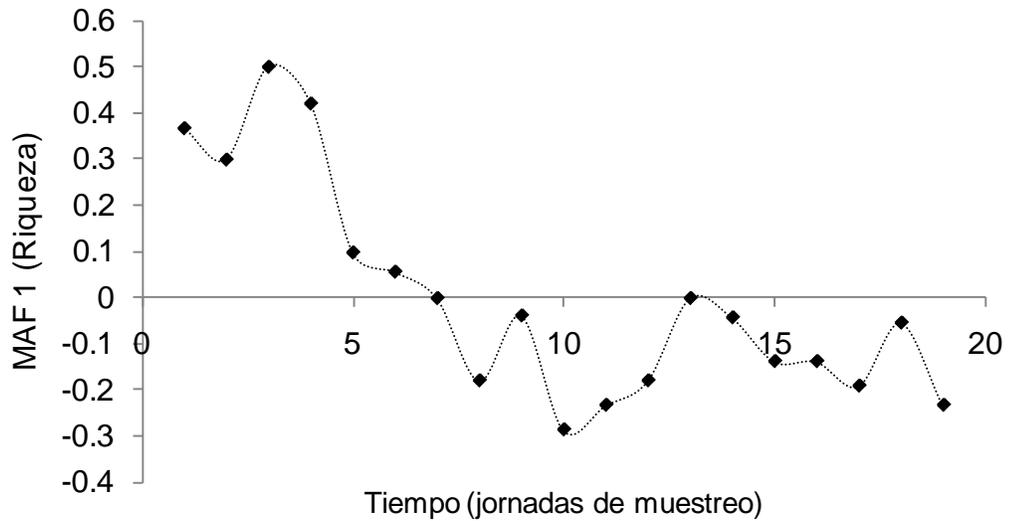


Figura 29. Tendencia de la riqueza específica (S) en los grupos funcionales a través de las jornadas de muestreo realizadas en Cabo Pulmo entre 1987 y 2008. Las jornadas de muestreo corresponden a las de la Tabla 1.

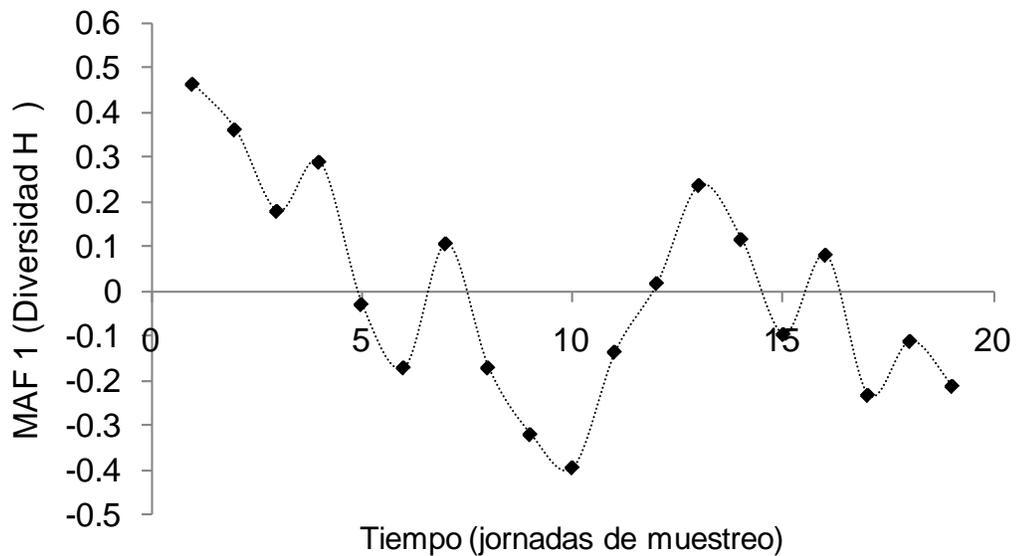


Figura 30. Tendencia de la diversidad de Shannon (H') en los grupos funcionales a lo largo de las jornadas de muestreo realizadas en Cabo Pulmo entre 1987 y 2008. Las jornadas de muestreo corresponden a las de la Tabla 1.

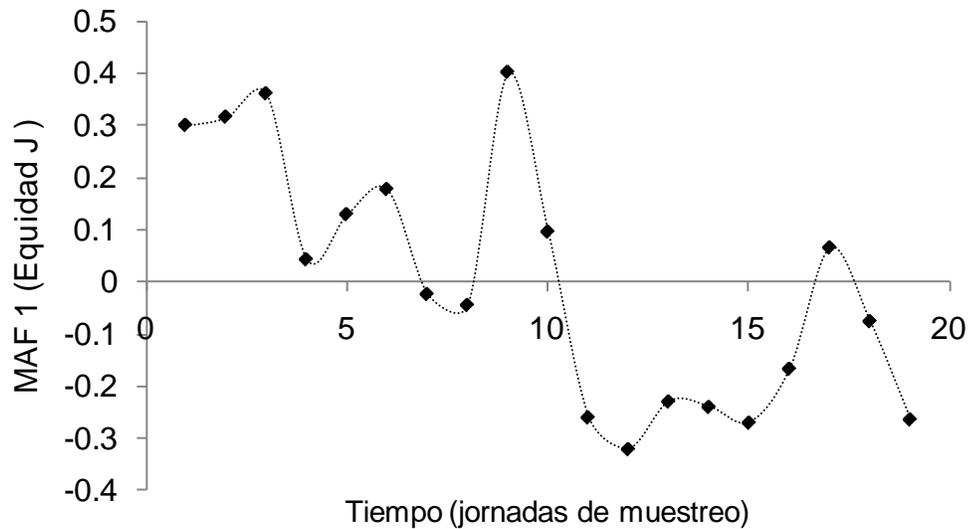


Figura 31. Tendencia del índice de equidad (J') en los grupos funcionales a través de las 19 jornadas de muestreo realizadas en el área de estudio entre 1987 y 2008. Las jornadas de muestreo corresponden a las de la Tabla 1.

Tabla 8. Correlaciones canónicas entre los grupos funcionales y las tendencias (MAF 1) de los atributos comunitarios.

Atributo Comunitario	Grupos Funcionales					
	A	B	C	D	E	F
Riqueza	0.69	0.81	0.94	--	--	--
Abundancia	0.65	0.87	0.86	0.18	0.55	0.67
Diversidad	0.23	0.60	0.95	0.20	--	--
Equidad	0.14	-0.34	-0.17	0.62	--	--

Tras la extracción de tendencias se aplicaron correlaciones no paramétricas buscando las posibles asociaciones entre los coeficientes de los factores (MAF 1) y las variables abióticas. En la Tabla 9 se muestra una síntesis de los resultados de las correlaciones, destacando el hecho de que las variables relacionadas con la protección del arrecife de

Cabo Pulmo fueron seleccionadas como variables descriptoras en todos los casos. Las variables ambientales tuvieron correlaciones significativas con las tendencias de la riqueza y la diversidad, destacando los índices oceanográficos MEI, ONI y PDO junto con otros parámetros como la concentración de clorofila-a (mg/m^3), la precipitación pluvial (mm) y los huracanes (Tabla 9).

Tabla 9. Resultados de la correlación por rangos de Spearman entre los coeficientes de las tendencias (MAF) de los índices comunitarios en los grupos funcionales y las variables abióticas.

Variable	MAF	Variable	Spearman R (<i>P_w</i>)	t (N-2)	P
Abundancia	1	Años Protección	0.822	5.95	0.001
		Año	0.796	5.43	0.001
Riqueza	1	Protección	-0.77	-4.89	0.001
		Año	-0.722	-4.31	0.001
		Años Protección	-0.717	-4.24	0.001
		MEI	0.630	3.34	0.004
		Índice de Huracán	-0.595	-3.05	0.007
		Chl a	-0.545	-2.68	0.016
		ONI	0.486	2.26	0.037
Diversidad (H')	1	MEI	0.607	3.15	0.006
		PDO	0.591	3.02	0.008
		ONI	0.603	3.12	0.006
		Chl a	-0.540	-2.65	0.017
		Precipitación	0.647	3.50	0.003
		Protección	-0.633	-3.37	0.004
		Año	-0.476	-2.23	0.039
Equidad (J')	1	Años Protección	-0.670	-3.72	0.002
		Protección	-0.567	-2.84	0.011
		Año	-0.673	-3.75	0.002

Eliminando el Efecto de las Variables Ambientales

Para extraer el efecto de las variables ambientales sobre algunos de los índices comunitarios se aplicaron análisis de regresión lineal múltiple y se eliminaron valores extremos usando como criterios los estadísticos de Cook y Mehalanobis (Tabachnick y Fidell, 2007). Finalmente se graficaron los residuales de los modelos depurados para analizar sus tendencias mediante la significancia de las líneas de regresión (Figuras 36 a 38; Tabla 12).

Tabla 10. Resultados de las regresiones lineales múltiples de algunos atributos estructurales en diferentes arreglos comunitarios.

Variable Dependiente	n	Adj. R ²	Constante	F	P
N todas	11	0.57	94.7	7.52	0.016
N no comerciales	12	0.53	105.34	7.25	0.013
N comerciales	6	0.76	218.32	9.13	0.053
S Todas	11	0.65	7.44	7.06	0.016
S no com	7	0.8	8.01	7.02	0.13
S com	10	0.68	3.21	5.84	0.04
H todas	17	0.55	1.61	3.83	0.033
H no com	11	0.66	-2.99	7.47	0.014
H com	14	0.62	0.89	8.01	0.005
Dom todas	7	0.82	2.23	10.34	0.043
Dom no com	10	0.55	1.79	6.53	0.025
Dom com	11	0.56	0.53	5.33	0.32

En total se construyeron y depuraron 18 modelos de regresión múltiple, de los cuales fueron significativos 17 ($p < 0.05$; Tabla 10) y explicaron entre el 53 y el 82% de la variación total.

Tabla 11. Resultados de las regresiones lineales múltiples de la abundancia de grupos funcionales.

Grupo Funcional (N) (Variable dependiente)	n	Adj. R ²	Constante	F	P
A	12	0.68	18546.15	24.68	0.001
B	11	0.64	11069.43	10.01	0.006
C	8	0.7	10493.5	17.91	0.005
D	9	0.68	46.02	6.61	0.034
E	14	0.63	3720.64	6.62	0.009
F	12	0.61	343	6.71	0.014

Después de evaluar los valores extremos en los modelos que consideraron la importancia comercial fue necesario eliminar entre dos y trece muestras (jornadas de muestreo; Tabla 10). Mientras tanto, en los modelos construidos con la abundancia de grupos funcionales fue necesaria la eliminación de entre 5 y 11 muestras debido a la presencia de *outliers*. Los coeficientes de determinación fueron más consistentes en los modelos de grupos funcionales y fluctuaron entre 0.61 y 0.7 (Tabla 11).

Para evaluar la significancia de la pendiente de los residuales de todos los modelos depurados se aplicaron regresiones lineales simples, donde los residuales fueron la variable dependiente y el tiempo la variable independiente (Tabla 12). Los modelos con pendientes diferentes de cero ($\alpha=0.01$) fueron los que consideraron como variable dependiente los siguientes atributos comunitarios; la abundancia de especies no comerciales ($t_{(\alpha=0.1, \nu=10)}=1.86$), la riqueza de especies no comerciales ($t_{(\alpha=0.1, \nu=5)} = -15.76$), el índice de diversidad calculado para todas las especies ($t_{(\alpha=0.1, \nu=15)}=-2.11$), el índice de diversidad de los peces con valor comercial ($t_{(\alpha=0.1, \nu=12)}=440.83$), la dominancia de Simpson calculado para todas las especies ($t_{(\alpha=0.1, \nu=5)}=5.49$) y la abundancia de los grupos funcionales B ($t_{(\alpha=0.1, \nu=9)}=2.99$), C ($t_{(\alpha=0.1, \nu=6)}=7.49$) y E ($t_{(\alpha=0.1, \nu=12)}=2.01$).

Tabla 12. Resultados de la prueba t de Student ($\alpha=0.1$) para conocer la significancia de la pendiente de los residuales de diferentes atributos comunitarios. Se denota con ** a aquellos atributos con pendientes significativamente diferentes de cero.

Atributo Comunitario	n	g.l. (n-2)	t ($\alpha=0.1$)	Pendiente (β)
N Todas	11	9	0.56	$\beta = 0$
N Comerciales	6	4	-0.62	$\beta = 0$
N No comerciales **	12	10	1.86	$\beta \neq 0$
S Todas	11	9	-0.94	$\beta = 0$
S Comerciales	10	8	0.51	$\beta = 0$
S No Comerciales **	7	5	-15.76	$\beta \neq 0$
H' Todas **	17	15	-2.11	$\beta \neq 0$
H' Comerciales **	14	12	440.83	$\beta \neq 0$
H' No Comerciales	11	9	0.07	$\beta = 0$
Dom Todas **	7	5	5.49	$\beta \neq 0$
Dom Comerciales	11	9	-0.83	$\beta = 0$
Dom No Comerciales	10	8	0.67	$\beta = 0$
N Grupo Funcional A	12	10	1.59	$\beta = 0$
N Grupo Funcional B **	11	9	2.99	$\beta \neq 0$
N Grupo Funcional C **	8	6	7.49	$\beta \neq 0$
N Grupo Funcional D	9	7	0.01	$\beta = 0$
N Grupo Funcional E **	14	12	2.01	$\beta \neq 0$
N Grupo Funcional F	12	10	0.01	$\beta = 0$

Tras la extracción del efecto del ambiente y el análisis de los residuales, fue posible confirmar que la protección ha provocado cambios comunitarios que van en el mismo sentido que los cambios atribuibles a la variabilidad ambiental, al menos durante el periodo de observación (Figuras 32, 33 y 34).

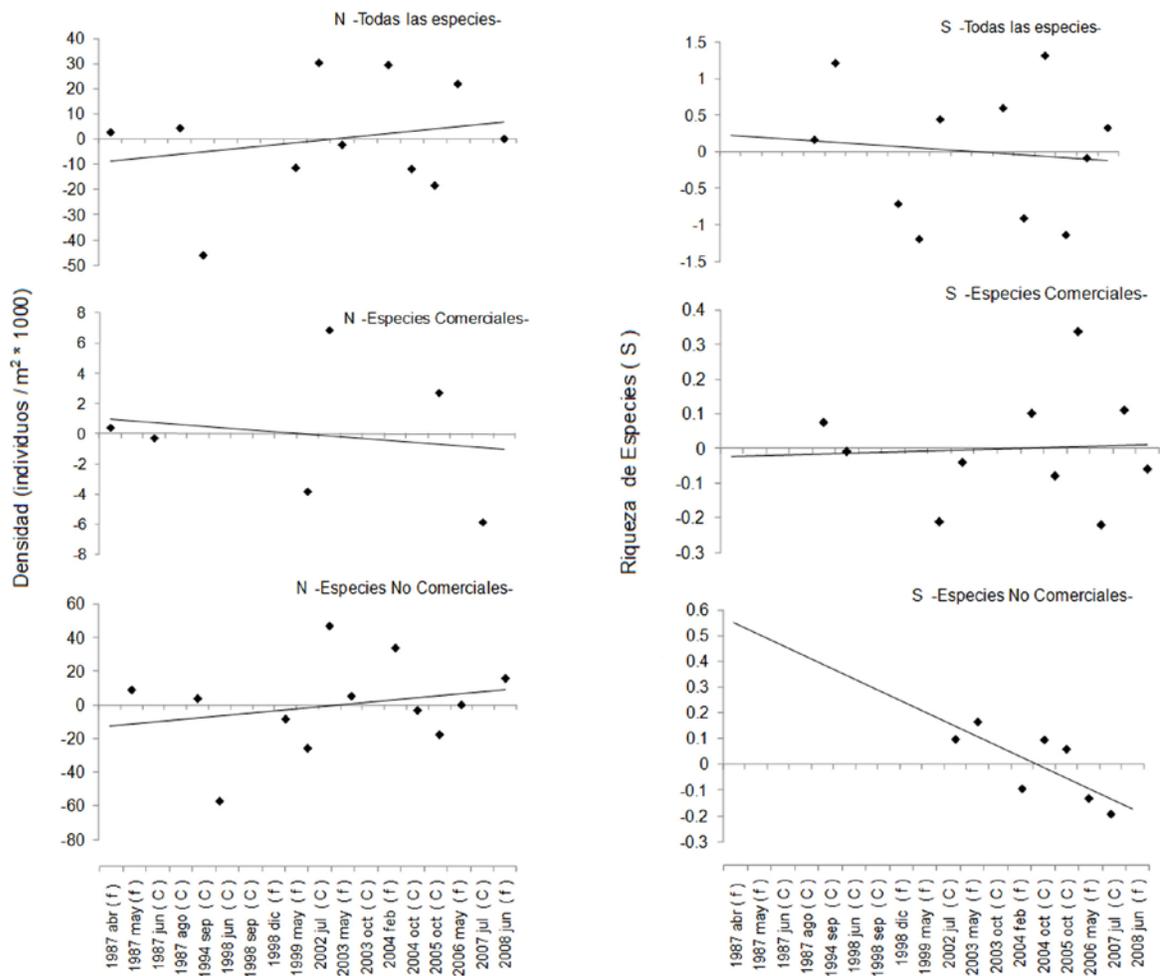


Figura 32. Residuales de la abundancia y la riqueza de especies en diferentes arreglos de la comunidad íctica de acuerdo a su importancia comercial.

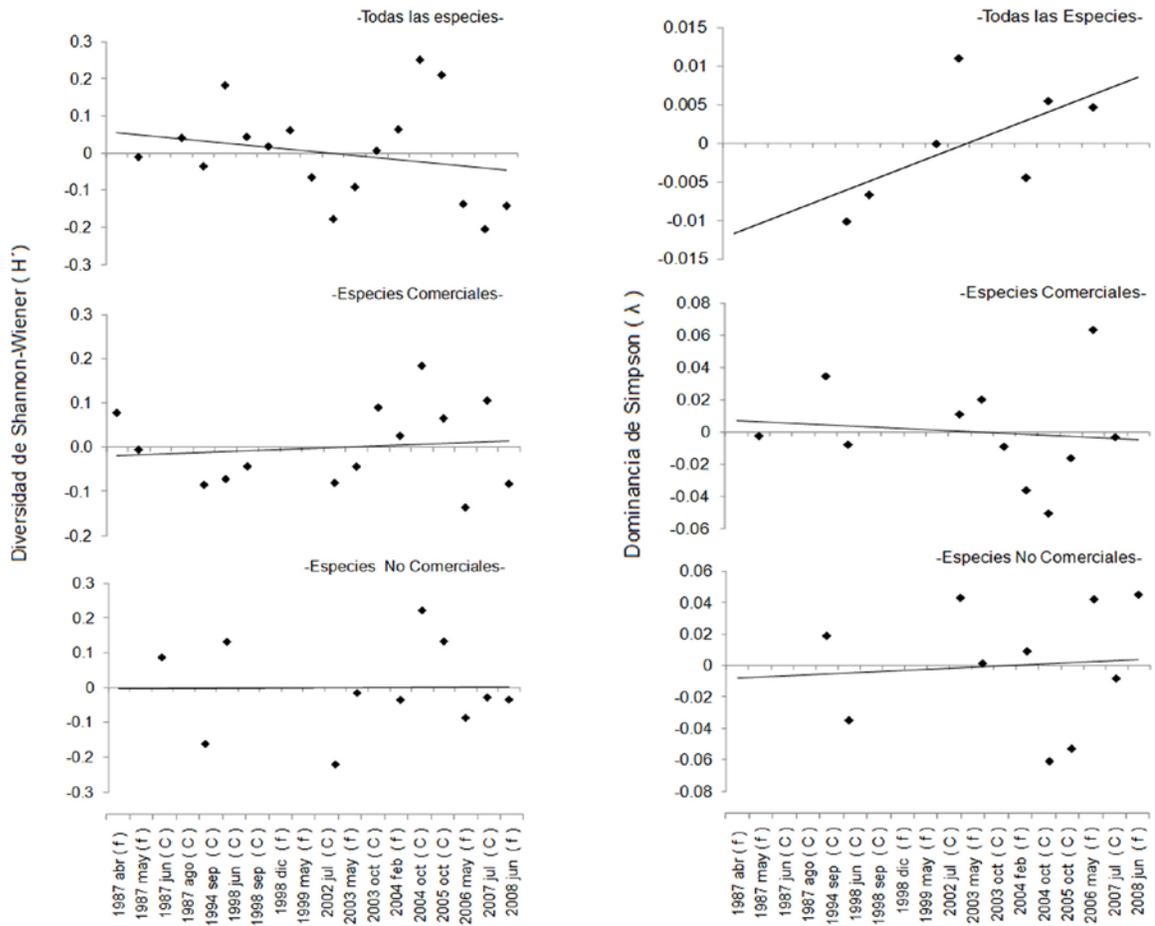


Figura 33. Residuales del índice de diversidad de Shannon-Wiener y la dominancia de Simpson en tres arreglos diferentes de la comunidad íctica considerando la importancia comercial como criterio de división.

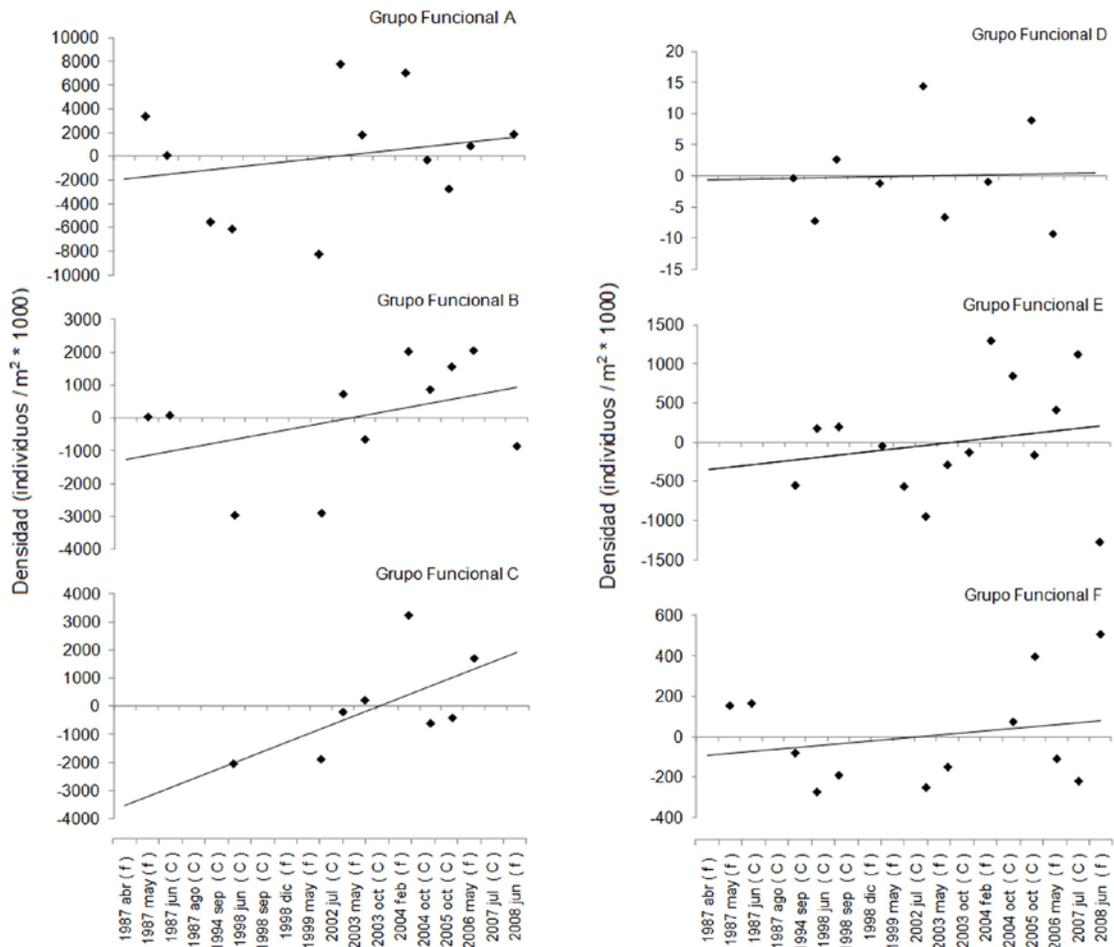


Figura 34. Residuales de la densidad de individuos dentro de cada grupo funcional por jornada de muestreo.

DISCUSIÓN

El contexto de la ictiofauna en Cabo Pulmo

Baja California Sur es el estado de mayor litoral de México, con 2,705 km de costas que colindan con el océano Pacífico al oeste y con el Golfo de California en el lado este (INEGI, 2010). La diversidad de peces que se puede encontrar en aguas sudcalifornianas es considerada entre las más altas del Pacífico Oriental (De la Cruz-Agüero *et al.*, 1997). El arrecife de Cabo Pulmo es típico del sur del Golfo de California, de acuerdo con una clasificación basada en la composición de especies de peces marinos (De la Cruz-Agüero *et al.*, 1997; Villareal-Cavazos *et al.*, 2000).

La ictiofauna de Cabo Pulmo y del sur del Golfo, se caracteriza por la presencia de especies de afinidad templada, subtropical y tropical (Thomson *et al.*, 2000). De ahí que, por su carácter transicional, la abundancia y la diversidad de peces varíen según la época del año, siendo más abundantes y menos diversos en invierno, mientras que en verano el patrón se invierte (Baumgartner y Christensen, 1985; Villarreal-Cavazos *et al.*, 2000). Sin embargo, estas variaciones no siempre son detectadas estadísticamente, tal como se ha reportado para la estructura ictiofaunística en Cabo Pulmo (Alvarez-Filip, 2004; Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006) al igual que en otras zonas del suroeste del Golfo de California (Pérez-España *et al.*, 1996).

En este estudio se cuantificaron 109 especies de peces en el periodo de 21 años considerados, lo cual representa el 46% del elenco total registrado en el arrecife de Cabo Pulmo (Villarreal-Cavazos *et al.*, 2000) y coincide con las 108 especies reportadas por Brusca y Thomson en 1975. Otros estudios de menor alcance temporal han registrado entre 62 y 69 especies de peces en el arrecife de Cabo Pulmo (e.g. Alvarez-Filip, 2004; Saldívar-Lucio, 2008).

Las especies dominantes en la zona de estudio (*Thalassoma lucasanum*, *Chromis atrilobata* y *Stegastes rectifraenum*), también han sido descritas como tales dentro del

Golfo de California, desde Bahía de los Ángeles, en el norte, hasta el corredor turístico de Los Cabos, en el sur, aunque la posición que ocupa cada especie según su dominancia, va cambiando con la latitud. Mientras que *Chromis atrilobata* es la especie dominante entre Santa Rosalia y Loreto, *Thalassoma lucasanum* lo es en Bahía de La Paz, Cabo Pulmo y Los Cabos (Fernández-Rivera Melo, 2006; Moreno-Sánchez, 2009). Ambas especies realizan la actividad de forrajeo en grupo, se alimentan de zooplancton y se distribuyen habitualmente entre los 2 y los 25 metros de profundidad, aunque *Chromis atrilobata* posee mayor tolerancia a temperaturas bajas, ocupando hasta los 33° de latitud en su límite norte de distribución (Allen *et al.*, 1991).

Índices Comunitarios

Abundancia

Entre los efectos más consistentes que tiene la pesca sobre las poblaciones de peces se ha reportado la disminución en abundancia, eliminación de los individuos más grandes y modificación de la estructura edad-talla (Jennings y Blanchard, 2004; Forcada, 2007). En contraste, el cese o reducción de la pesca promueve un incremento en abundancia así como en la talla y edad promedio de las especies protegidas (Planes *et al.*, 2008). Junto con el tamaño del cuerpo hay cambios de escala en cada proceso fisiológico, que si bien se encuentran en el plano de la autoecología, cobran un nuevo significado cuando son multiplicados por el número de individuos en la población o en la comunidad, de tal forma que una mayor tasa de ingestión puede traducirse en una mayor mortalidad de presas o la excreción en mayor regeneración de nutrientes (Peters, 1983).

Tras el cierre a la pesca en el arrecife de Cabo Pulmo se observó el aumento significativo de la abundancia de especies comerciales a partir del año 2003, es decir, ocho años después del establecimiento oficial del área protegida (Fig. 10). El aumento también se presentó en el resto de la comunidad a partir del mismo año (Figs. 3 y 10) y

pudo confirmarse a través de la tendencia que fue extraída de los datos de abundancia por grupo funcional (Fig. 28).

Estos resultados coinciden con otros estudios que reportan que entre 3 y 9 años aparecen los primeros síntomas en el restablecimiento de las abundancias de especies comerciales (Wantiez *et al.*, 1997; Russ *et al.*, 2005), aunque otros estudios sugieren de 15 a 40 años de protección para alcanzar condiciones similares a las que predominaban antes de la explotación pesquera (Russ y Alcalá, 2004). Se sabe que las especies altamente vulnerables a la pesca y con niveles de explotación considerables responden en mayor magnitud al efecto reserva, siendo éstas generalmente especies depredadoras de gran tamaño y muy longevas pertenecientes a las familias Serranidae, Lutjanidae, Balistidae, Acanthuridae y Haemulidae, aunque también pueden enlistarse especies omnívoras y herbívoras de las familias Kyphosidae, Labridae y Scaridae (Sale, 2002; Planes *et al.*, 2008). Estas mismas familias acumulan más del 70% de las especies que en su momento se pescaron en Cabo Pulmo, por lo que su incremento ha sido una aportación fundamental en la tendencia ascendente de la abundancia de peces en general (Figs. 10 y 28).

Pero los beneficios de un área marina protegida no pueden extenderse de igual forma a todas las especies de una comunidad (Mosquera *et al.*, 2000), además de que debe considerarse la existencia de una fuerte variabilidad natural que también afecta la abundancia de la ictiofauna (Holbrook *et al.*, 1994). Francour (1994) menciona que la variabilidad temporal debe ser considerada para entender mejor el efecto de la protección sobre la abundancia de peces. Se sabe que en Cabo Pulmo, al igual que en toda la zona sur del Golfo de California, la abundancia de peces varía con el cambio de temperatura según la época del año, presentándose mayores cantidades de estos organismos durante el invierno (Alvarez-Filip *et al.*, 2006).

Cabe la posibilidad de que los aumentos de abundancia reportados en el presente trabajo fueran un artefacto de la variación estacional de la abundancia, pero, en primer lugar, el esfuerzo de muestreo fue ligeramente superior para las épocas cálidas (58%

del total), que es cuando las abundancias de la ictiofauna local disminuyen. En segundo lugar, durante la fase de explotación en el área de estudio, previo al decreto de protección, el esfuerzo de pesca se efectuó en su gran mayoría durante los veranos, según testimonios de los propios habitantes, debido a que los vientos del norte que predominan en invierno, dificultan las maniobras implicadas en la navegación y captura. Este sesgo en el esfuerzo pesquero según la época del año implicaría que si el aumento de abundancia de las especies comerciales es una respuesta a la protección del área, entonces debiera aumentar el número de peces de manera gradual al comparar entre veranos (época de pesca). Como se puede apreciar en la figura 35, en efecto, la abundancia de los peces comerciales en Cabo Pulmo ha ido aumentando gradualmente entre veranos.

Una vez confirmado el aumento de los peces comerciales, en su mayoría compuestos por depredadores, se debe tener presente que tales hallazgos también podrían implicar una mayor intensidad de depredación en el arrecife. Según la teoría de la depredación, ésta determina la estructura de las asociaciones de las presas, debido a que altera la distribución de sus abundancias (Ricklefs y Miller, 2000). Si bien la depredación es un proceso importante en la ecología de comunidades, muchos ecólogos coinciden en que no existe un solo factor determinante sobre su estructura, reconociendo la relevancia que pueden tener otros procesos ecológicos como la competencia y el reclutamiento (Hixon, 1991).

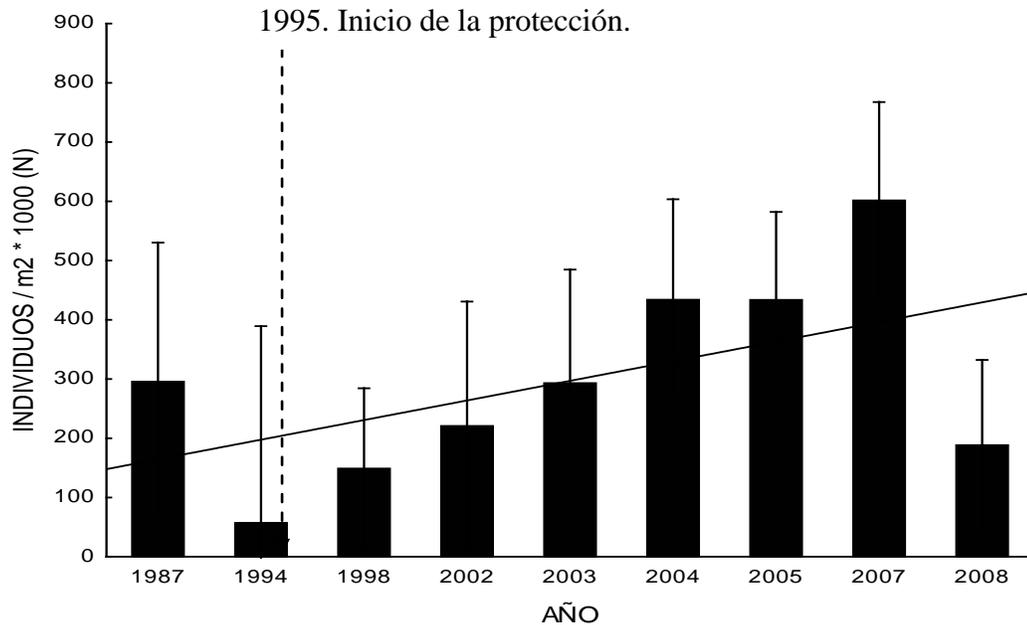


Figura 35. Abundancia (individuos / m² * 1000) de peces comerciales entre los veranos de 1987 a 2008. En la figura se presenta la abundancia promedio por verano \pm error típico.

Riqueza y Diversidad

El primer estudio al respecto de los cambios ecológicos provocados por la protección del arrecife de Cabo Pulmo fue realizado por Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006), quienes reportaron disminuciones de la riqueza específica y la diversidad, tanto biológica como taxonómica, entre 1987 y 2003. No obstante que los hallazgos citados coinciden con los resultados del presente trabajo, ha llamado poderosamente la atención el hecho de que 2007 y 2008 fueron años con valores aún más bajos en la riqueza de especies y la diversidad (Figs. 2 y 4), cuando se esperaba que sucediera lo contrario en respuesta a una mayor acumulación del efecto de la protección (UNESCO, 2003; Halpern, 2003; Worm *et al.*, 2006). La tendencia de la comunidad íctica a disminuir en riqueza y diversidad fue confirmada en los arreglos que consideraron criterios comerciales (Figs. 9 y 12), aunque resulta mucho más claro observarlo en las tendencias extraídas de la riqueza y la diversidad de los grupos funcionales (Figs. 30 y 32).

En principio, no resulta sencillo usar el escenario de un ecosistema de baja diversidad para explicar la disminución de la riqueza y la diversidad en Cabo Pulmo, debido a que no se conocen cuáles eran sus niveles en estado prístino, así como también se desconoce el proceso de cambio en sitios aledaños que no han sido sujetos de protección (Forcada *et al.*, 2008). Sin embargo, es reconocido que los procesos clave que podrían estar actuando detrás de los cambios comunitarios observados son la depredación y la competencia (Guidetti, 2006; Reyes-Bonilla y Álvarez-Filip, 2008), aunque también puede encontrarse una explicación plausible bajo un escenario de perturbación intermedia (Hall *et al.*, 2008) o en la relación entre la variabilidad ambiental y las poblaciones de peces (Bakun *et al.*, 2010) que se reflejó en algunos de los índices comunitarios (Tablas 7, 8 y 10). Cada una de estas posibilidades será discutida en su momento.

Es importante recordar que uno de los paradigmas más importantes en biología de la conservación es la recuperación y mantenimiento de la biodiversidad (Van Dyke, 2008). El precepto de que a mayor diversidad biológica es mejor el estado de conservación de un ecosistema se encuentra ampliamente distribuido en la literatura especializada (UNESCO, 2003; Mac Nally y Fleishman, 2004; Stem *et al.*, 2005). Sin embargo, en años recientes se han reportado resultados contradictorios cuando se relaciona el buen estado de conservación de un ecosistema y el efecto de la depredación sobre la riqueza y la diversidad (Sergio *et al.*, 2008); por ejemplo, Heinlein y colaboradores (2010), encontraron que los peces depredadores en arrecifes de Moorea (Polinesia Francesa) pueden alterar la diversidad de la comunidad de peces debido a la disminución indiscriminada de la abundancia poco después del asentamiento de larvas y juveniles, reduciendo así la riqueza de especies presentes en el arrecife. Es de esperar que en un área marina protegida la depredación sea intensa, puesto que las especies depredadoras figuran entre los principales objetivos de protección y la depredación en sí constituye un proceso clave en un ecosistema sano, de tal forma que la creciente presencia de depredadores que resulta de aplicar medidas de protección y manejo como puede ser el cese a la pesca, conduce a la disminución de la riqueza y la

diversidad dentro del área protegida (Carr y Hixon, 1995; Shears y Babcock, 2002; Heinlein *et al.*, 2010).

Además de la depredación, la variación del clima oceánico puede afectar algunos atributos de las comunidades de peces (Lluch-Belda *et al.*, 2005; Worm y Lotze, 2009). Como respuesta a la variabilidad ambiental en la porción sur del Golfo de California, la riqueza y la diversidad de peces disminuye durante invierno (Baumgartner y Cristensen, 1985; Perez-España *et al.*, 1996; Bakun *et al.*, 2010). Durante el periodo de estudio se presentaron dos periodos de enfriamiento, primero de 1987 a 1999 y después de 2004 a 2008 (NOAA, 2010_b), por lo que fue necesario eliminar el efecto del ambiente para poder corroborar si parte de los cambios observados también han sido responsabilidad del aumento de la depredación (protección). Por ello es que solamente después de la extracción del efecto de las variables ambientales y del análisis de residuales fue posible confirmar que la depredación ha tenido un efecto significativo sobre la disminución de la riqueza de las especies no comerciales, así como en la baja de la diversidad de todas las especies y en las especies comerciales (Tabla 12; Figs. 32 y 33). Tales resultados coinciden con los de Reyes-Bonilla y Álvarez-Filip (2008), quienes relacionaron la disminución de la riqueza y la diversidad de la ictiofauna del arrecife de Cabo Pulmo con el aumento en el nivel trófico promedio entre 1987 y 2006.

Debido a la carencia de otros estudios a mediano y largo plazo sobre los cambios estructurales de la ictiofauna en el Golfo de California, resulta oportuno hacer comparaciones en una escala espacial, ya que existe un considerable número de trabajos que incluyen a la riqueza de especies y la diversidad en el análisis de la estructura en comunidades de peces (e.g. Sánchez-Ortíz *et al.*, 1997; Aburto-Oropeza y Balart 2001; Arreola-Robles y Elorduy-Garay 2002; Rodríguez-Romero *et al.*, 2005). No obstante el número de estudios existentes en términos del índice de diversidad de Shannon, no resulta sencillo realizar comparaciones entre diferentes investigaciones debido a que las unidades en que se expresa varía según los autores e incluso llega a omitirse tal información (Fernández-Rivera Melo, 2006).

Por su parte, la riqueza de especies por censo en Cabo Pulmo es mayor (16 ± 0.79) respecto a otras localidades ubicadas en el sur del Golfo de California como La Paz y Los Cabos con 14 y 12 especies por censo, respectivamente (Fernández-Rivera Melo, 2006). Se sabe que la riqueza local es determinada tanto por las relaciones de competencia y depredación como por la naturaleza del hábitat (Almany, 2004). De ahí que la riqueza de especies por censo, también considerada como diversidad local o diversidad alfa (Whittaker, 1972), es el resultado de la diferenciación de nichos que ocupan las especies. Trasladando al enfoque temporal, podemos concluir que la diversidad alfa (riqueza local) de los peces presentes en el arrecife de Cabo Pulmo ha ido disminuyendo porque el creciente número de depredadores y competidores (como se verá más adelante) ha actuado como un factor de homogenización entre los nichos potenciales en esa pequeña escala espacial (Loreau, 2000).

En contraste, si entendemos al aumento de la depredación y la competencia como un nivel mayor de complejidad sobre la naturaleza multidimensional de los nichos ecológicos, aunado a una mayor heterogeneidad del hábitat conforme aumenta el área, entonces los mismos cambios arriba descritos, podrían significar el aumento de la diversidad beta, ya que ésta es un reflejo de la respuesta de las especies al rango de hábitats que existen en patrones espaciales irregulares (Halffter y Moreno, 2005; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González, 2008). Finalmente, con base en los periodos de enfriamiento que mostraron los índices oceanográficos (NOAA, 2010_b; Bakun *et al.*, 2010), podríamos esperar la disminución en el número total de especies que se pueden encontrar a escala regional, es decir, una caída en la diversidad gama (Schmida y Wilson, 1985; Halffter y Moreno, 2005).

El análisis acerca del comportamiento temporal de la diversidad y sus diferentes expresiones (alfa, beta y gama) en la ictiofauna de Cabo Pulmo, resulta útil en la comprensión de los cambios observados, sin embargo la comprobación de los planteamientos descritos arriba rebasa los propósitos de este trabajo.

Dominancia y Equidad

A los cambios de equidad y dominancia subyacen procesos ecológicos que han recibido una considerable atención (Peters, 1983; Sale, 1991; Godin, 1997). Por ejemplo, la pesca implica la remoción selectiva de peces, generalmente depredadores, lo que permite la entrada de especies oportunistas que compiten por los recursos del arrecife, lo que en principio provoca una disminución de la dominancia y aumento de la equidad (Hixon, 1991; Rice, 2000; Schmitt *et al.*, 2009). De lo anterior, se sugiere que la protección de Cabo Pulmo provocó el aumento de especies con importancia comercial (Fig. 35), aumentando con ello la intensidad de los eventos de depredación que modificaron las relaciones de competencia en el resto de la comunidad íctica, permitiendo así la proliferación de especies no comerciales y altamente dominantes (Sale, 1991; Ricklefs y Miller, 2000).

Los valores altos de dominancia y valores bajos de equidad generalmente son asociados con comunidades perturbadas (Siqueiros-Beltrones, 2005), pero Syms y Jones (2000), por ejemplo, encontraron que la equidad fue mayor en parches de arrecifes perturbados. En un análisis sobre el significado biológico de la equidad, Siqueiros-Beltrones (2005) sugiere que los valores extremos de este índice (cerca de 1 o 0) indican una etapa de transición que denota inestabilidad en la comunidad.

En el caso de Cabo Pulmo se observa una disminución en la equidad (Figs. 5 y 34) y el aumento de la dominancia (Fig. 6) entre 1999 y 2008. Es decir, la comunidad íctica transitó de un estado desordenado a un orden jerarquizado que implica estabilidad (Siqueiros-Beltrones, 2005). Según Margalef (1982), una distribución jerarquizada de la abundancia entre los taxa de una taxocenosis o comunidad es más la regla que la excepción en gran número de sistemas.

El periodo de 1998 a 2003 podría ser calificado como un periodo de ajuste en la estructura de la ictiofauna ya que la respuesta de los índices comunitarios fue en

sentidos opuestos según su importancia comercial: el índice de equidad se acercó a su valor máximo posible (uno) en las especies sin interés pesquero y para las de importancia comercial tuvo un decremento (Fig. 12). Mientras tanto, el índice de dominancia se comportó en sentido contrario según la importancia comercial de los peces para la cual fue calculada, hasta que su respuesta se igualó a partir del año 2003 (Fig. 13).

De acuerdo con Siqueiros-Beltrones (2005), la evidencia indica que ambas porciones de la ictiofauna (comerciales y no comerciales) se desestabilizaron entre 1998 y 2003. Cabe aclarar que fuera de ese periodo de adaptación, la respuesta de los índices comunitarios (H' , J' , λ) siempre sucedió en la misma dirección, sin importar el valor comercial (Figs. 11 y 13).

Distintividad Taxonómica

El índice promedio de diferenciación taxonómica (Δ^+) que fue calculado para toda la comunidad no tuvo cambios significativos en el tiempo (Fig. 8). Sin embargo, al considerar sólo a las especies de importancia comercial (Fig. 15), los cambios si fueron significativos, probablemente por tratarse de la porción de la ictiofauna más vulnerable (Hall y Greenstreet, 1998) ante los impactos de los eventos océano-atmósfera: el calentamiento por El Niño-Oscilación del Sur en 1997-1998 y su fase negativa (enfriamiento) hacia finales de 1998 y que se extendió a 1999 (Reyes-Bonilla, 2001; Peterson y Schwing, 2003). Si bien no se encontraron cambios temporales en la distintividad taxonómica promedio (Δ^+) de toda la comunidad, en un estudio que hace comparaciones latitudinales en el Golfo de California, Fernández-Rivera Melo (2006) reportó que en los peces arrecifales los valores Δ^+ presentaron un gradiente ascendente de norte a sur. Esto quiere decir que la diversidad taxonómica promedio es menor en Bahía de Los Ángeles (28°N) que en Cabo Pulmo (23°N).

El índice de diferenciación taxonómica (Δ^*) para toda la comunidad íctica tuvo disminuciones en los últimos años de muestreo (Fig. 7), lo cual coincide con estudios que abarcan escalas temporales menores (Barret *et al.*, 2007; Reyes-Bonilla y Alvarez-Filip, 2008). En el caso de Cabo Pulmo, junto con los cambios de la diversidad biológica (Figs. 4 y 32), se ha interpretado la disminución de Δ^* como una simplificación de la comunidad íctica con base en la relación negativa entre los índices y el nivel trófico promedio (Reyes-Bonilla y Alvarez-Filip, 2008).

En general, los índices de distintividad taxonómica buscan captar un análogo de la relación filogenética en una comunidad, por lo que se han aplicado exitosamente como una medida de diversidad en varios ecosistemas marinos, de ahí que se les considera con potencial en el ámbito de la evaluación ambiental (Clarke y Warwick, 1998). Con base en los escasos cambios que presentaron en un periodo de 21 años, los índices de distintividad taxonómica podrían ser utilizados como una medida de estabilidad de la ictiofauna en el arrecife de Cabo Pulmo (Tilman, 1996; Bath y Magurran, 2006). Contrario a lo sugerido por Hall y Greenstreet (1998), la evidencia sugiere que estos índices pueden aumentar su sensibilidad ante perturbaciones si son calculados para una porción menor de la comunidad (Figs. 14 y 15), o sea con un número menor de jerarquías taxonómicas, siempre y cuando se tengan criterios bien definidos para discriminar las especies que serán consideradas (e.g. criterios comerciales o ecológicos).

Grupos funcionales

Un proceso importante que subyace a un grupo funcional es el desempeño individual (eficiencia) de los organismos ya que es el factor central que determina los patrones de uso de los recursos tales como espacio y presas potenciales (Wainwright y Bellwood, 2002). Por ello es que las características funcionales de los peces arrecifales, como en otros grupos de organismos, pueden ser aplicadas de manera independiente a la riqueza específica y la composición taxonómica (Bellwood *et al.*, 2002).

La proporción de individuos que cumplen tareas ecológicas similares es más importante en la perspectiva de los grupos funcionales, debido a que refleja la intensidad de uso de un(os) recurso(s). Esa es la razón por la que se sumaron las abundancias de los individuos de especies pertenecientes al mismo grupo funcional.

Estas agrupaciones de especies mostraron ser eficientes en los análisis MAFA, ya que arrojaron correlaciones significativas con variables abióticas tales como la protección ($P^s \approx 0.70$), los índices oceanográficos MEI, ONI y PDO ($P^s \approx 0.55$), la concentración de clorofila-a (mg/m^3 ; $P^s \approx 0.54$) y el índice de huracán ($P^s \approx 0.59$; Tabla 9). La influencia de estas variables abióticas sobre los atributos comunitarios de la ictiofauna serán discutidos más adelante.

Por otro lado, es ampliamente aceptado en la literatura que la diversidad biológica juega un papel sustancial en la diversidad de respuestas (resiliencia) de un ecosistema (Peterson *et al.*, 1998; Kinzing *et al.*, 2002; Altieri *et al.*, 2009). El papel al que se hace referencia está relacionado con la diversidad de grupos funcionales y la diversidad de especies dentro de ellos (Norberg *et al.*, 2001). La importancia de la diversidad en las especies y las poblaciones dentro de un grupo funcional puede entenderse como la diversidad de respuestas frente a cambios ambientales por parte de todas las especies que contribuyen a una misma función en un ecosistema (Elmqvist *et al.*, 2003).

Dado que la diversidad dentro de los grupos funcionales aumenta la resiliencia ante perturbaciones, parece haber una contradicción en la ictiofauna de Cabo Pulmo por la caída de la riqueza (S) y la diversidad (H') después de varios años de protección (Figs. 30 y 32). Sin embargo, Lundberg y Morberg (2003) mencionan que la resiliencia también abarca la habilidad de un ecosistema (o comunidad) para reorganizarse y renovarse a sí mismo, incluyendo el ajuste de las proporciones de abundancia en las que están basados los índices de diversidad y uniformidad (Siqueiros-Beltrones, 2005).

Las comunidades naturales funcionan basadas en atributos ecológicos, de tal forma que entre comunidades que difieren taxonómica y geográficamente, se comparten estructuras ecológicas similares (Wainwright y Bellwood, 2002; Kinzig *et al.*, 2002). En este sentido y desde una perspectiva temporal, Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006) sugieren que las asociaciones ícticas de Cabo Pulmo presentaron estabilidad funcional entre 1987 y 2003, dada por la proporción relativa de los componentes en cada grupo funcional a pesar del reemplazo de especies observado.

Si la diversidad de especies dentro de un grupo funcional representa la diversidad de respuestas o resiliencia ante una perturbación (Elmqvist *et al.*, 2003), entonces la equidad es una medida de la proporción de la abundancia entre los miembros del grupo funcional cuya regularidad a través del tiempo se ha relacionado con funciones fundamentales de la comunidad tales como la complementariedad de especies, la resistencia a invasiones y la productividad (Wilsey y Potvin 2000; Polley *et al.*, 2003; Fig. 31).

Por último, se encontró que a pesar del aumento de abundancia durante los inviernos, las proporciones entre grupos funcionales se mantuvieron similares a las de los veranos, las cuales fueron particularmente constantes a partir del año 2003. Lo anterior confirma la idea de que la ictiofauna de Cabo Pulmo es un sistema con una alta redundancia ecológica (Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006).

El clima oceánico y su relación con los cambios en la ictiofauna

Los registros de captura de los grandes *stocks* de peces que sostienen a las principales pesquerías del mundo, suelen extenderse por varias décadas, lo que se ha convertido en una fuente valiosa de información para los científicos pesqueros (Francis y Hare, 1997; Bakun y Kenneth, 2003). Los análisis de esos registros han permitido conocer la relación entre la abundancia de ciertas especies de peces comerciales y algunas variables ambientales, incluyendo índices oceanográficos con ciclos multianuales y multidecadales (Mantua y Hare, 2002; Bakun *et al.*, 2010).

La abundancia de la ictiofauna arrecifal de Cabo Pulmo en arreglos comerciales y ecológicos estuvo asociada directa y significativamente con el Índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO; Tabla 6). Es posible explicar la asociación con el PDO en latitudes próximas a la boca del Golfo de California (~23 °N) ya que de acuerdo con Mantua y Hare (2002), las señales secundarias del índice pueden extenderse a zonas tropicales. Sin embargo, el PDO originalmente busca medir la variabilidad en los sistemas de presión atmosférica del Pacífico Norte (Islas Aleutianas).

Además, Hare y colaboradores (1999) identificaron un régimen inverso de la abundancia del salmón asociado al PDO en el que la fase cálida del sistema favorece producciones elevadas para los *stocks* de Alaska, pero bajas producciones en los de Washington, Oregón y California. En otro estudio se encontró que el primer componente resultante de la síntesis de variables biológicas de diferentes niveles tróficos seguía el mismo comportamiento temporal del PDO (Hare y Mantua, 2000). En un análisis sobre el cambio climático global y sus efectos sobre las capturas comerciales de peces en aguas del Pacífico Mexicano, Chávez y Castro-Ortiz (2010) aportan evidencia acerca de la importancia del PDO en la variación de abundancia de especies de afinidades templada y tropical.

A pesar de las evidencias arriba citadas se sugiere tomar con precaución la posible relación del PDO con la abundancia (Tabla 6) y la tendencia de la diversidad de la ictiofauna arrecifal de Cabo Pulmo (Tabla 9), ya que Lluch-Cota y colaboradores (2001) mencionan que el dominio geográfico del PDO se encuentra al Sur de California (~30°N) y su posible influencia sobre la temperatura oceánica de localidades más sureñas estaría representada por su interacción con El Niño-Oscilación del Sur (ENOS).

Por su parte, la influencia del ENOS se extiende desde el ecuador hacia ambos polos (Philander, 1990). En el hemisferio norte se ha identificado que su señal influye claramente en la entrada al Golfo de California, lo cual sucede tanto en episodios cálidos como en fríos (Baumgartner y Christensen, 1985; Lluch-Cota *et al.*, 2003). Para dar seguimiento a las oscilaciones de esta interacción océano-atmósfera se han desarrollado índices como el de la Oscilación del Sur (SOI), el Índice Multivariado del ENOS (MEI) y el Índice Oceánico de El Niño (ONI; Philander, 1990; Wolter y Timlin, 1993; NOAA, 2010_d). Los dos últimos fueron utilizados en el presente estudio, mostrando asociaciones significativas y directamente proporcionales con la riqueza y la diversidad (Tabla 9).

El carácter de zona de transición en la que se ubica Cabo Pulmo le convierten en el límite de distribución sureña para los peces de afinidad subtropical y templado fría, así como es el límite norte de las especies de afinidad tropical (Villareal-Cavazos *et al.*, 2000; Martínez-Guevara, 2008). Debido a la sensibilidad de la zona sur del Golfo de California ante la variabilidad oceánica de mediana escala (10-1000 km), la incursión de peces y la distribución de su abundancia en el arrecife de Cabo Pulmo está estrechamente relacionada con la intensidad de El Niño-Oscilación del Sur, por lo que la riqueza y diversidad de peces debe asociarse también a la variabilidad de los índices oceanográficos MEI y ONI.

A nivel comunitario, la influencia de algunos eventos océano-atmósfera (e.g. PDO y ENOS) ha sido descrita sobre la abundancia y diversidad de larvas de peces marinos

en la costa oeste de los Estados Unidos (Brodeur *et al.*, 2008), sobre la diversidad y estructura de las asociaciones del ictioplancton en las costas centrales del Pacífico mexicano (Franco-Gordo *et al.*, 2008) y sobre la diversidad y abundancia de peces dulceacuícolas en la cuenca Paraná de Brasil (Fernandes *et al.*, 2009). A pesar del creciente número de investigaciones en el tema, el comportamiento de las comunidades marinas ante la influencia de eventos océano-atmósfera sigue siendo un mosaico de respuestas que dependen mayoritariamente de la ubicación geográfica, el grado de explotación y la intensidad del evento (Worm y Lotze 2009).

Las consecuencias autoecológicas ante cambios de fase de El Niño-Oscilación del Sur, también han sido reportadas en diversos grupos de organismos marinos como corales, otros invertebrados bentónicos y peces (Glynn, 1990; Reyes-Bonilla, 2001), siendo de particular interés las variaciones en abundancia de la sardina (Bakun y Kenneth, 2003, Sandweiss *et al.*, 2004; Bakun *et al.*, 2010) y otros pelágicos menores de importancia comercial (Niquen y Bouchon, 2004).

Respecto a la ictiofauna de Cabo Pulmo, como resultado de los análisis MAFA, se encontró que la tendencia común de la riqueza fue de carácter descendente, lo cual puede explicarse por la asociación positiva que mostró con el MEI ($P^s=0.63$) y el ONI ($P^s=0.486$). De lo anterior se deriva que el episodio de enfriamiento que muestran ambos índices durante los años de estudio, explica que prevalezcan condiciones más parecidas a las estaciones invernales, que es cuando la riqueza y la diversidad disminuyen, mientras que la abundancia y la dominancia aumentan en términos de la ictiofauna en toda la región sur del Golfo de California (Pérez-España *et al.*, 1996). No obstante la influencia de los índices oceanográficos sobre la riqueza, ésta no se expresó sobre la tendencia (MAF 1) de la abundancia, la cual fue de tipo ascendente pero sólo mostró una fuerte asociación con los años de protección ($P^s=0.82$).

Aunque otras variables ambientales, fuera de los índices oceanográficos, mostraron correlaciones significativas con la riqueza y la diversidad, parece que estas primeras varían en respuesta a los cambios provocados por los fenómenos de mesoescala. Por

ejemplo, la riqueza de especies disminuye conforme aumenta la concentración de clorofila-a (mg/m^3 ; Tabla 9) y como era de esperarse, los aumentos del pigmento suceden durante los periodos de enfriamiento indicados por los valores negativos del MEI, el ONI y el PDO (Tabla 2). Al igual que con la clorofila-a, por considerarse un efecto de co-variación, no se profundizará acerca de las asociaciones de la precipitación pluvial y el índice de huracán (Manzano *et al.*, 2008).

La evidencia sugiere que la estructura comunitaria de la íctiofauna en la entrada del Golfo de California adquiere estados alternos que pueden manifestarse en múltiples escalas temporales. En primer lugar tendríamos que citar la variabilidad estacional cuya influencia sobre la riqueza, abundancia y diversidad de las comunidades ícticas en la región Sur del Golfo ha sido descrita por varios autores (*e.g.* Pérez-España *et al.*, 1996; Aburto-Oropeza y Balart 2001; Arreola-Robles y Elorduy-Garay 2002). En segundo lugar se encuentran los eventos El Niño-Oscilación del Sur y su influencia sobre la variabilidad interanual de los atributos en las comunidades de peces (Baumgartner y Christensen, 1985; Bakun *et al.*, 2010). Por último, en una escala mayor, encontramos la influencia de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) cuyo efecto sobre la estructura comunitaria podría estar favoreciendo el transporte y reclutamiento de peces juveniles de afinidad subtropical y templada en periodos de enfriamiento. Por tanto, durante años más cálidos, el PDO implicaría la prevalencia de condiciones favorables para especies tropicales (Mantua y Hare, 2002; Lluch-Belda *et al.*, 2005; Chávez y Castro-Ortiz, 2010).

Resulta evidente que los cambios en los peces del arrecife de Cabo Pulmo no se deben a un solo factor, sino que implica la conjunción de los efectos de la variabilidad oceánica y la protección. La disminución en la riqueza y la diversidad, contrario a lo esperado, no reflejan en absoluto el buen estado de conservación de los peces en el arrecife, el cual sí se relaciona en forma positiva con los concurridos cardúmenes, las tallas grandes y la elevada biomasa de especies comerciales (Arizpe-Covarrubias, 2008; Reyes-Bonilla y Álvarez-Filip, 2008).

La ictiofauna y el contexto social

Los estudios ecológicos a largo plazo son una valiosa oportunidad para analizar y aprender de los cambios que suceden en las comunidades naturales. En el caso de Cabo Pulmo, uno de los principales intereses ha sido indagar sobre las consecuencias ecológicas por el cese de la pesca, dado el grado de protección practicado en la localidad desde 1995. De acuerdo con la evidencia, entre los cambios más notorios acontecidos entre los años 1987 y 2008 se encuentran el aumento de abundancia en los peces comerciales, la regulación de las relaciones de competencia a través de la intensificación en los eventos de depredación, la disminución de la dominancia dentro de grupos funcionales y la confirmación de la estabilidad funcional de los peces en el arrecife de Cabo Pulmo (Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006; Reyes-Bonilla y Alvarez-Filip, 2008; Saldívar-Lucio *et al.*, 2009).

Los cambios ecológicos se han traducido también en el mejoramiento de los atributos estéticos del arrecife, lo cual ha tenido impactos positivos en el ámbito social, ya que la belleza del lugar ha sido clave para atraer turistas nacionales y extranjeros, reforzando así el proceso de cambio en las actividades económicas por el que transitó la población local, en el que dejaron de lado la pesca comercial para arrancar con negocios vinculados al ecoturismo y la atención a visitantes, complementados con actividades de vigilancia y monitoreo (Gámez, 2008; López-Fletes e Ivanova-Boncheva, 2010).

El cambio en las actividades económicas ha contribuido a mejorar el estado de conservación del arrecife y también ha acarreado beneficios económicos para la localidad. De acuerdo con la UNESCO, en Cabo Pulmo se han establecido las bases para alcanzar al menos dos de los tres objetivos principales que persiguen las Áreas Naturales Protegidas: 1) Mantener los procesos esenciales en los sistemas que sostienen vida y 2) Asegurar el uso sostenible de las especies y los ecosistemas (Kelleher, 1999). De ahí que el paradigma del *desarrollo sustentable* (sociedad-

naturaleza) ha sido utilizado para promover la creación de áreas protegidas alrededor de todo el mundo (UNESCO, 2010), aunque no siempre llega a cumplirse (Delgado-Ramos, 2004).

Si bien Cabo Pulmo es considerado un ejemplo exitoso de conservación y desarrollo sustentable, además de ser considerado Patrimonio Mundial (UNESCO), las perspectivas para el futuro en términos ecológicos y sociales no son muy promisorias debido a que los modelos económicos, estatal y nacional, están sustentados en el neoliberalismo, el cual se basa en la expansión de grandes empresas que, en pocas palabras, arrollan la economía local (Gámez, 2008; Igoe *et al.*, 2010). Las amenazas que se avecinan sobre Cabo Pulmo y sus alrededores incluyen la especulación inmobiliaria y el despojo de terrenos a los pobladores locales, pérdida de la identidad cultural y su relación con el ecosistema, inversión para infraestructura turística masiva con consecuencias como la modificación de la línea de costa, el desmonte y cambio de uso de suelo que aceleran la erosión y conllevan un aumento en el acarreo de materia orgánica hacia el arrecife, sin olvidar el potencial exceso de visitantes y el aumento de los vertidos de plantas desaladoras y aguas residuales (Goodwin, 1995; Tisdell, 2005; Cabo Pulmo Vivo, 2010).

Los riesgos que enfrenta Cabo Pulmo, para su mantenimiento en el futuro como modelo de conservación y desarrollo se multiplican sobre otras áreas protegidas en todo México. No es necesario un ejercicio intelectual arduo para darse cuenta del desperdicio que resulta para nuestro País al invertir personal, tiempo y dinero para proteger zonas de gran valor biológico y paisajístico, si a la postre quedarán en manos de un modelo económico que se preocupa por la mayor ganancia en el menor tiempo posible y da la espalda a los beneficios ecológicos y sociales de largo plazo (OECD, 2003; Delgado-Ramos, 2004; Milenio, 2009; McDonald, 2010).

Pero existen otros esquemas de actividad económica para alcanzar los mismos objetivos de conservación y desarrollo que pueden proporcionar mayor certeza sobre la persistencia en el tiempo de un modelo particular sociedad-naturaleza.

Paradójicamente, uno de estos ejemplos lo encontramos en un modelo de explotación pesquera, en Isla Natividad. En dicha isla opera la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera “Buzos y Pescadores de la Baja California”. En torno a la cooperativa se ha desarrollado una pequeña comunidad compuesta por los trabajadores y sus familias, quienes dependen de los recursos que obtienen del mar. A pesar de estar enfocados en la explotación pesquera, las acciones de vigilancia, el buen manejo del ecosistema y cuidado de las especies marinas, son procesos que permiten tanto a la cooperativa y a la comunidad asegurar su sobrevivencia en lapsos de tiempo largos. Por ello es posible hablar de que en Isla Natividad prevalece también un modelo de conservación y desarrollo, manteniendo en debida proporción la comparación con Cabo Pulmo, dada la dificultad de acceso a la isla, entre otras particularidades (Saldívar-Lucio *et al.*, 2009_a; Ponce-Díaz *com. pers.*).

La cooperativa comenzó sus operaciones en 1960, lo que ha permitido la madurez y solidificación gradual de la estructura administrativa. En la actualidad ejercen la concesión para la captura de abulón, langosta, erizo, caracol y macroalgas. Las pesquerías de los últimos 4 organismos citados se encuentran en su estado óptimo, es decir, en el rendimiento máximo sostenible (Soc. Coop. de Prod. Pesq. Buzos y Pescadores de la Baja California, 2002; Instituto Nacional de la Pesca, 2006; Carta Estatal Pesquera, 2006).

El esquema de una cooperativa pesquera incluye el escrutinio de autoridades sobre el uso del recurso(s) y su evaluación para renovar la concesión cada 20 años (Ponce-Díaz, *com. pers.*). Esto también obliga a los concesionarios a establecer estrategias de autorregulación y manejo en sus operaciones pesqueras, con miras a lograr la renovación de dicha concesión. En el caso de la cooperativa “Buzos y Pescadores” de Isla Natividad, han aplicado cuotas de captura más estrictas y han aumentado las tallas mínimas respecto a las recomendaciones oficiales. También trabajan sobre el desarrollo de tecnologías para el cultivo y repoblamiento de abulón, además de que han implementado en los últimos años zonas de reserva que les permite rotar las áreas de captura. Los beneficios económicos que obtiene la cooperativa se traducen en

beneficios sociales ya que entre sus paradigmas practican el balance contable en ceros, lo que significa que si al final de la temporada de pesca se obtienen utilidades, éstas se invierten en el fondo de pensiones, equipamiento, servicios médicos, educación, servicios públicos, etc. (Soc. Coop. de Prod. Pesq. Buzos y Pescadores de la Baja California, 2002; COBI, 2010; Ponce-Díaz, *com. pers.*).

En síntesis, de la comparación entre Cabo Pulmo e Isla Natividad, se puede aprender que el bienestar y certidumbre en las sociedades que aprovechan ciertos recursos naturales, permiten establecer condiciones adecuadas para proteger los atributos ecológicos de un ecosistema en el largo plazo (Saldívar-Lucio *et al.*, 2009_a). Por lo tanto, un modelo de explotación responsable como el de Isla Natividad puede ser eficiente en la protección al ecosistema marino, obteniendo además de beneficios ecológicos y sociales, otros de interés nacional como el sentido de apropiación y la soberanía (Soc. Coop. de Prod. Pesq. Buzos y Pescadores de la Baja California, 2002; COBI, 2010). En el caso de Cabo Pulmo, el buen estado de conservación del ecosistema se debe en gran medida al trabajo de la comunidad (Gámez, 2008), sin embargo se vislumbra la necesidad de que se desarrolle en una estructura administrativa más sólida, siendo el cooperativismo una interesante alternativa (Barajas-Montes de Oca, 1994). A nivel de políticas públicas también se debe trabajar sobre procesos de ordenamiento territorial que sean coherentes con el historial de las comunidades locales y en los que se planteen las diferencias entre los beneficios de corto y largo plazo en los ámbitos social y ambiental (Raco, 2005).

CONCLUSIONES

A lo largo de los 13 años de protección (1995-2008) y del cierre a la pesca en aguas de Cabo Pulmo se observó una disminución en la riqueza de especies de peces, la diversidad y la equidad, mientras que la dominancia aumentó paulatinamente.

Estos cambios podrían parecer opuestos a los objetivos de un área marina protegida, pero en realidad no reflejan los logros ni el estado de conservación de las asociaciones ícticas, ya que tales disminuciones de la diversidad, entre otros cambios, fueron clarificadas mediante técnicas multivariantes como un efecto conjunto de la variabilidad oceanográfica y las consecuencias ecológicas de la protección.

Con base en lo anterior, los índices de diversidad biológica como reflejo del estado de conservación de un área natural no pueden ser aplicados de igual forma para todos los ecosistemas y, en algunos casos, lejos de fungir como marco de referencia para la interpretación de programas de monitoreo, puede convertirse en un prejuicio estorboso y poco práctico.

Los índices comunitarios como el de diversidad y el de equidad pueden presentar valores similares entre años distantes, pero podrían estar enmascarando los factores que los provocan. De ahí que el análisis de los atributos comunitarios podría ser más relevante cuando estos han sido calculados dentro de un grupo funcional, ya que sus variaciones señalan en forma más directa las posibles alteraciones de toda una función ecológica.

Por otro lado, la disminución en el número de especies es compensada por el aumento de abundancia de otras especies que pertenecen al mismo grupo funcional. Por ello, la suma de abundancia ofrece una mejor aproximación a la intensidad con la que se lleva a cabo un rol ecológico, por lo que las relaciones de proporción y frecuencia entre

grupos funcionales probablemente sean un mecanismo de regulación de flujos energéticos dentro del ecosistema.

No obstante que no siempre se detectaron tendencias claras y significativas de los residuales de los atributos comunitarios, sí fue posible confirmar que sin el efecto de las variables ambientales la densidad de peces aumentó al igual que el índice de dominancia, mientras que la riqueza y la diversidad disminuyeron con el paso del tiempo como consecuencia de la protección.

Se observó el efecto de diferentes procesos que modificaron algunos atributos estructurales de la comunidad. Por un lado, los cambios oceanográficos de mesoescala afectan la distribución de la abundancia y disponibilidad de peces en el conglomerado regional de especies, probablemente actuando también sobre el transporte y reclutamiento de juveniles. Por otro lado, en una escala menor y como parte de las consecuencias ecológicas de la protección, aumentó la intensidad de depredación y se regularon relaciones de competencia, de acuerdo con la evidencia aportada por los índices de diversidad, equidad y dominancia calculados para subgrupos de especies según su importancia comercial. Aunque los cambios oceanográficos y los ecológicos son procesos que operan en escalas diferentes pueden inducir respuestas similares en la riqueza y la diversidad de la comunidad íctica.

BIBLIOGRAFÍA

Aburto-Oropeza, O. y E.F. Balart. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of rocky reef in the Gulf of California. *P.S.Z.N. Marine Ecology*. 22(4): 283-305p.

Allen, G.R. 1991. *Damselfishes of the World*. Mergus Publishers, Melle, Germany. 271p.

Almany, G.R. 2004. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia*. 141 (1): 105-113p.

Altieri, A.H., G.C. Trussell, P.J. Ewanchuk, G. Bernatchez y M.E. Bracken. 2009. Consumers control diversity and functioning of a natural marine ecosystem. *Plos One* 4(4): e5291. doi:10.1371/journal.pone.0005291.

Alvarez-Filip, L. 2004. Influencia del hábitat sobre la asociación de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo, B.C.S., México. Tesis de Maestría. CICESE. Ensenada B.C., México, 102p.

Alvarez-Filip, L., H. Reyes-Bonilla, y L.E. Calderon-Aguilera. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Marine Ecology*. 27: 253–262p.

Alvarez-Filip, L. y Reyes-Bonilla, H. 2006. Comparison of Community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, western Mexico between 1987 and 2003. *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium*, 216-225p.

Arizpe-Covarrubias, O. 2004. El turismo como alternativa a la pesca en el manejo de un arrecife coralino. Cabo Pulmo, Golfo de California. 573-588 p. *En: Rivera-Arriaga, E.,*

G.J. Villalobos-Zapata, I. Azuz-Adeath y F. Rosado-May. (Editores). 2004. El Manejo Costero en México. Universidad Autónoma de Campeche, SEMARNAT CETYS-Universidad, Universidad de Quintana Roo. 654p.

Arizpe-Covarrubias, O. 2008. Caracterización del arrecife coralino de Cabo Pulmo. 53-74 pp. *En*: Gámez, A.E. (Editora), 2008. Turismo y Sustentabilidad en Cabo Pulmo, B.C.S. SDSU, UABCS, CONACYT. México. 310p.

Arreola-Robles, J.L. y J.F. Elorduy-Garay. 2002. Reef fish diversity in the region of La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 70 (1): 1-18p.

Bakun, A. y B. Kenneth. 2003. Environmental 'loopholes' and fish population dynamics: comparative pattern recognition with focus on El Niño effects in the Pacific. *Fisheries Oceanography*. 12: 458-473p.

Bakun, A., E.A. Babcock, S.E. Lluch-Cota, C. Santora y C.J. Salvadeo. 2010. Issues of ecosystem-based management of forage fisheries in "open" non-stationary ecosystems: the example of the sardine fishery in the Gulf of California. *Reviews of Fish Biology and Fisheries*. 20:9-29p.

Barajas-Montes de Oca, S. 1994. Ley general de sociedades cooperativas. *Anuario Jurídico, Nueva Serie*. 21-29p.

Barret, N.S., G.J. Edgar, C.D. Buxtona y M. Haddona. 2007. Changes in fish assemblages following ten years of protection in Tasmanian marine protected areas. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 345:141-157p.

Bath, A. y A. Magurran. 2006. Taxonomic distinctness in a linear system: a test using a tropical freshwater fish assemblage. *Ecography*. 29:104-110p.

Baumgartner, T.R. y N.J. Christensen. 1985. Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. *Journal of Marine Research*. 43: 825-848p.

Bellwood D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton y A. Hoey. 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographic scales. *Functional Ecology*. 16: 557-562p.

Bellwood D.R., T.P. Hughes, C. Folke y N. Nystrom. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*. 429: 827-833p.

Bennett, B.A., y C.G. Attwood. 1991. Evidence for recovery of a surf zone fish assemblage following the establishment of a marine reserve on the southern coast of South Africa. *Marine Ecology Progress Series*. 75(2-3): 173-181p.

Birkeland, C. (Editor). 1997. *Life and Death of Coral Reefs*. Kluwer Academic Publishers. USA. 536p.

Blanchard J.L., M. Coll, V.M. Trenkel, R. Vergnon, D. Yemane, D. Jouffre, J.S. Link y Y.J. Shin. 2010. Trend analysis of indicators: a comparison of recent changes in the status of marine ecosystems around the world. *ICES. Journal of Marine Science*. 67(4):732-744p.

Bohnsack, J.A. y S.P. Bannerot. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. *NOAA Technical Report NMFS*, 41:1-15p.

Bray, J.R y Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27: 325-349p.

Brodeur, R.D., W.T. Peterson, T. D. Auth, H. L. Soulen, M.M. Parnel y A.A. Emerson. 2008. Abundance and diversity of coastal fish larvae as indicators of recent changes in ocean and climate conditions in the Oregon upwelling zone. *Marine Ecology Progress Series*. 366:187-202p.

Brusca, R.C. y D.A. Thompson. 1975. Pulmo reef: the only "coral reef" in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*. 1: 37-53p.

Byrnes, J.E., P.L. Reynolds y J.J. Stachowicz. 2007. Invasions and extinctions reshape coastal marine food webs. *Plos One* 2(3): e295. doi:10.1371/journal.pone.0000295.

Buzos y Pescadores de la Baja California, S.C.L. Breve Semblanza. 2002. Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera Buzos y Pescadores de la Baja California, S.C.L. Isla Natividad, B.C.S. México. 99p.

Cabo Pulmo Vivo. 2010. Cabo Cortés: Riesgos. http://www.cabopulmovivo.org/portal/index.php?option=com_content&view=article&id=5&Itemid=123&lang=es. Octubre 2010.

Carr M.H., M.A. Hixon. 1995. Predation effects on early postsettlement survivorship of coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*. 124: 31–42p.

Carranza-Simón, C.M.A. 2003. Ecoturismo en México: Arrecifes Coralinos. *Revista del Centro de Investigación-Universidad La Salle (México)*. 6(21): 61-74p.

Carta Estatal Pesquera y Acuícola del Estado de Baja California Sur. 2009. Gobierno del Estado de Baja California Sur. SAGARPA, CONAPESCA, Secretaría de Pesca de BCS, CIBNOR, CONACYT, CICIMAR-IPN. Manuscrito no publicado. 282p.

Chapman, M.R. y D.L. Kramer. 2000. Movements of fishes within and among fringing coral reefs in Barbados. *Environmental Biology of Fishes*. 57: 11-24p.

Chavez E.A. y J.L. Castro-Ortiz. 2010. Effect of global change on the fish catch of the Mexican Pacific coast. *Globec International Newsletter*. Abril, 2010. 52-55p.

Christensen , V. y D. Pauly. 1993. Trophic Models of aquatic ecosystems. Proceedings of the International Center for Living Aquatic Resources Management. 26: 390p.

Cinner, J., J. Michael, T. Marnane, R. McClanahan y G.R. Almany. 2005. Periodic closures as adaptive coral reef management in the Indo-Pacific. Ecology and Society. 1: 31p.

Clarke, K.R. y R.N. Gorley, 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E: Plymouth, United Kingdom. 190p.

Clarke, K.R. y R.M. Warwick. 2001. Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 2nd edition. PRIMER-E: Plymouth, United Kingdom. 165p.

Clarke, K.R. y R.M. Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. Journal of Applied Ecology. 35: 523-531p.

Comunidad y Biodiversidad A.C. (COBI). 2010.

<http://www.cobi.org.mx/video.php?idioma=esp&v=3>. Octubre, 2010.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-SEMARNAT (CONANP), 2006. Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Cabo Pulmo, México. 159p.

Csirke, J. 1988. Small shoaling pelagic fish stocks. *En*: Gulland, J.A. (Editor).1988. Fish Population Dynamics. John Wiley and Sons. New York, USA. 271-302p.

Cushing, D., 1982. Climate and Fisheries. Academic Press. London. 373p.

De la Cruz-Agüero, J. 1997. Catálogo de los Peces Marinos de Baja California Sur. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. La Paz, México. 346p.

Delgado-Ramos, G.C. 2004. Biodiversidad, desarrollo sustentable y militarización. Esquemas de saqueo en Mesoamérica. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Plaza y Valdés. México, D.F. 233p.

De'ath, G. 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species–environment relationships. *Ecology*. 83: 1105-1117p.

Diario Oficial de la Federación (DOF). 1995. Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Cabo Pulmo. Martes 6 de Junio, 1995.

Diario Oficial de la Federación (DOF). 2004. Aviso mediante el cual se informa al público en general que el Consejo Nacional de Áreas Naturales Protegidas ha emitido opinión favorable para incorporar el área natural protegida de competencia de la Federación Parque Nacional Cabo Pulmo, Estado de Baja California Sur, al Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 22 de Junio de 2004.

Diario Oficial de la Federación (DOF). 2006. Acuerdo mediante el cual se aprueba la actualización de la carta nacional pesquera. 25 de Agosto de 2006.

Done, T.J. 1992. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia* 247(1-3): 121-132p.

Duran, L.R. y J.C. Castilla. 1989. Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Marine Biology*. 103: 555-562p.

Elmqvist, T. C. Folke, M. Nyström, G. Peterson, J. Bengtsson, B. Walker y J. Norberg. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 1(9): 488–49p.

Francis, R.C. y S.R. Hare. 1997. Regime scale climate forcing of salmon populations in the Northeast Pacific: some new thoughts and findings. 113-128p. *En*: Emmett, R. L. y M.H. Schiewe (Editors). Estuarine and Ocean Survival of Northeastern Pacific Salmon: Proceedings of the Workshop. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFSNWFSC. 29p.

Fernandes, R.I., A.A. Agostinho, E.A. Ferreira, C.S. Pavanelli, H.I. Suzuki, D.P. Lima y L.C. Gomes. 2009. Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*. 69(2): 669-680p.

Fernández-Rivera Melo, F.J. 2006. Estructura comunitaria de peces arrecifales en el oeste del Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 84p.

Forcada, A. 2007. Evaluación de las Áreas Marinas Protegidas y su efecto en pesquerías artesanales del Mediterráneo Occidental. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante. 427p.

Forcada, A., J.T. Bayle-Sempere, C. Valle y P. Sánchez-Jerez. 2008. Habitat continuity effects on gradients of fish biomass across marine protected area boundaries. *Marine Environmental Research*. 66(5): 536-547p.

Franco-Gordo C., E. Godínez-Domínguez, E. Suárez-Morales y J. Freire. 2008. Interannual and seasonal variability of the diversity and structure of ichthyoplankton assemblages in the central Mexican Pacific. *Fisheries Oceanography*. 17(3): 178-190p.

Francour, P. 1994. Plurianual analysis of the protection effects on ichthyofauna in the Scandola natural reserve (Corsica, North-western Mediterranean). *Oceanologica Acta*. 17: 309–317p.

Gámez, A.E. (Editora). 2008. Turismo y Sustentabilidad en Cabo Pulmo, B.C.S. SDSU, UABCS, CONACYT. México. 310p.

García-Charton, J.A. y A. Pérez-Ruzafa. 1998. Correlation between habitat structure and a rocky reef fish assemblage in the south-western Mediterranean. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology*. 19(2): 111-128p.

García-Charton, J.A. y A. Pérez-Ruzafa. 2001. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology*. 138: 917-934p.

García-Charton, J.A., A. Pérez-Ruzafa, P. Sánchez-Jerez, J.T. Bayle, O. Reñones, y D. Moreno. 2004. Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. *Marine Biology*. 144: 161-182p.

Genner, M.J., D.W. Sims, V.J. Wearmouth, E.J. Southall, A.J. Southward, P.A. Henderson y S.J. Hawkins. 2004. Regional climate warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proceedings of the Royal Society, Series B-Biological Sciences*. 271: 655-661p.

Glynn, P.W. (Editor). 1990. Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation. Elsevier Oceanography Series 52. Amsterdam, The Netherlands. 563p.

Godin, J.G. 1997. Behavioural Ecology of Teleost Fishes. Oxford University Press. New York, USA. 383p.

Goodwin, H. 1995. Tourism and the environment. *Biologist*. Vol. 42 (3): 129-133p.

Guidetti, P. 2006. Marine reserves reestablish lost predatory interactions and cause community changes in rocky reefs. *Ecological Applications*. 16: 963-976p.

Halffter, G. y C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma, *En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Editores). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España 5-18p.*

Hall, S.J. y S.P. Greenstreet. 1998. Taxonomic distinctness and diversity measures: responses in marine fish communities. *Marine Ecology Progress Series*. 166: 227-229p.

Halpern, B.S. 2003. The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications*. 13: 117–137p.

Hare, S.R., N.J. Mantua y R.C. Francis. 1999. Inverse production regimes: Alaskan and West Coast Salmon. *Fisheries*. 24: 6-14p.

Hare, S.R. y N.J. Mantua. 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography*. 47: 103-146p.

Heinlein, J.M., A.C. Stier y M.A. Steele. 2010. Predators reduce abundance and species richness of coral reef fish recruits via non-selective predation. *Coral Reefs*. 29: 527–532p.

Heithaus, M., R.A. Frid, A.J. Wirsing y B. Worm. 2007. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution*. 23: 202-210p.

Henderson, P.A. 2007. Discrete and continuous change in the fish community of the Bristol Channel in response to climate change. *Journal of Marine Biology Association*. 87: 589–598p.

Hilborn, R. 2006. Faith-based fisheries. *Fisheries*. 31(11): 554-555p.

Hixon, M.A. 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities. 475-508p. *En: The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. P. Sale (ed). Academic Press, Inc., San Diego, USA. 549p.

Hoolbrook, S.J., M.J. Kingsford, R.J. Schmitt y J.J. Stephens. 1994. Spatial patterns of marine reef fish assemblages. *American Zoologist*. 34(3): 463–475p.

Hutchings, J.A. y J.K. Baum. 2005. Threats to marine biodiversity from overexploitation: temporal changes in abundance, life history, demography, and population structure of marine fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society, series B*. 360(1454): 315-338p.

Igoe, J., K. Neves y D. Brockington. 2010. A spectacular eco-tour around the historic bloc: Theorising the convergence of biodiversity conservation and capitalism expansion. *Atipode*. Vol. 42(3): 486-512p.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2010. Baja California Sur / Territorio. <http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/bcs/territorio/default.aspx?tema=me&e=03>. Septiembre, 2009.

Instituto Nacional de la Pesca. 2006. Sustentabilidad y pesca responsable en México; Evaluación y Manejo. SAGARPA. México D.F. 544p.

Jaccarini, V. y E. Martens (eds). 1992. *The Ecology of Mangrove and Related Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers. Belgium. 121p.

Jennings, S. y J. Blachard. 2004. Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *Journal of Animal Ecology*. 73:632–642p.

Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean (JISAO), 2010. Pacific Decadal Oscillation (PDO) Index. http://jisao.washington.edu/data_sets/pdo/. Enero 2010.

Jones, P.J.S. 2007. Point-of-View: Arguments for conventional fisheries management and against no-take marine protected areas: only half of the story?. *Reviews of Fish Biology and Fisheries*. 17: 31–43p.

Kaiser, M.J., K. Ramsay, C.A. Richardson, F.E. Spence y A.R. Brand. 2000. Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *Journal of Animal Ecology*. 69: 494-503p.

Kendall, M.G. 1970. *Rank Correlation Methods*. Griffin, London.

Kinzing, A.P., S.W. Pacala y D. Tilman. 2002. *The Functional Consequences of Diversity*. Princeton University Press. New Jersey, USA. 367p.

Kleypas J.A., R.W. Buddemeier y J.P. Gattuso. 2001. The future of coral reefs in an age of global change. *International Journal of Earth Sciences*. 90: 426-437p.

Knowlton, N., y J.B.C. Jackson. 2008. Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs. *Plos Biology* 6(2): e54. doi:10.1371/journal.pbio.0060054.

Langlois T.J., M.J. Anderson, R.C. Babcock, y S. Kato. 2006. Marine reserves demonstrate trophic interactions across habitats. *Oecologia*. 147: 134–140p.

Letourneur, Y., S. Ruitton y S. Sartoretto. 2003. Environmental and benthic habitat factors structuring the spatial distribution of a summer infralittoral fish assemblage in

the north-western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association*. 83: 193-204p.

Lison de Loma, T., P. Chabanet, J. Ferraris, R. Galzin y M. Harmelin-Vivien. 2009. Long-term spatiotemporal variations in coral-reef fish community structure and fishing at a South Pacific atoll. *Aquatic Living Resources*. 22(3): 281-290p.

Lluch-Cota, D.B., W.S. Warren y S.R. Hare. 2001. Sea surface temperature variability in coastal areas of the Northeastern Pacific related to the El Niño-Southern Oscillation and the Pacific Decadal Oscillation. *Geophysical Research Letters*. 28(10): 2029-2032p.

Lluch-Cota, D.B., W.S. Wooster, S.R. Hare, D. Lluch-Belda y A. Parés-Sierra. 2003. Principal modes and related frequencies of sea surface temperature variability in the Pacific coast of North America. *Journal of Oceanography*. 59: 477-488p.

Lluch-Belda, D., D.B. Lluch-Cota, y S.E. Lluch-Cota. 2005. Changes in marine faunal distributions and ENSO events in the California Current. *Fisheries Oceanography*. 14(6): 458–467p.

López-Fletes, C. y A. Ivanova-Boncheva. 2010. Íctiofauna como recurso ecoturístico en Cabo Pulmo B.C.S. *TURyDES*. Abril 2010. Vol. 3 (7).

Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91: 3-17p.

Lundberg, J. y F. Moberg. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6: 87–98p.

MacNally, R. y Fleishman, E. 2004. A successful predictive model of species richness bases on indicator species. *Conservation Biology*. 18(3): 646-654p.

- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Oxford. 256p.
- Mantua, N.J. y S.R. Hare. 2002. The Pacific Decadal Oscillation. *Journal of Oceanography*. 58:35-44p.
- Manzano-Sarabia M., C. A. Salinas-Zavala, M. Kahru, S.E. Lluch-Cota y A. González-Becerril. 2008. The impact of the 1997–1999 warm-SST and low-productivity episode on fisheries in the southwestern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*. 610(1): 257-267p.
- Margalef, R. 1982. *Ecología*. Omega, Barcelona. 951p.
- Martínez-Guevara, A. 2008. Análisis de la ictiodiversidad y patrones biogeográficos en los Sistemas Costeros de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 167p.
- McDonald, K.I. 2010. The devil is in the (Bio)diversity: Private sector “engagement” and the restructuring of biodiversity conservation. *Antipode*. Vol. 42(3): 513-550 p.
- Milenio (Milenio.com). 2009. Conanp no sufrirá merma presupuestal en 2010. <http://www.milenio.com/node/331847>. Octubre 2010.
- Mc Manus J.W., 1997, Tropical marine fisheries and the future of coral reefs: a brief review with emphasis on Southern Asia. *Coral Reefs*. 16: 121–127p.
- Myers R.A. y B. Worm 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*. 423: 280-283p.
- Myers R.A., J.K. Baum, T.D. Shepherd, S.P. Powers y C.H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315: 1846-1850p.

McClanahan, T.R. y R. Arthur. 2001. The effect of marine reserves and habitat on populations of east African coral reef fishes. *Ecological Applications*. 11: 559-569p.

McClanahan, T.R. 2002. The near future of coral reefs. *Environmental Conservation*. 29(4): 460-483p.

McCullagh, P. y J.A. Nelder, J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, New York, USA. 511p.

Millar, R.B. y T.J. Willis. 1999. Estimating the relative density of snapper in and round a marine reserve using a loglinear mixed-effects model. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*. 41(4): 383-394p.

Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T- Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, 84p.

Moreno-Sánchez, X.G. 2009. *Estructura y organización trófica de la ictiofauna del arrecife de los Frailes, B.C.S. México*. Tesis doctoral. CICIMAR-IPN. 161p.

Mosquera, I., I.M. Côte, S. Jennings, y J.D. Reynolds. 2000. Conservation benefits of marine reserves for fish populations. *Animal Conservation*. 4: 321–332p.

Neter, J., M. Kutner, C. Nachtsheim y W. Wassermann. 1996. *Applied Linear Statistical Models*. 4th edition. McGraw-Hill. Chicago, Illinois, USA. 1408p.

Ñiquen M., y M. Bouchon. 2004. Impact of El Niño events on pelagic fisheries in Peruvian waters. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 51(6-9) 563-574. *Oceanography of the Eastern Pacific: Volume III*.

National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), 2010_a. MEI Timeseries. <http://www.cdc.noaa.gov/people/klaus.wolter/MEI/table.html>. Enero 2010.

National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), 2010_b. Cold and warm episodes by season. http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml. Enero 2010.

National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), 2010_c. Historical hurricane tracks. <http://csc-s-maps-q.csc.noaa.gov/hurricanes/reports.jsp>. Febrero 2010.

National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), 2010_d. Climate Indices: Monthly Atmospheric and Ocean Time Series. <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/climateindices/list/>. Marzo 2010.

Norberg J., D.P. Swaney, J. Dushoff, J. Lin, R. Casagrandi y S.A. Levin. 2001. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. USA 98: 11376–81p.

Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD). 2003. Environmental performance reviews: Mexico. Paris, France. 242p.

Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO), 2003. A reference guide on the use of indicators for integrated Coastal Management. ICAM Dossier 1, 10c. Manuals and Guides. No. 45.

Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO). 2010. Introducing UNESCO: what we are. <http://www.unesco.org/new/en/unesco/about-us/who-we-are/introducing-unesco/>

Otto, S.B., E.L. Berlow, N.E. Rank, J.S. Miley y U. Brose. 2008. Predator diversity and identity drive interaction strength and trophic cascades in a food web. *Ecology*. 89: 134–144p.

Pandolfi, J.M., R.H. Bradbury, E. Sala, T.P. Hughes, K.A. Bjorndal, R.G. Cooke, D. McArdle, L. McClenachan, M.J.H. Newman, G. Paredes, R.R. Warner y J.B.C. Jackson. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*. 301: 955-958p.

Perez-España, H., F. Galván-Magaña y L.A. Abitia-Cárdenas. 1996. Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del suroeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*. 22: 273-294p.

Peters, R.H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press. New York, USA. 329p.

Pearce K.F. y C.L.J. Frid. 1999. Coincident changes in four components of the North Sea ecosystem. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. 79: 183-185p.

Peterson W.T. y F.B. Schwing. 2003. A new climate regime in northeast pacific ecosystems. *Geophysical Research Letters*. 30(17): 1896p.

Philander, S.G.H. 1990. *El Niño, La Niña and the Southern Oscillation*. Academic Press, San Diego, USA. 289p.

Pikitch E.K., D.D. Huppert, M.P. Sissenwine y M. Duke (eds). 1997. *Global Trends: Fisheries Management*. American Fisheries Society Symposium. Bethesda, Maryland. XV. 328p.

Planes S., J.A. García-Charton, C. Marcos y A. Pérez-Ruzafa (Editors). 2008. *Ecological effects of Atlanto-Mediterranean Marine Protected Areas in the European Union*. EMPAFISH Project, Booklet nº 1. Editum. 158p.

- Polley, H.W., B.J. Wilsey y J.D. Derner. 2003. Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant species mixtures?. *Ecological Letters*. 6: 248–256p.
- Raco, M. 2005. Sustainable development, rolled-out neoliberalism and sustainable communities. *Antipode*. Vol.37(2): 324-347p.
- Rakitin, A. y D.L. Kramer. 1996. Effect of a marine reserve on the distribution of coral reef fishes in Barbados. *Marine Ecology Progress Series*. 131: 97-113p.
- Rice, J.C. 2000. Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. *ICES Journal of Marine Science*. 57: 682–688p.
- Ricklefs, R.E. y G.L. Miller. 2000. *Ecology*. 4a edición. W.H. Freeman Company. New York. 822p.
- Robinson, J. y A. Thomson. 1992. Status of the Pulmo Coral Reefs in the lower Gulf of California. *Environmental Conservation*. 19: 261-264p.
- Rochet M.J. y V.M. Trenkel. 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 60: 86–99p.
- Rodríguez-Romero, J,A.F., F. Muhlia-Melo, F.J. Galván-Magaña, V. Gutiérrez-Sánchez y A. Gracia-Lopez. 2005. Fish assemblages around Espiritu Santo Island and Espiritu Santo Seamount in the lower Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Sciences*. 77(1) 33-50p.
- Rodríguez-Sánchez R., D. Lluch-Belda, H. Villalobos-Ortiz y S. Ortega-García. 2001. Large-scale long-term variability of small pelagic fish in the California Current system

En: Krause G.H., N. Bez y A. Booth (Editors). Spatial Processes and Management of Marine Populations. University of Alaska Sea Grant, Ak-SG-01-02, Fairbanks. 447-462p.

Rodríguez-Zaragoza F.A. y J.E. Arias-González. 2008. Additive diversity partitioning of reef fishes across multiple spatial scales. *Caribbean Journal of Science*. 44(1): 90-101p.

Romero-Vadillo, E. 2003. Modelación numérica de ondas de tormenta en la Bahía de La Paz y Cabo San Lucas, Baja California Sur. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 196p.

Reyes-Bonilla, H. 2001. Effects of the 1997-1998 El Niño Southern Oscillation on coral communities of the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 69: 251-266p.

Reyes-Bonilla H. y L. Álvarez-Filip. 2008. Long-term changes in taxonomic distinctness and trophic structure of reef fishes at Cabo Pulmo reef, Gulf of California. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, 790-794p.

Rong-Quen, J., C. Jeng-Ping, L. Chun-Yu y S. Kwang-Tsao. 2001. Long-term monitoring of the coral reef fish communities around a nuclear power plant. *Aquatic Ecology*. 35: 233–243p.

Russ G.R., y A.C. Alcala. 1989. Effects of intense fishing pressure on an assemblage of coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*. 56: 13–27p.

Russ, G.R. y A.C. Alcala. 1996. Marine reserves; rates and patterns of recovery and decline of large predatory fish. *Ecological Applications*. 6(3): 947-961p.

Russ, G.R. y A.C. Alcala. 2004. Marine reserves: long-term protection is required for full recovery of predatory fish populations. *Oecologia*. 138: 622–627p.

Russ, G.R., B. Stockwell, y A.C. Alcala. 2005. Inferring versus measuring rates of recovery in no-take marine reserves. *Marine Ecology Progress Series*.292: 1–12p.

Saldívar-Lucio, R. 2008. Los peces como bioindicadores del estado de conservación en el arrecife coralino de Cabo Pulmo, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 114p.

Saldívar-Lucio, R., H. Reyes-Bonilla, G. De la Cruz-Agüero y F.J. Fernández-Rivera Melo. 2009_a. El arrecife coralino de Cabo Pulmo como modelo de conservación y desarrollo. V Congreso Mexicano de Arrecifes de Coral. Tuxpan, Veracruz. México. 24 al 26 de junio, Tuxpan, Veracruz, México.

Saldívar-Lucio, R., A. Ayala-Bocos, H. Reyes-Bonilla y G. De la Cruz-Agüero. 2009_b. Efectos de un área marina protegida sobre los peces de importancia comercial. XIII Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar y VII Congreso de Ciencias del Mar (COLACMAR). 26 al 30 de octubre, La Habana, Cuba.

Sale, P.F. (Editor). 1991. *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, New York. 754p.

Sale, P.F. 1999. Recruitment in space and time. *Nature* 397: 25-26p.

Sale, P.F. (Editor). 2002. *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, San Diego, 549 p.

Sánchez-Ortíz, C., J.L. Arreola-Robles, O. Aburto-Oropeza y M. Cortés-Hernández. 1997. Peces de arrecife en la región de La Paz, B.C.S., p. 177-188. *En*: J. Urbán-Ramírez y M. Ramírez-Rodríguez (Editores). *La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación*. Universidad Autónoma de Baja California Sur/ Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas/ Birch Aquarium, La Paz.

Sandin, S.A., J.E. Smith, E.E. DeMartini, E.A. Dinsdale, S.D. Donner, A.M. Friedlander, T. Konotchick, M. Malay, J.E. Maragos, D. Obura, O. Pantos, G. Paulay, M. Richie, F. Rohwer, R.E. Schroeder, S. Walsh, J.B.C. Jackson, N. Knowlton y E. Sala. 2008. Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. *Plos One* 3(2): e1548. doi:10.1371/journal.pone.0001548.

Sandweiss, D.H., K.A. Maasch, Fei Chai, C.F.T. Andrus y E.J. Reitz. 2004. Geoarchaeological evidence for multidecadal natural climatic variability and ancient Peruvian fisheries. *Quaternary Research* 61: 330–334p.

Sergio, F., T. Caro, D. Brown, B. Clucas, J. Hunter, J. Ketchum, K. McHugh y F. Hiraldo. 2008. Top predators as conservation tools: Ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology and Evolution Systematics*. 39: 1–19p.

Shapiro, D. y Switzer, P., 1989. Minimum/maximum auto-correlation factor analysis. Technical Report 132. Department of Statistics, Stanford University, USA. 26p.

Shmida, A. y M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*. 12: 1-20p.

Schmitt, J.R., S.J. Holbrook, A.J. Brooks, y J.C.P. Lape. 2009. Intraguild predation in a structured habitat: distinguishing multiple-predator effects from competitor effects. *Ecology*, 90(9): 2434–2443p.

Siqueiros-Beltrones, D.A. 2005. Una paradoja sobre uniformidad Vs. orden y estabilidad en la medida de la diversidad de Especies según la teoría De la información. *Ludus Vitalis* XIII(24): 83-92p.

Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SINAP). 2010. http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/sinap.php51. Febrero 2010.

Shears, N.T. y R.C. Babcock. 2002. Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia*. 132: 131-142 p.

Solow, A.R., 1994. Detecting change in the composition of a multispecies community. *Biometrics*. 50: 56-565p.

Spellerberg, I.F. 2005. *Monitoring Ecological Change*. 2nd edition. Cambridge University Press. 410p.

Stem, C., R. Margoulis, N. Salafsky y M. Brown. 2005. Monitoring and evaluation in conservation: a review of trends and approaches. *Conservation Biology*. 19(2): 295-309p.

Syms, C. y G.P. Jones (2000) Disturbance, habitat structure, and the dynamics of a coral reef fish community. *Ecology*. 81: 2714-2729p.

Tabachnick, B.G. y L.S. Fidell. 1996. *Using Multivariate Statistics*. 3th edition. Harper Collins College Publishers. New York, USA. 880p.

Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*. 77: 350-363p.

Tisdell, C.A. 2005. *Economics of environmental conservation*. Edward Elgar Publishing. Great Britain. 288 p.

Thomson, D.A., L.T. Findley y A.N. Kerstitch. 2000. *Reef Fishes of the Sea of Cortez*. Wiley, Nueva York. 302p.

Villareal-Cavazos, A., H. Reyes-Bonilla., B. Bermúdez-Almada y O. Arizpe Covarrubias. 2000. *Los peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, Mexico*: Lista

sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. *Revista de Biología Tropical*. 48(2/3): 413-424p.

Van Dyke, F. 2008. *Conservation Biology: Foundations, Concepts, Applications*. 2nd Edition. Springer, Dordrecht, The Netherlands. 477p.

Wainwright, P.C. y D.R. Bellwood, 2002. Ecomorphology of feeding in coral reef fishes. 33-55 p. *In*: Sale, P. (Editor). 1991. *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press. San Diego, USA. 549p.

Wakeford, M., T.J. Done, y C.R. Johnson, 2008. Decadal trends in a coral community and evidence of changed disturbance regime. *Coral Reefs* 27: 1-13p.

Wantiez, L., P. Thollot y M. Kulbicki. 1997. Effects of marine reserves on coral reef fish communities from five islands in New Caledonia. *Coral Reefs*. 16: 215-224p.

Wilsey, B.J. y C. Potvin. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology*. 81: 887–892p.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21(2/3): 213-251p.

Wilkinson, C. (Editor). 2002. *Status of Coral Reefs of the World: 2002*. Australian Institute of Marine Science. Australia. 378p.

Willis K.J., M.B. Arau, K.D. Bennett, B. Figueroa-Rangel, C.A. Froyd y N. Myers. 2007. How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society, series B*. 362: 175–186p.

Wilson, S.K., R. Fisher, M.S. Pratchett, N.A.J. Graham, N.K. Dulvy, R.A. Turner, A. Cakacaka, V.C. Polunin y S.P. Rushton. 2008. Exploitation and habitat degradation as agents of change within coral reef fish communities. *Global Change Biology* 14: 2796–2809p.

Woillez M., J. Rivoirard y P. Petitgas. 2009. Using min/max autocorrelation factors of survey-based indicators to follow the evolution of fish stocks in time. *Aquatic Living Resources* 22: 193–200p.

Wolter, K. y M.S. Timlin. 1993. Monitoring ENSO in COADS with a seasonally adjusted principal component index, *Proceedings of the 17th Climate Diagnostic Workshop*, Norman, OK. NOAA/NMC/CAC,NSSL, Oklahoma Climatological Survey, CIMMS and the School of Meteorology, University of Oklahoma. 52-57p.

Worm B., E.B. Barbier, N. Beaumont, J.E. Duffy, C. Folke, B.S. Halpern, J.B.C. Jackson, H.K. Lotze, F. Micheli, S.R. Palumbi, E. Sala, K.A. Selkoe, J.J. Stachowicz y R. Watson. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*. 314: 787-760p.

Worm B., H.K. Lotze. 2009. Changes in marine biodiversity as an indicator of climate change. *En: Letcher, T. (Editor) Climate change: observed impacts on Planet Earth*. Elsevier, 263-279p.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs. New Jersey. 672p.

Zuur, A.F., E.N. Ieno y G.M. Smith. 2007. *Analysing Ecological Data*. Springer. New York, USA. 700p.

ANEXOS

Anexo I. Variables abióticas por jornada de muestreo.

Etiqueta	AÑO	MES	EPOCA	Índice Huracán	MEI	PDO	ONI	TSM (°C)	Chl a (mg/m ³)	Pp pluvial (mm)	Años de Protección	Protección
1987 abr	1987	Abril	Fria	0	2.00	2.04	1.1	24.0	0	1.375	-8	0
1987 may		Mayo	Fria	0	2.02	1.58	1.0	24.4	0	2.625	-8	0
1987 jun		Junio	Cálida	0	1.88	1.53	1.2	26.6	0	1.25	-8	0
1987 ago		Agosto	Cálida	0	1.95	2.43	1.6	31.1	0	15	-8	0
1994 sep	1994	Septiembre	Cálida	0	0.99	-1.16	0.7	31.0	0	24.25	-1	0
1998 jun	1998	Junio	Cálida	0	0.73	0.35	0.0	27.9	0.254	0	3	1
1998 sep		Septiembre	Cálida	0	-0.71	-0.94	-1.0	30.2	0.147	263.5	3	1
1998 dic		Diciembre	Fria	0.040	-1.00	-0.43	-1.4	24.5	0.895	0	3	1
1999 may	1999	Mayo	Fria	0	-0.53	-0.80	-0.8	23.9	0.390	0	4	1
2002 jul	2002	Julio	Cálida	0.061	0.71	-0.02	0.9	25.6	0.241	0	7	1
2003 may	2003	Mayo	Fria	0	0.02	0.92	0.4	24.9	0.241	0	8	1
2003 oct		Octubre	Cálida	0.918	0.54	0.45	0.5	29.8	0.202	244	8	1
2004 feb	2004	Febrero	Fria	0	0.12	0.51	0.3	20.9	0.781	67.5	9	1
2004 oct		Octubre	Cálida	0	0.66	0.00	0.8	29.8	0.211	59.5	9	1
2005 oct	2005	Octubre	Cálida	0	-0.33	-1.09	-0.1	29.3	0.278	10	10	1
2006 may	2006	Mayo	Fria	0	0.24	0.64	0.1	25.4	0.337	0	11	1
2007 jul	2007	Julio	Cálida	0	-0.37	0.46	-0.1	25.8	0.194	0	12	1
2008 jun	2008	Junio	Fria	0	0.05	-1.46	-0.1	25.6	0.246	0	13	1
2008 nov		Noviembre	Cálida	0.096	-0.60	-1.29	-0.3	28.1	0.365	1	13	1

Anexo II. Selección de variables independientes en los análisis de regresión lineal múltiple, considerando las variables ambientales y sus términos cúbicos (X^2), cuadráticos (X^3) y logarítmicos (\log_{x+1}). No se muestran las variables que no fueron seleccionadas en ningún caso.

Variable Dependiente	VARIABLES INDEPENDIENTES																		
	log (x+1) huracan	MEI	X ² MEI	X ³ MEI	log (x+1) MEI	PDO	X ² PDO	X ³ PDO	log (x+1) PDO	ONI	X ² ONI	log (x+1) ONI	X ³ TSM	log (x+1) TSM	Chl a	X ² Chl a	X ³ Chl a	Precip. (Pp)	log (x+1) Pp
N todas	--	--	--	--	-0.76	--	--	--	0.52	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
N no comerciales	--	--	--	--	-0.64	--	--	--	0.81	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
N comerciales	--	--	--	--	-0.33	--	--	--	--	--	--	--	-0.81	--	--	--	--	--	--
S Todas	0.58	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.73	--	--	0.25	--	--	--
S no com	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.3	--	--	0.36	--	--	--	0.31	--	0.46
S com	-0.81	--	--	--	--	--	--	-0.22	--	--	--	--	--	--	--	--	0.55	0.53	--
H todas	--	--	0.25	--	0.26	0.31	--	--	--	--	0.3	-0.37	--	--	0.35	--	--	--	0.46
H no com	--	0.34	--	--	--	--	--	0.54	--	--	--	--	--	0.33	--	--	--	--	--
H com	--	0.49	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.27	--	--	--	--	--	--	0.34
Dom todas	--	--	--	-0.33	--	--	--	0.27	--	--	--	--	--	-0.74	--	--	--	--	--
Dom no com	--	--	--	--	--	--	0.57	--	--	--	--	--	--	-0.48	--	--	--	--	--
Dom com	--	--	--	--	-0.23	--	-0.24	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.71

Anexo III. Selección de variables independientes en los análisis de regresión lineal múltiple, considerando las variables ambientales y sus términos cuadráticos (X^2), cúbicos (X^3) y logarítmicos (\log_{x+1}). No se muestran las variables que no fueron seleccionadas en ningún caso.

Variable Dependiente	VARIABLES INDEPENDIENTES								
	MEI	X^2 MEI	\log (x+1) MEI	X^3 PDO	X^2 ONI	\log (x+1) ONI	X^2 chl a	\log (x+1) chl a	\log (x+1) Pp
N GF A	--	--	-0.8	--	--	--	--	--	--
N GF B	--	--	-0.96	--	--	--	-0.27	--	--
N GF C	-0.83	--	--	--	--	--	--	--	--
N GF D	--	--	--	0.83	0.24	0.41	--	--	--
N GF E	--	-0.71	0.23	-0.67	--	--	--	-0.28	--
N GF F	--	--	-0.58	--	--	--	0.33	--	0.50

Anexo IV. Lista de los peces registrados en el arrecife de Cabo Pulmo de 1987 a 2008.

Especie	Abundancia (Ind./m2 * 1000)	Abun. Rel. (%)	Frec.	Frec. Rel. (%)	Importancia Comercial	Grupo Funcional
<i>Abudefduf concolor</i>	17	0.003	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Abudefduf troschelii</i>	9154	1.455	9	1.52	Ninguna	B
<i>Acanthurus nigricans</i>	1334	0.212	9	1.52	Ninguna	B
<i>Acanthurus triostegus</i>	1027	0.163	7	1.18	Ninguna	B
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	4145	0.659	9	1.52	A	C
<i>Alphestes immaculatus</i>	26	0.004	2	0.34	A	NoDef
<i>Anisotremus davidsonii</i>	236	0.038	2	0.34	Ninguna	C
<i>Anisotremus interruptus</i>	655	0.104	6	1.01	A	C
<i>Anisotremus taeniatus</i>	11085	1.762	6	1.01	Ninguna	B
<i>Apogon pacificus</i>	242	0.038	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Apogon retrosella</i>	187	0.030	2	0.34	Ninguna	NoDef
<i>Arothron meleagris</i>	2938	0.467	11	1.85	Ninguna	B
<i>Balistes polylepis</i>	1698	0.270	10	1.68	A	C
<i>Bodianus diplotaenia</i>	8848	1.406	10	1.68	A	C
<i>Calamus brachysomus</i>	94	0.015	1	0.17	A	NoDef
<i>Canthigaster punctatissima</i>	8745	1.390	11	1.85	Ninguna	F
<i>Carangoides orthogrammus</i>	6	0.001	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Caranx caballus</i>	133	0.021	4	0.67	O	C
<i>Caranx hippos</i>	4298	0.683	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Caranx melampygus</i>	165	0.026	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Cephalopholis panamensis</i>	952	0.151	8	1.35	A	B
<i>Chaetodon humeralis</i>	508	0.081	9	1.52	Ninguna	B
<i>Chromis alta</i>	453	0.072	1	0.17	Ninguna	A
<i>Chromis atrilobata</i>	124383	19.767	11	1.85	Ninguna	A
<i>Chromis limbaughi</i>	100	0.016	2	0.34	Ninguna	A
<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	28138	4.472	11	1.85	Ninguna	E
<i>Cirrhites rivulatus</i>	359	0.057	8	1.35	Ninguna	C
<i>Coryphopterus urospilus</i>	74	0.012	1	0.17	Ninguna	E
<i>Decodon melasma</i>	45	0.007	1	0.17	Ninguna	B
<i>Diodon holocanthus</i>	1610	0.256	10	1.68	Ninguna	B
<i>Diodon hystrix</i>	454	0.072	8	1.35	Ninguna	C
<i>Elacatinus puncticulatus</i>	103	0.016	3	0.51	Ninguna	NoDef
<i>Entomacrodus chiostrictus</i>	71	0.011	3	0.51	Ninguna	E
<i>Epinephelus analogus</i>	39	0.006	2	0.34	O	C
<i>Epinephelus labriformis</i>	3228	0.513	11	1.85	O	C
<i>Fistularia commersonii</i>	588	0.093	9	1.52	A	D
<i>Forcipiger flavissimus</i>	440	0.070	5	0.84	Ninguna	B

Especie	Abundancia (Ind./m2 * 1000)	Abun. Rel. (%)	Frec.	Frec. Rel. (%)	Importancia Comercial	Grupo Funcional
<i>Girella simplicidens</i>	157	0.025	2	0.34	Ninguna	B
<i>Gnathanodon speciosus</i>	38	0.006	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Gymnomuraena zebra</i>	13	0.002	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Gymnothorax castaneus</i>	548	0.087	6	1.01	Ninguna	NoDef
<i>Gymnothorax panamensis</i>	64	0.010	3	0.51	Ninguna	NoDef
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	537	0.085	2	0.34	O	C
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	4544	0.722	8	1.35	A	C
<i>Haemulon steindachneri</i>	38	0.006	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Halichoeres chierchiae</i>	3100	0.493	10	1.68	Ninguna	B
<i>Halichoeres dispilus</i>	5639	0.896	8	1.35	Ninguna	B
<i>Halichoeres melanotis</i>	121	0.019	2	0.34	Ninguna	A
<i>Halichoeres nicholsi</i>	2308	0.367	9	1.52	Ninguna	B
<i>Halichoeres notospilus</i>	729	0.116	5	0.84	Ninguna	B
<i>Halichoeres semicinctus</i>	325	0.052	4	0.67	Ninguna	B
<i>Holacanthus clarionensis</i>	150	0.024	5	0.84	Ninguna	B
<i>Holacanthus passer</i>	10204	1.622	11	1.85	Ninguna	B
<i>Hoplopagrus guentherii</i>	223	0.035	7	1.18	O	C
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	4167	0.662	11	1.85	Ninguna	B
<i>Kyphosus analogus</i>	2993	0.476	3	0.51	A	B
<i>Kyphosus elegans</i>	4040	0.642	11	1.85	A	B
<i>Lutjanus argentiventris</i>	51	0.008	2	0.34	O	C
<i>Lutjanus colorado</i>	2689	0.427	9	1.52	O	C
<i>Lutjanus guttatus</i>	63	0.010	1	0.17	O	NoDef
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	6	0.001	1	0.17	O	NoDef
<i>Lutjanus peru</i>	13	0.002	1	0.17	O	NoDef
<i>Lutjanus viridis</i>	9812	1.559	8	1.35	O	B
<i>Melichthys niger</i>	17	0.003	1	0.17	Ninguna	B
<i>Microspathodon bairdii</i>	6	0.001	1	0.17	Ninguna	B
<i>Microspathodon dorsalis</i>	1683	0.267	11	1.85	Ninguna	B
<i>Mugil cephalus</i>	6	0.001	1	0.17	O	NoDef
<i>Mugil curema</i>	362	0.058	2	0.34	O	C
<i>Mulloidichthys dentatus</i>	8135	1.293	9	1.52	Ninguna	B
<i>Muraena lentiginosa</i>	55	0.009	4	0.67	Ninguna	NoDef
<i>Mycteroperca jordani</i>	6	0.001	1	0.17	O	NoDef
<i>Mycteroperca olfax</i>	135	0.021	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Mycteroperca prionura</i>	25	0.004	3	0.51	Ninguna	C
<i>Mycteroperca rosacea</i>	2398	0.381	9	1.52	O	C
<i>Mycteroperca xenarcha</i>	498	0.079	3	0.51	O	C
<i>Myripristis leiognathus</i>	286	0.045	7	1.18	Ninguna	A
<i>Nicholsina denticulata</i>	203	0.032	3	0.51	Ninguna	B
<i>Novaculichthys</i>	13	0.002	1	0.17	Ninguna	NoDef

Especie	Abundancia (Ind./m2 * 1000)	Abun. Rel. (%)	Frec.	Frec. Rel. (%)	Importancia Comercial	Grupo Funcional
<i>taeniourus</i>						
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	4376	0.695	11	1.85	Ninguna	A
<i>Ostracion meleagris</i>	41	0.007	2	0.34	Ninguna	B
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	220	0.035	3	0.51	O	C
<i>Paranthias colonus</i>	23890	3.797	8	1.35	A	B
<i>Plagiotremus azaleus</i>	3905	0.621	8	1.35	Ninguna	E
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	148	0.024	4	0.67	Ninguna	B
<i>Prionurus laticlavus</i>	127	0.020	2	0.34	Ninguna	NoDef
<i>Prionurus punctatus</i>	36497	5.800	11	1.85	Ninguna	C
<i>Prognathodes falcifer</i>	101	0.016	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	642	0.102	3	0.51	Ninguna	C
<i>Pseudojuloides inornatus</i>	972	0.154	9	1.52	Ninguna	NoDef
<i>Sargocentron suborbitalis</i>	413	0.066	4	0.67	Ninguna	B
<i>Scarus compressus</i>	610	0.097	10	1.68	Ninguna	C
<i>Scarus ghobban</i>	2489	0.396	9	1.52	Ninguna	C
<i>Scarus perrico</i>	1189	0.189	11	1.85	Ninguna	C
<i>Scarus rubroviolaceus</i>	8134	1.293	11	1.85	Ninguna	C
<i>Scomberomorus sierra</i>	356	0.057	1	0.17	O	NoDef
<i>Scorpaena mystes</i>	52	0.008	3	0.51	A	C
<i>Seriola rivoliana</i>	70	0.011	2	0.34	O	NoDef
<i>Serranus psittacinus</i>	1288	0.205	6	1.01	Ninguna	NoDef
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	308	0.049	6	1.01	Ninguna	A
<i>Stegastes flavilatus</i>	3819	0.607	11	1.85	Ninguna	A
<i>Stegastes leucorus</i>	120	0.019	4	0.67	Ninguna	A
<i>Stegastes rectifraenum</i>	28486	4.527	11	1.85	Ninguna	A
<i>Sufflamen verres</i>	6826	1.085	11	1.85	A	B
<i>Syacium ovale</i>	13	0.002	1	0.17	Ninguna	NoDef
<i>Synodus lacertinus</i>	191	0.030	2	0.34	Ninguna	NoDef
<i>Thalassoma grammaticum</i>	14675	2.332	11	1.85	Ninguna	B
<i>Thalassoma lucasanum</i>	205564	32.669	11	1.85	Ninguna	A
<i>Trachinotus rhodopus</i>	48	0.008	2	0.34	A	C
<i>Zanclus cornutus</i>	694	0.110	9	1.52	Ninguna	B

ANEXO V. Suma de abundancia (ind /m² * 1000) por especie y por jornada de muestreo de 1987 a 2008. F=época fría; C=época cálida.

Especie	1987				1994	1998			1999	2002	2003		2004		2005	2006	2007	2008	
	F		C		C	F	C		F	C	F	C	F	C	C	F	C	F	C
	Abr	May	Jun	Ago	Sep	Dic	Jun	Sep	May	Jul	May	Oct	Feb	Oct	Oct	May	Jul	Jun	Nov
<i>Abudefduf concolor</i>				17															
<i>Abudefduf troschelii</i>	74	419	798	1205	46	28	68	289	58		1170	255	344	700	726	38		33	2903
<i>Acanthurus nigricans</i>		40	108	95	215	57	57	23	250			51	89	39	178		102	30	
<i>Acanthurus triostegus</i>			153	85	6	51	40	23			139	152		25	26			289	38
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	6			40		6		125		216	114	344	395	268	63	38	140	938	1452
<i>Alphestes immaculatus</i>																13	13		
<i>Anisotremus davidsonii</i>			198															38	
<i>Anisotremus interruptus</i>		108	23	45			28			25			25			115		286	
<i>Anisotremus taeniatus</i>		51	85	62				85		50			25		140			10587	
<i>Apogon pacificus</i>																242			
<i>Apogon retrosella</i>					23				164										
<i>Arothron meleagris</i>	23	46	96	294	17	35	63	74	63	114	89	128	190	407	497	103	26	493	180
<i>Balistes polylepis</i>	11	23		51	12	6	6	17	6		306	38	408	64	13	77	51	417	192
<i>Bodianus diplotaenia</i>	243	418	147	311	40	86	143	133		215	307	711	779	994	1028	800	687	1346	460
<i>Calamus brachysomus</i>																		94	
<i>Canthigaster punctatissima</i>		85	90	130	255	80	150	160	209	64	470	609	547	1094	1809	676	585	1123	609
<i>Carangoides orthogrammus</i>							6												
<i>Caranx caballus</i>				6						13	76				38				
<i>Caranx hippos</i>																		4298	
<i>Caranx melampygus</i>															165				
<i>Cephalopholis panamensis</i>		108	34	34			50	63	23		38	127	26	50	90	39		182	88
<i>Chaetodon humeralis</i>			40	11	12	12	17	11	39	38	50	50	102		38				88
<i>Chromis alta</i>	453																		
<i>Chromis atrilobata</i>	3022	1652	702	272	192	442	476	1001	406	610	12569	5755	1425	4876	7081	4290	13891	57076	8645
<i>Chromis limbaughi</i>	34			28														38	
<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	657	379	780	2426	600	379	413	442	449	102	906	1348	840	2344	4199	1132	2188	7624	930
<i>Cirrhitus rivulatus</i>			23	6	6		6	6		26		51	51	13	13			158	
<i>Coryphopterus urospilus</i>			74																
<i>Decodon melasma</i>	28			17															
<i>Diodon holocanthus</i>		17	46	17		34	18	187	17	127	77	165	103	51	114	141	177	190	129
<i>Diodon hystrix</i>		17	23	29	11						13	39	51	26	13	26	38	104	64

Especie	1987				1994	1998			1999	2002	2003		2004		2005	2006	2007	2008	
	F		C		C	F	C		F	C	F	C	F	C	C	F	C	F	C
	Abr	May	Jun	Ago	Sep	Dic	Jun	Sep	May	Jul	May	Oct	Feb	Oct	Oct	May	Jul	Jun	Nov
<i>Elacatinus puncticulatus</i>					11		79								13				
<i>Entomacrodus chiostictus</i>				45								13			13				
<i>Epinephelus analogus</i>									26	13									
<i>Epinephelus labriformis</i>	62	102	108	130	45	79	69	47	113	51	51	52	191	306	229	76	255	1223	39
<i>Fistularia commersonii</i>					17	18	40	41	17		90	52	13	64	114	64	38	20	
<i>Forcipiger flavissimus</i>			45	23		12		17		293	25								25
<i>Girella simplicidens</i>			28	39									26	64					
<i>Gnathanodon speciosus</i>																		38	
<i>Gymnomuraena zebra</i>									13										
<i>Gymnothorax castaneus</i>			17							13	13	26	13	38			13	376	39
<i>Gymnothorax panamensis</i>										13		13			38				
<i>Haemulon flaviguttatum</i>			28																509
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	226		34	164	11	6	515	40		13	13	26	25	114	64			3280	13
<i>Haemulon steindachneri</i>										38									
<i>Halichoeres chierchiae</i>	28	46		101		23	18	57	91	13	191	165	191	77	26	165	114	125	1669
<i>Halichoeres dispilus</i>	11	28	57	28		73	503	126				151	25	51	535	1093	650	347	1961
<i>Halichoeres melanotis</i>			45														76		
<i>Halichoeres nicholsi</i>	28		46	79	11			12		13	63	406	241	278	128		152	709	142
<i>Halichoeres notospilus</i>			6							191		38	279	190			25		
<i>Halichoeres semicinctus</i>	17						41									140	127		
<i>Holacanthus clarionensis</i>	6		28	39						13		25		13	26				
<i>Holacanthus passer</i>	470	390	153	317	46	426	329	475	372	139	661	787	699	875	1540	929	532	633	431
<i>Hoplopagrus guentherii</i>				45		6						26	26	13		25	13	56	13
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	17	526	158	261	34	46	63	45	39	216	77	329	129	215	891	674	115	166	166
<i>Kyphosus analogus</i>			68	56												101		2259	509
<i>Kyphosus elegans</i>	475	469	254	68	17	41	194	160	538	76	102	51	140	433	343	76	433	170	
<i>Lutjanus argentiventris</i>														26				25	
<i>Lutjanus colorado</i>		12	23	12	6	215	329	164				38	268	483	51	318	395	337	38
<i>Lutjanus guttatus</i>		17		46															
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>					6														
<i>Lutjanus peru</i>												13							
<i>Lutjanus viridis</i>		209	498	493		363	780	52		1247	471	688	573	1590	1783	726		110	229
<i>Melichthys niger</i>			17																
<i>Microspathodon bairdii</i>		6																	
<i>Microspathodon dorsalis</i>		227	543	147	34		79	50	113	25	13		13	13	38	64	25	299	
<i>Mugil cephalus</i>							6												

Especie	1987				1994	1998			1999	2002	2003		2004		2005	2006	2007	2008	
	F		C		C	F	C		F	C	F	C	F	C	C	F	C	F	C
	Abr	May	Jun	Ago	Sep	Dic	Jun	Sep	May	Jul	May	Oct	Feb	Oct	Oct	May	Jul	Jun	Nov
<i>Mugil curema</i>	192	68											102						
<i>Mulloidichthys dentatus</i>					407	6	57	114		624	3107	368	51	778	701	356	293	51	1222
<i>Muraena lentiginosa</i>								6		13				13					23
<i>Mycteroperca jordani</i>							6												
<i>Mycteroperca olfax</i>																			135
<i>Mycteroperca prionura</i>				6			6				13								
<i>Mycteroperca rosacea</i>	45		11	62	40	35		46			178	39	267	154	101	176	368	696	180
<i>Mycteroperca xenarcha</i>											26		26		446				
<i>Myripristis leiognathus</i>				34	28		6					13		76		25			104
<i>Nicholsina denticulata</i>		11									39		13	140					
<i>Novaculichthys taeniourus</i>														13					
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	29	375	273	277	74	97	153	211	126	13	38	38	13	25	330	114	13	2126	51
<i>Ostracion meleagris</i>		28												13					
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>									67		89								64
<i>Paranthias colonus</i>	11					102	97	142			3209	102	547	458	1883	3018	11638	722	1961
<i>Plagiotremus azaleus</i>	62	153	514	956	6	147	198	412	424				51	13		689	26		254
<i>Pomacanthus zonipectus</i>		28	39	34	6			6											35
<i>Prionurus laticlavus</i>															25			102	
<i>Prionurus punctatus</i>	549	673	474	990	249	329	1380	725	464	216	1414	2773	2128	3144	3143	1095	2838	10376	3537
<i>Prognathodes falcifer</i>										101									
<i>Pseudobalistes naufragium</i>				6						13	623								
<i>Pseudojuloides inornatus</i>		6	17	46		12	17	6		13	115	51	90	26	141	26	101	305	
<i>Sargocentron suborbitalis</i>			97	170			23	11	11		76	25							
<i>Scarus compressus</i>		57	12	34	6	12	17	12		13		39	25	90	51	26	51	152	13
<i>Scarus ghobban</i>	45	12	56	45		11				51	26	331	114	228	153	13	114	730	560
<i>Scarus perrico</i>		46	46	28	28			35	12	76	39	38	38	102	153	115	77	241	115
<i>Scarus rubroviolaceus</i>	135	250	170	165	58	108	126	130	51	13	25	305	153	420	507	243	204	690	4381
<i>Scomberomorus sierra</i>													356						
<i>Scorpaena mystes</i>										13	13		13	13					
<i>Seriola rivoliana</i>							45									25			
<i>Serranus psittacinus</i>					23					26					216	151	215	238	419
<i>Stegastes acapulcoensis</i>			23	45					74	13	127		13			13			
<i>Stegastes flavilatus</i>	51			45	47	193	216	74	216	39	381	241	178	178	612	241	444	66	597
<i>Stegastes leucurus</i>			6	6				6		64									38

Especie	1987				1994	1998			1999	2002	2003		2004		2005	2006	2007	2008	
	F		C		C	F	C		F	C	F	C	F	C	C	F	C	F	C
	Abr	May	Jun	Ago	Sep	Dic	Jun	Sep	May	Jul	May	Oct	Feb	Oct	Oct	May	Jul	Jun	Nov
<i>Stegastes rectifraenum</i>	1233	395	294	431	430	343	1273	833	752	546	1668	3133	1477	3413	2495	623	1451	6158	1538
<i>Sufflamen verres</i>	152	284	277	323	29	142	210	217	12	39	165	583	167	1016	836	458	405	1166	345
<i>Syacium ovale</i>										13									
<i>Synodus lacertinus</i>																	166		25
<i>Thalassoma grammaticum</i>	1251	1295	884	2291	288	238	250	777	79	102	305	1998	497	1272	1719	177	114	947	191
<i>Thalassoma lucasanum</i>	13774	4273	2745	2666	2767	521	2796	1502	477	1668	11244	5209	1911	10036	13273	7562	9858	91139	22143
<i>Trachinotus rhodopus</i>				23												25			
<i>Zanclus cornutus</i>		45	74	17	23	23	41	34	102		51		13	38	102		25	106	