

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN
SUPERIOR DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**Condiciones físicas y comunidades bentónicas en los
bosques de *Macrocystis pyrifera* y los arrecifes rocosos
en el norte de Baja California, México**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Antonio Gómez Gómez

Ensenada, Baja California, México

2015

Tesis defendida por
Antonio Gómez Gómez

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Lydia Betty Ladah
Directora del Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Miembro del Comité

Dr. José Luis Ochoa de la Torre
Miembro del Comité

Dr. Guillermo Torres-Moye
Miembro del Comité

Dr. David Alberto Rivas Camargo
Coordinador del Posgrado en
Ecología Marina

Dr. Jesús Favela Vara
Director de Estudios de Posgrado

Marzo, 2015

Resumen de la tesis que presenta Antonio Gómez Gómez como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Condiciones físicas y comunidades bentónicas en los bosques de *Macrocystis pyrifera* y los arrecifes rocosos en el norte de Baja California, México.

Resumen elaborado por:

Antonio Gómez Gómez

Los bosques de macroalgas son uno de los ecosistemas más productivos y dinámicos del planeta, situados sobre arrecifes rocosos sublitorales. El alga sargazo gigante, *Macrocystis pyrifera*, es el alga dominante en las costas del Pacífico de Baja California, considerada un ingeniero del ecosistema, capaz de crear un hábitat distinto con solo su simple presencia. El propósito de este estudio fue establecer si los bosques de *M. pyrifera* presentan diferencias en las condiciones físicas de la columna de agua y en la estructura de la comunidad bentónica con arrecifes rocosos cercanos sin presencia de esta alga, hipotetizando que los bosques de *M. pyrifera* atenuarán las condiciones físicas, reduciendo la variabilidad en temperatura y corrientes, y presentarán una mayor riqueza y abundancia de invertebrados, y menor cobertura algal, en contraste con los arrecifes rocosos sin presencia de *M. pyrifera*. Se midieron las condiciones físicas de la columna de agua (temperatura y corrientes) y se registró la comunidad bentónica en bosques de *M. pyrifera* y en arrecifes rocosos cercanos sin su presencia, comparando las condiciones físicas y biológicas entre ambos ecosistemas. En general, los bosques de *M. pyrifera* mostraron unas condiciones físicas más estables y menor abundancia de algas rojas filamentosas, apoyando las hipótesis propuestas. Sin embargo, no se encontraron diferencias en la riqueza de especies de invertebrados entre ambos ecosistemas, contrariamente a la hipótesis propuesta. Algunos organismos mostraron preferencia por uno de los dos ecosistemas, con diferencias significativas en sus abundancias, a pesar de que el patrón no siempre estuvo a favor de los bosques de *M. pyrifera* como se propuso. Finalmente, la estructura de la comunidad bentónica varió más entre localidades que entre los dos ecosistemas estudiados (bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos), sugiriendo la importancia de las condiciones oceanográficas locales y la heterogeneidad del hábitat a la hora de estructurar la comunidad bentónica. Este estudio se realizó en una escala espacial relativamente pequeña (< 20 Km), y el fuerte efecto de localidad manifestado destaca la importancia de los patrones anidados entre la mesoescala y escalas locales en la naturaleza.

Palabras clave: ***Macrocystis pyrifera*, ingeniero de ecosistemas, estructura comunidad bentónica, variabilidad, invertebrados, ondas internas, temperatura corrientes.**

Abstract of the thesis presented by Antonio Gómez Gómez as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Physical conditions and benthic communities in *Macrocystis pyrifera* forests and rocky reefs of northern Baja California, Mexico.

Abstract by:

Antonio Gómez Gómez

Kelp forests are one of the most productive and dynamic ecosystems in the world, flourishing on temperate rocky shores. The giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, is the dominant algae of the Pacific coast of Baja California and is considered an ecosystem engineer, creating a unique habitat simply by its presence. The aim of this project was to determine if *M. pyrifera* forests showed different water column conditions and a different benthic community structure than adjacent rocky reefs lacking giant kelp, hypothesizing that the kelp forests would filter out extremes in physical water column conditions, reducing variability in temperature and currents, and would be associated with higher benthic invertebrate richness and abundance, and lower algal abundance, when compared to nearby unforested areas. We measured the physical conditions (temperature and currents) in the water column and the benthic community structure of giant kelp forests and adjacent unforested rocky reefs to compare the physical and biological conditions of these two ecosystems. In general, kelp forests showed more stable physical conditions and a lower abundance of red fleshy algae, supporting the proposed hypotheses. Yet no significant differences in benthic community richness were found when compared to rocky reefs, contrary to what was hypothesized. Some organisms showed a preference for one of the ecosystems, with strong significant differences in abundances, but the pattern was not always in favor of kelp forests as proposed. Finally, the benthic community structure varied more with sites than with the ecosystem studied (kelp forest or rocky reef), suggesting the importance of local oceanographic conditions and habitat heterogeneity in structuring the benthic community. Because this study took place at a relatively small spatial scale (< 20 km), the strong site effect detected in this study emphasizes the importance of nested patterns between mesoscale forcing and local scales in nature.

Keywords: *Macrocystis pyrifera*, ecosystem engineer, benthic community structure, variability, internal waves, temperature, currents.

Dedicatoria

*En especial a mi familia y amigos
Ellos lo son todo*

Agradecimientos

Quisiera agradecer a mis padres por todo, sin ellos nada hubiera empezado, y gracias por apoyarme incondicionalmente en todas las decisiones de mi vida. A mis hermanos por todas las alegrías y tormentos que me han dado, y por todo lo compartido, y por decirme tantas veces que no estaba lo suficientemente loco.

Gracias a CONACYT por el apoyo económico para realizar la maestría. A CICESE por la maestría y todas las instalaciones. Gracias a todos los profes que tanto nos enseñaron. Gracias a todo el personal por ayudarme en todo, y hacer cada día encantador

Quisiera agradecer a mi directora Lydia, por todo el apoyo a la tesis, aceptarme en el lab, las mil y una correcciones y sobretodo la paciencia mostrada. Mil gracias Lydia.

A todo el comité por su apoyo, comentarios, correcciones.

A Luis por la confianza y por todo el equipo del buceo

Gracias a tod@s los loc@s que quisieron acompañarme en los muestreos, Pau, Anita, Alan, Nur, Schery, Tati, Andrés, Maite, Pablo, Ciania, Gera, Fer espero no dejarme a ninguno. Y a la Tracker, sin ella no habiéramos ido a ningún sitio.

Mil gracias al equipo de ecología de bosques submarinos por adoptarme, enseñarme y darme tanto cariño, y por darme esta gran oportunidad de conocer y sentir los maravillosos bosques de kelps. Gracias Arturo, Memo, Gabriela, Pamela, Ainoa, Juan Carlos, Nur, Cristina, Robert, Diana y Pau.

Gracias al lab, ICE Team, Anita, Gera, Schery, Zyania, Tati, Andrea por alegrar las mil y una horas en el lab.

Gracias a Sergio y su familia por ayudarnos con el proyecto, cuidarnos y llevarnos a todos los puntos de muestreo.

Mil gracias a Fer por apoyarme y mostrarme su cariño, por empezar una nueva etapa juntos, por aguantarme y por mucho más. Me faltan palabras para poder agradecerte tanto.

Gracias a todos los Buenavibra, por compartir, celebrar, vivir, sentir, y lo que todavía nos queda

A toda la gente que me encontrado en México, por hacerme sentir en casa.

A toda esa gente del otro lado del charco y repartida por todas las esquinas, os extraño y os quiero tanto

A toda esa gente que siempre me dio un pedacito de sí misma, y gracias a todos esos pedacitos que han hecho ser lo que soy.

Gracias a tod@s!!!

Tabla de contenido

	Página
Resumen español.....	ii
Resumen inglés.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de Figuras.....	vii
Lista de Tablas.....	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes.....	4
1.2 Justificación.....	6
Capítulo 2. Objetivos.....	8
2.1 Objetivo general.....	8
2.2 Objetivos específicos.....	8
2.3 Hipótesis.....	8
Capítulo 3. Metodología.....	9
3.1 Área de estudio.....	9
3.2 Muestreos.....	10
3.2.1 Muestreo físico.....	10
3.2.2 Muestreo biológico.....	13
3.3 Análisis de datos.....	14
3.3.1 Datos físicos.....	14
3.3.1 Datos biológico.....	15
Capítulo 4. Resultados.....	19
4.1 Datos físicos.....	19
4.1.1 Temperatura.....	19
4.1.2 Corrientes.....	24
4.2 Datos biológicos.....	27
4.2.1 Caracterización de las localidades.....	27
4.2.2 Invertebrados.....	31
4.2.3 Algas.....	41
4.2.4 Estructura de la comunidad.....	45
Capítulo 5. Discusión.....	49
Capítulo 6. Conclusiones.....	61
Lista de referencias	62
Anexos.....	71

Lista de figuras

Figura	Página	
1	Mapa de la zona de estudio. Los puntos negros indican cada localidad.....	10
2	Esquema de instalación de sensores temperatura (msf: metros sobre el fondo).....	12
3	a) Esquema del correntímetro marotte y b) correntímetro instalado en una localidad.....	13
4	Temperatura de la columna de agua en Puerto Escondido, a) arrecife rocoso y b) bosque de <i>M. pyrifera</i> . Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.....	20
5	ADT de la columna de agua en Puerto Escondido, a) arrecife rocoso y b) bosque de <i>M. pyrifera</i> . Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.....	21
6	Diagrama de cajas de la ADT en todas las localidades a 1 metros sobre el fondo (msf) por ecosistema y localidad	22
7	Temperaturas promedios en los dos ecosistemas de: a) Puerto Escondido (fuera de la bahía), y b) Rincón de Ballenas (dentro de la bahía); rombo 1 msf, cuadrado 3 msf y triángulo 5 msf. Msf: metros sobre el fondo.....	23
8	Velocidades ($m s^{-1}$) dentro de los bosques de <i>M. pyrifera</i> fuera de la bahía.....	24
9	Velocidad ($m s^{-1}$) de corrientes en los dos ecosistemas en la localidad de Puerto Escondido.....	25
10	Diagrama de cajas para la velocidad ($m s^{-1}$) de corrientes en los dos ecosistemas de la localidad de Puerto Escondido.....	25
11	ADV en los dos ecosistemas de la localidad de Puerto Escondido.....	26
12	Diagrama de cajas para la ADV ($m s^{-1}$) de corrientes en los dos ecosistemas en la localidad de Puerto Escondido.....	27
13	Cobertura del sustrato rocoso para cada localidad y ecosistema, N = 8 transectos.....	28

Lista de figuras (continuación)

Figura		Página
14	Índice de rugosidad modificado para cada localidad y ecosistema, N = 8 transectos.....	29
15	Profundidad para cada localidad y ecosistema. N = 8 transectos.....	30
16	Densidad de individuos de <i>Macrocystis pyrifera</i> para cada localidad de bosques de <i>M. pyrifera</i> , N = 8 transectos.....	30
17	a) Riqueza de invertebrados total y b) riqueza promedio por transectos en cada localidad por ecosistema, N = 8 transectos.....	32
18	Correlación entre la riqueza de especies de invertebrados y el índice de rugosidad modificado por cada ecosistema. La línea continua corresponde al ajuste lineal con $R^2 = 0.65$ para el bosque de <i>M. pyrifera</i> , y la línea discontinua para el arrecife rocoso con $R^2 = 0.92$	33
19	Correlación entre la riqueza de especies de invertebrados y el % sustrato de roca por ecosistema. La línea discontinua para el arrecife rocoso con $R^2 = 0.71$	33
20	Correlación entre la riqueza de especies de invertebrados y la densidad de individuos de <i>M. pyrifera</i> . La línea corresponde al ajuste lineal con $R^2 = 0.67$	34
21	nMDS del promedio de los transectos para invertebrados (nivel de estrés = 0.06) de las localidades y ecosistemas.....	35
22	Comparación de promedios de invertebrados para cada localidad y ecosistema: la línea continua corresponde a los bosques de <i>M. pyrifera</i> y línea discontinua a los arrecifes rocosos, las barras indican el error estándar, N = 8 transectos.....	39
23	nMDS del promedio de los transectos para algas (nivel de estrés = 0.1). Bosque = bosque de <i>M. pyrifera</i> , Arrecife = arrecife rocoso.....	41
24	Comparación de promedios de algas para cada localidad: la línea continua corresponde a los bosques de <i>M. pyrifera</i> y línea discontinua a los arrecifes rocosos, las barras indican el error estándar, N = 8 transectos.....	44
25	nMDS del promedio de los transectos para toda la comunidad bentónica (nivel de estrés = 0.07).....	46

Lista de figuras (continuación)

Figura	Página	
26	Temperatura de la columna de agua en a) Arbolitos, bosque de <i>M. pyrifera</i> , b) Kennedy bosque de <i>M. pyrifera</i> y c) Kennedy arrecife rocoso. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.....	71
27	Temperatura de la columna de agua en a) Rincón de Ballenas, bosque de <i>M. pyrifera</i> , b) Rincón de Ballenas arrecife rocoso y c) las Rosas bosque de <i>M. pyrifera</i> . Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.....	72
28	Las Rosas arrecife rocoso. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.....	73
29	ADT en a) Arbolitos bosque de <i>M. pyrifera</i> , b) Kennedy bosque <i>M. pyrifera</i> y c) Kennedy arrecife rocoso. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.....	74
30	ADT de la columna de agua en a) Rincón de Ballenas bosque de <i>M. pyrifera</i> , b) Rincón de Ballenas arrecife rocoso y c) las Rosas bosque de <i>M. pyrifera</i> . Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.....	75
31	ADT en las Rosas arrecife rocoso. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.....	76
32	Diagrama de cajas de la ADT en todas las localidades a a) 3 y b) 5 metros sobre el fondo (msf) en los dos tipos de ecosistemas y en cada localidad.....	77
33	Nivel de marea, a) del 1 al 21 de mayo de 2014 y b) del 10 al 30 de junio (Datos del Laboratorio de nivel del mar, CICESE, http://redmar.cicese.mx).....	78

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Detalle de ubicación de sensores	11
2	ANOVA de promedio de temperatura a 1 msf, 3 msf, 5 msf y rango de temperatura a 5 msf, dentro de la bahía, donde GL es el grado de libertad, SC es la suma de cuadrados, MC es la media cuadrática, F es el estadístico de prueba y p es el valor de significancia. Diferencias significativas señaladas en negrita.....	23
3	Análisis de similitud (ANOSIM) para invertebrados, entre ecosistemas (bosque de <i>M. pyrifera</i> y arrecife rocoso) para cada localidad, donde R es el estadístico de la prueba y p es el nivel del significancia. R global = 0.75.....	35
4	Lista de especies del análisis SIMPER de una vía entre ecosistemas (bosque de <i>M. pyrifera</i> y arrecife rocoso) para cada localidad donde ANOSIM detectó diferencias. (Porcentaje de corte 90%; las abundancias corresponden a los datos transformados, raíz cuadrada).....	36
5	Estadísticos y patrón general de los análisis de invertebrados. H: corresponde al estadístico de Kruskal-Wallis; F: estadístico de ANOVA; Pue: Puerto Escondido, Buf: Bufadora, Rin: Rincón de Ballenas y Ros: Rosas; B: Bosques de <i>M. pyrifera</i> y A: Arrecifes rocosos. En negrita se señalan las diferencias significativas.....	38
6	Análisis de similitud (ANOSIM) para algas, entre ecosistemas (bosque de <i>M. pyrifera</i> y arrecife rocoso) para cada localidad, donde R es el estadístico de la prueba y p es el nivel del significancia. R global= 0.92.....	42
7	Lista de especies del análisis SIMPER para algas entre ecosistemas (bosque de <i>M. pyrifera</i> y arrecife rocoso) para cada localidad donde ANOSIM detectó diferencias. (Porcentaje de corte 90%; las coberturas corresponden a los datos transformados, raíz cuadrada).....	42
8	Estadísticos y patrón general de los análisis de algas. H: corresponde al estadístico de Kruskal-Wallis; F: estadístico de ANOVA; Pue: Puerto Escondido, Buf: Bufadora, Rin: Rincón de Ballenas y Ros: Rosas; B: Bosques de <i>M. pyrifera</i> y A: Arrecifes rocosos. En negrita las diferencias significativas.....	43

Lista de tablas (continuación)

Tabla		Página
9	Análisis de similitud (ANOSIM) para toda la comunidad bentónica entre ecosistemas (bosque de <i>M. pyrifera</i> y arrecife rocoso) para cada localidad, donde R es el estadístico de la prueba y p es el nivel del significancia. R global = 0.924.....	46
10	Lista de taxa del análisis SIMPER para toda la comunidad bentónica entre ecosistemas (bosque de <i>M. pyrifera</i> y arrecife rocoso) para cada localidad donde ANOSIM detectó diferencias. (Porcentaje de corte 50%; las abundancias corresponden a los datos transformados, raíz cuadrada).....	47

Capítulo 1. Introducción

Los bosques de macroalgas son uno de los ecosistemas más productivos y dinámicos del planeta (Dayton, 1985; Graham *et al.*, 2003), situados en las costas rocosas de las zonas templadas. Dentro de ellos se albergan, refugian, y/o alimentan gran cantidad de organismos de diferentes tipos, incluyendo algas, invertebrados, peces y mamíferos. El alga parda, llamada sargazo gigante, o *Macrocystis pyrifera*, es la dominante en las comunidades sublitorales que forman bosques al sur y centro de California, Estados Unidos y la costa del Pacífico de Baja California, México (Dayton, 1985) en zonas someras (< 30m) y sobre sustrato rocoso (Parnell *et al.*, 2006). Asimismo, forman densos bosques en las costas occidentales de Suramérica, y en Suráfrica, Australia y Nueva Zelanda (Dayton, 1985).

M. pyrifera es uno de los organismos con el crecimiento más rápido del mundo (North, 1994), con una elevada importancia ecológica debido a su alta productividad primaria (Dayton, 1985), siendo la principal fuente de energía (Jackson, 1987) para el resto de la cadena trófica (Tegner y Dayton, 1981). Gran parte de esta biomasa producida por *M. pyrifera* es exportada fuera del bosque (Graham *et al.*, 2003) alimentando de esta manera otros ecosistemas. Además, estos ecosistemas presentan una gran importancia económica, puesto que soportan un amplio abanico de actividades como acuicultura y turismo, además, proporciona hábitat biogénico que sostienen importantes especies pesqueras (Foster y Schiel, 1985; Graham, 2004; Parnell y Miller, 2010).

Los bosques de *M. pyrifera* son ambientes muy dinámicos, sometidos a diversas perturbaciones ambientales, que pueden llevar a su desaparición. Por ejemplo, episodios de agua más cálida de lo habitual, disminución de nutrientes, eventos de tormentas con intenso oleaje, cambios en la calidad del agua, sedimentación y pastoreo por herbívoros como también perturbaciones menos frecuentes como los eventos ENSO (El Niño Oscilación del Sur) (Ladah *et al.*, 1999; Tegner y Dayton, 2000; Foster y Vanblaricom, 2001; Foster y Schiel, 2010), afectan a los bosques de forma negativa. A

bajas latitudes (inferior a 40°), suceden deforestaciones periódicas como consecuencias de anomalías oceanográficas en la temperatura o nutrientes que pueden matar directamente a las macroalgas o desencadenar en enfermedades que se vuelvan letales o estresen fisiológicamente (Steneck *et al.*, 2002). A pesar de todo, los bosques de *M. pyrifera* son hábitats resilientes, con un potencial alto para una rápida recolonización (Graham *et al.*, 1997; Ladah *et al.*, 1999).

M. pyrifera es considerada especie fundadora de hábitat (Steneck *et al.*, 2002) y un ingeniero del ecosistema. Un ingeniero de ecosistema es un organismo que modula la disponibilidad, directa o indirectamente, de recursos abióticos y bióticos para el resto de especies de la comunidad (Jones *et al.*, 1994), es decir, es un organismo que físicamente cambia el medio abiótico y esto tiene una repercusión en la biota (Hastings *et al.*, 2007). Así, a través de su presencia física, los bosques de macroalgas crean hábitats muy distintos a las aguas adyacentes. Por ejemplo, los bosques de *M. pyrifera* crean un hábitat tridimensional estable, donde hay una disminución de luz bajo el dosel (Clark *et al.*, 2004), una reducción de corrientes (Jones *et al.*, 1994), y reducción de turbulencia (Gaylord *et al.*, 2007), que llevan a aumentar el tiempo de residencia de las aguas circulando dentro del bosque (Jackson y Winant, 1983; Gaylord *et al.*, 2007). Así, los bosques de *M. pyrifera* pueden modificar el movimiento del agua, alterando la disponibilidad de nutrientes y comida, los patrones de dispersión de larvas y las fuerzas hidrodinámicas para los organismos que habitan dentro del sus bordes (Rosman *et al.*, 2013), al menos en los bosques grandes de California, donde se han realizado la mayoría de estos estudios.

En Baja California, los bosques de *M. pyrifera* están distribuidos desde la frontera con Estados Unidos (California) hasta su límite sur en el hemisferio Norte en Baja California Sur, encontrando su límite sur cerca de Bahía Asunción (Ladah *et al.*, 1999). Los bosques de la península de Baja California soportan una presión pesquera de especies como abulón, caracol, erizo y langosta (SEPESCA-BC, 2011). A lo largo de esta zona, se pueden localizar algunos bosques de grandes dimensiones, que pueden llegar a extenderse varios kilómetros. Sin embargo, en la parte norte, y especialmente en Bahía

Todos Santos, se pueden encontrar bosques que forman mantos pequeños con extensiones de 0.08 km por 0.03 km de ancho. Muchos de los estudios que se han realizado en California, se llevaron a cabo en bosques de grandes dimensiones, como por ejemplo el bosque de Point Loma (San Diego), que es seguramente uno de los bosques más grandes del mundo (Tegner *et al.*, 1996), con dimensiones de hasta 8 por 1.5 km (Konotchick *et al.*, 2012). La dimensión de un bosque podría remarcar en la habilidad de atenuar las condiciones físicas (Gaylord *et al.*, 2007) y afectar respuestas biológicas de su ecosistema .

Dada la variabilidad que pueden presentar las condiciones físicas de los ambientes sublitorales, organismos con la capacidad de modular las variables físicas, como los organismos ingenieros del ecosistema, pueden tener una fuerte influencia sobre la dinámica (Barbier *et al.*, 2011) y la distribución de biota (Gutiérrez *et al.*, 2011). La presencia de ingenieros del ecosistema permite que algunos organismos habiten áreas donde no podrían desarrollarse si estos organismos no estuvieran presentes, así aumentando la biodiversidad a través de reducir las condiciones extremas (Gutiérrez *et al.*, 2011). *M. pyrifera*, como organismo ingeniero del ecosistema, puede cambiar la estructura física, complejidad y la heterogeneidad del medio, influyendo en la capacidad de modular el ambiente (Jones *et al.*, 1994; Jones *et al.*, 1997; Crooks, 2002), y así los procesos biológicos que determinaran la comunidad asociada en términos de riqueza de especies, diversidad y densidad (Hastings *et al.*, 2007; Bouma *et al.*, 2009; Sueiro *et al.*, 2010).

Se sabe que la distribución de algunos organismos está vinculada directamente a la presencia de *M. pyrifera*, debido a la complejidad tridimensional que añade al ecosistema. Bosques de *M. pyrifera* pueden proveer hábitat y refugio a numerosos animales y algas (e.g. Foster y Schiel, 1985; Bodkin, 1988; O'Connor y Anderson, 2010). Aparte, peces e invertebrados se refugian entre grampones, estipes y el dosel, como parte de la heterogeneidad de hábitat que proveen estos bosques (Foster y Schiel, 1985).

Como ingeniero de ecosistemas, *M. pyrifera* puede, directamente o indirectamente, mantener o crear hábitat, modificar las condiciones abióticas y/o bióticas que están conectadas a través de tres causas-efectos: i) *M. pyrifera* causa cambios estructurales; ii) los cambios estructurales causan cambios ambientales; iii) los cambios ambientales causan cambios bióticos (Jones *et al.*, 1994; Jones *et al.*, 2010).

La pretensión del presente trabajo es evaluar si la presencia de *M. pyrifera* resulta en condiciones físicas de la columna de agua y una estructura de la comunidad bentónica diferentes a los arrecifes rocosos adyacentes, en los bosques pequeños del norte de Baja California, proponiendo que aún en bosques pequeños, *M. pyrifera* actúa como ingeniero de ecosistema, que con su presencia causa cambios estructurales (punto i arriba), amortiguando condiciones físicas (punto ii arriba), con un efecto en la biota bentónica (punto iii arriba).

1.1. Antecedentes

Los bosques de macroalgas son unos de los ecosistemas más estudiados del mundo, encontrando estudios realizados a lo largo de todo el planeta (Schiel *et al.*, 1995 en Nueva Zelanda; Smale *et al.*, 2010 en Australia; Troell *et al.*, 2006 en Suráfrica; Lorentsen, *et al.*, 2010 en Noruega; Santelices y Ojeda, 1984 en Chile, entre muchos otros). Los bosques de *Macrocystis pyrifera* del Pacífico nororiental son objeto de estudios desde mediados del siglo pasado. El estado de conocimiento de estos ecosistemas a lo largo de las últimas décadas se encuentra revisado en la literatura (Dayton, 1985; Witman y Dayton, 2001; Steneck *et al.*, 2002).

En la costa de California, varios investigadores han realizado estudios sobre la comunidad bentónica dentro de los bosques de *M. pyrifera* (Dayton 1985; Dayton *et al.*, 1992; Foster y Vanblaricom, 2001), como de algas e invertebrados que habitan el bentos (Schroeter *et al.*, 1993; Sala y Graham, 2002; Konar y Estes, 2003; Arkema *et al.*, 2009). Otros estudios se han centrado en la estructura de la comunidad entre bosques de macroalgas y desiertos de erizos, con una simplificación y reducción de la productividad del ecosistema con la desaparición de *M. pyrifera* (Graham, 2004). Otros

estudios biológicos se han centrado en el control ejercido por *M. pyrifera* sobre la luz incidente en el bentos, y cómo repercute en la comunidad bentónica, facilitando la proliferación de organismos invertebrados sésiles cuando el dosel abundaba (menos luz en el bentos) (Arkema *et al.*, 2009), mientras que con la ausencia de ésta (más luz), las algas colonizaban el fondo (Clark *et al.*, 2004; Arkema *et al.*, 2009). También existen estudios centrados en los bordes de los bosques de macroalgas y su relación con erizos, donde se destaca que en los bordes, los bosques pueden llegar a ser estables respecto a frentes de erizos con la presencia de la comunidad de algas de sotobosque, es decir de otro estrato de algas bajo el dosel y más próximo al fondo (Konar y Estes, 2003; Konar *et al.*, 2013).

Estudios físicos incluyen investigaciones sobre el impacto de *M. pyrifera* en la luz dentro del bosque, la dinámica de las corrientes que atraviesan los bosques, y en como la temperatura se ve afectada por el bosque. La luz puede ser el factor físico más estudiado, puede llegar a ser atenuada hasta un 0.05% de luz incidente y tiene un impacto negativo sobre algas del sotobosque, eliminando competencia por espacio, beneficiando invertebrados bentónicos (Arkema *et al.*, 2009). El flujo de agua que llega al centro de un bosque de *M. pyrifera* puede verse reducido entre un 40-90% respecto al borde, dependiendo del tamaño del bosque y la topografía del fondo (Jackson y Winant, 1983; Gaylord *et al.*, 2007; Rosman *et al.*, 2013). También se ha medido un cambio de temperatura dentro de los bosques, encontrando que los picos extremos de temperatura, asociadas a ondas internas de alta frecuencia, son atenuadas por los bosques de macroalgas (Jackson, 1984; Rosman *et al.*, 2007). Estos estudios enfatizan que la extensión del bosque determina el grado de atenuación.

Sin embargo, en México existen pocos estudios sobre las variaciones espacio-temporales de la comunidad bentónica y condiciones físicas en los bosques de *M. pyrifera*, y la gran parte de la información se trata de estudios centrados en grupos de algas y eventos El Niño (Ladah *et al.*, 1999, Edwards y Hernández-Carmona, 2005; Edwards y Estes, 2006), poblaciones de especies comerciales (Arteaga-Ríos *et al.*, 2007; Palleiro-Nayar *et al.*, 2011) y peces (Pondella *et al.*, 2005). Se ha estudiado las

ondas internas en los bosques de *M. pyrifera*, pero desde el punto de vista de proveer nutrientes por mezcla desde aguas profundas a los bosques durante eventos de El Niño (Ladah y Zertuche, 2004). La distribución de erizos en varios bosques de *M. pyrifera* en la península de Baja California ha sido estudiada, encontrando más probabilidad de encontrar erizos en los bordes de los bosques que en su interior (Beas-Luna y Ladah, 2014). Respecto a toda la comunidad bentónica de los bosques, hay estudios sobre la variación espacio-temporal de la estructura bentónica en Baja California, destacando que el grado de disimilitud entre localidades no está relacionada con las distancias geográficas entre ellos (Torres-Moye *et al.*, 2013). En general, a pesar de que los bosques de *M. pyrifera* están muy bien estudiados en el mundo, hay poca información con respecto a ellos en México, especialmente considerando que en Baja California se encuentra el límite sur de su distribución en todo el hemisferio norte y que estas poblaciones son muy sensibles a perturbaciones naturales y pesca (Ladah *et al.* 1999).

1.2. Justificación

Los bosques de *Macrocystis pyrifera* del Pacífico oriental tienen su distribución sur en el hemisferio norte situada a lo largo de la península de Baja California. Estos bosques son ecosistemas altamente productivos y diversos, los cuales son objeto de explotación en México por alginatos y proveen alimento para actividades lucrativas de cultivo de abulón y erizo, como por ser objeto de pesca de estos organismos. Además, *M. pyrifera* es considerada un organismo ingeniero del ecosistema, puesto que es un organismo que directa o indirectamente modula la disponibilidad de recursos para otras especies a través de causar cambios sobre las condiciones bióticas y/o abióticas, modificando, manteniendo y creando hábitats para otras especies (Jones *et al.*, 1994). A pesar de que los bosques de *M. pyrifera* son un hábitat muy estudiado globalmente, no existen estudios sobre el papel de esta alga como modulador de las condiciones físicas en México, y la repercusiones que estos cambios tienen sobre la estructura de la comunidad bentónica. Realizar esos estudios sería una contribución significativa a la literatura, especialmente en la parte sur de su distribución, donde algunos bosques son pequeños comparados con los típicos estudiados en California (por ejemplo, Point

Loma en California que puede medir 12 km²), donde las condiciones físicas suelen ser más extremas, especialmente durante eventos de El Niño (Ladah *et al.*, 1999) y posiblemente donde estarán más afectados los bosques en un futuro debido al cambio climático. Por todo esto, es necesario mejorar el conocimiento sobre la manera en que las especies fundadoras de ecosistemas marinos afectan a la comunidad de organismos asociadas en esta zona, y así especular sobre las consecuencias de un escenario futuro más cálido, donde la desaparición de *M. pyrifera* pueda ocurrir más frecuentemente (Steneck *et al.*, 2002).

Capítulo 2. Objetivos

2.1. Objetivo general

- Comparar condiciones físicas de la columna de agua y la riqueza, abundancia y la estructura de las comunidades bentónicas en bosques de *Macrocystis pyrifera* y arrecifes rocosos cercanos en el norte de Baja California.

2.2. Objetivos específicos

En bosques de *Macrocystis pyrifera* y arrecifes rocosos:

- Evaluar las condiciones físicas de la columna de agua (corrientes y temperatura).
- Caracterizar las variables ambientales (rugosidad, profundidad, densidad de individuos de *M. pyrifera*, tipo de sustrato).
- Evaluar la riqueza de especies de macroinvertebrados, y cobertura de algas de sotobosque.
- Relacionar la estructura de la comunidad de invertebrados y cobertura de algas con las variables ambientales y variables físicas y comparar entre los dos ecosistemas (bosques y arrecifes rocosos).

2.3. Hipótesis

- *Macrocystis pyrifera* es un ingeniero de ecosistema, incluso en bosques pequeños, por tanto modulará las condiciones físicas. Dentro del bosque, existe una menor variabilidad de corrientes y temperatura.
- La estructura de la comunidad bentónica diferirá entre bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos. Dentro del bosque se encontrará mayor riqueza y abundancia de macroinvertebrados y menor abundancia de algas.

Capítulo 3. Metodología

3.1. Área de estudio

El área de estudio se encuentra dentro y al sur de la Bahía de Todos Santos, Ensenada, Baja California, concretamente 2 localidades en el interior de la bahía, Rosas y Rincón de Ballenas, y 4 localidades fuera de ella, la Bufadora, Puerto Escondido, Campo Kennedy y Arbolitos (Figura 1).

La Bahía Todos Santos es una pequeña bahía limitada en el norte por Punta San Miguel, en el sur por Punta Banda y en el oeste por Isla Todos Santos, entre medio se localiza un cañón submarino donde el gradiente de profundidad aumenta bruscamente por debajo de más de 300 metros. En el interior de la bahía la profundidad no supera los 50 m en el 80% de su extensión (Mateos *et al.*, 2009).

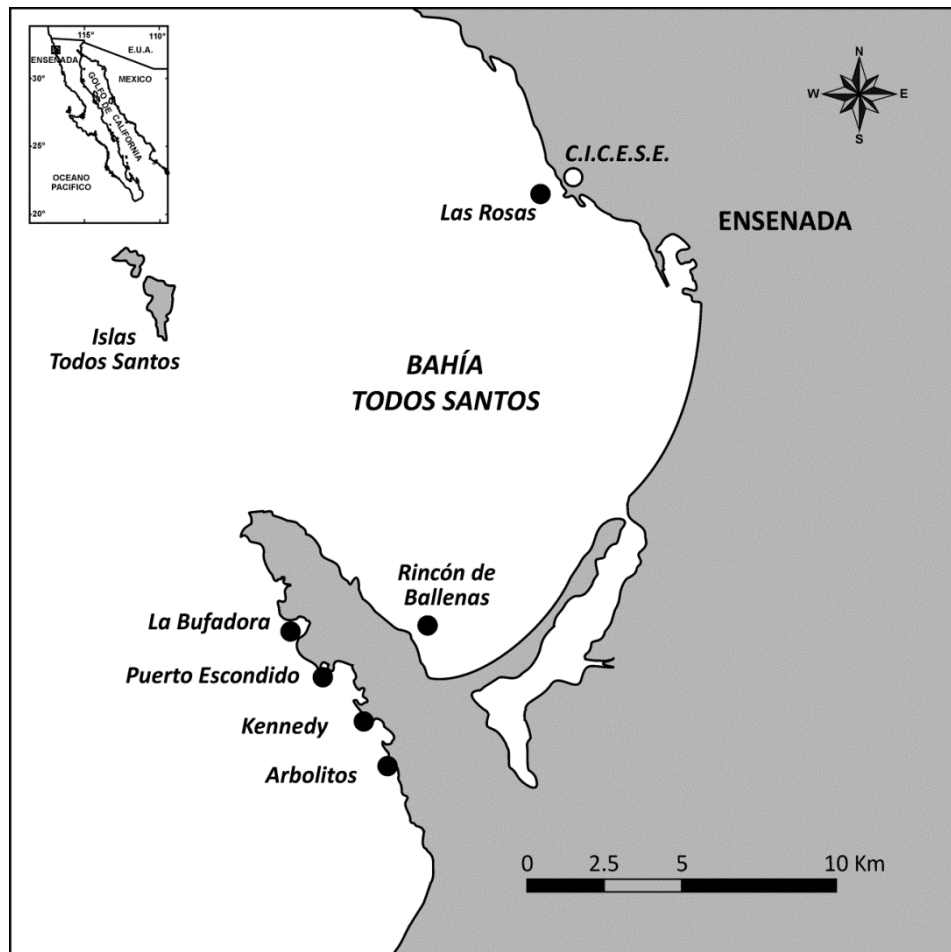


Figura 1. Mapa de la zona de estudio. Los puntos negros indican cada localidad.

3.2. Muestreos

En cada localidad, tanto para el muestreo físico como para el muestreo biológico, hubo dos ecosistemas diferentes estudiados: i) dentro de bosques de macroalgas (*M. pyrifera*) y; ii) sobre arrecifes rocosos cercanos sin *M. pyrifera*. Los dos tipos de ecosistema se buscaron lo más próximos posible.

3.2.1. Muestreo físico

Del 1 al 22 de mayo de 2014 se midió la temperatura y corrientes en tres localidades fuera de la bahía de Todos Santos, en Arbolitos, Kennedy y Puerto Escondido. En cada localidad se instalaron los sensores en dos ecosistemas diferentes: i) dentro del bosques de macroalgas (*M. pyrifera*) y; ii) sobre arrecifes rocosos cercanos sin *M.*

pyrifera. Se colocaron los sensores sin que la diferencia de profundidad entre ambos ecosistemas no superara un metro y medio, en cada localidad. Posteriormente, del 10 al 24 de junio, se midió la temperatura (sin corrientes) en dos localidades en el interior de la bahía Todos Santos, en Rincón de Ballenas y Rosas (

Tabla 1), con el mismo criterio anterior. Se quiso como mínimo registrar un ciclo completo de marea (2 semanas).

Tabla 1. Detalle de ubicación de sensores.

Bahía	Localidad	Ecosistema	Latitud	Longitud	Profundidad (m)	Temperatura	Corrientes
Fuera	Arbolitos	Bosque	31°41'58.1"	116°40'61.1"	11.1	Sí	Sí
		Arrecife	31°41'59.8"	116°41'59.8"	10.1	Sí	Sí
	Kennedy	Bosque	31°42'08.5"	116°40'91.9"	7.1	Sí	Sí
		Arrecife	31°42'06.0"	116°40'91.3"	8.1	Sí	Sí
	Puerto Escondido	Bosque	31°42'77.7"	116°42'42.6"	6.9	Sí	Sí
		Arrecife	31°42'78.3"	116°42'46.6"	8.3	Sí	Sí
Dentro	Rincón de Ballenas	Bosque	31°43'50.0"	116°40'34.3"	7.0	Sí	No
		Arrecife	31°43'50.0"	116°40'36.2"	6.0	Sí	No
	Rosas	Bosque	31°52'06.8"	116°41'05.5"	8.0	Sí	No
		Arrecife	31°51'30.9"	116°40'05.5"	7.0	Sí	No

Los sensores de temperatura (Hobo Pendant ONSET Computer Corp. USA, sensibilidad ± 0.53 °C) fueron instalados a lo largo de una cuerda de 8 metros atada a un peso muerto en el fondo, con una boya flotante en la parte superior para mantener la cuerda verticalmente en la columna de agua. Se colocaron 3 sensores por cuerda, situados a 1, 3 y 5 metros sobre el fondo (msf) (Figura 2). Se programaron los sensores para registrar datos cada 10 minutos durante el periodo de muestreo.

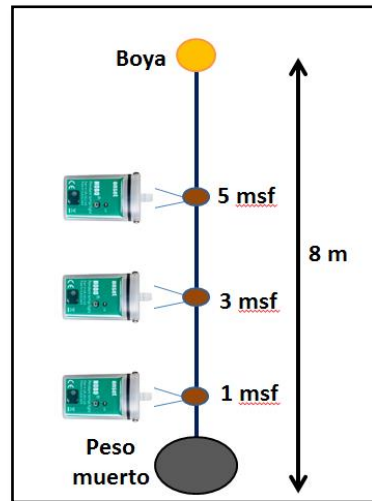


Figura 2. Esquema de instalación de sensores temperatura (msf: metros sobre el fondo).

La velocidad de la corriente fue medida con correntímetros tipo *Marotte* (precisión de $0.05 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$, Marine Geophysics Laboratory, Universidad de James Cook, Australia). Este tipo de correntímetro consiste en una esfera con flotabilidad positiva o boyas, anclada a una barra con un eje flexible en medio (Figura 3) que le permite inclinarse con el sentido de la corriente. El sensor reside dentro de la boyas que mide la corriente a través de la inclinación que sufre al ser arrastrado por la corriente. El sensor tiene una altura de 45 cm, desde su anclaje, que fue un peso muerto con altura de 5 cm, así que la corriente fue medida a 50 cm sobre el fondo.

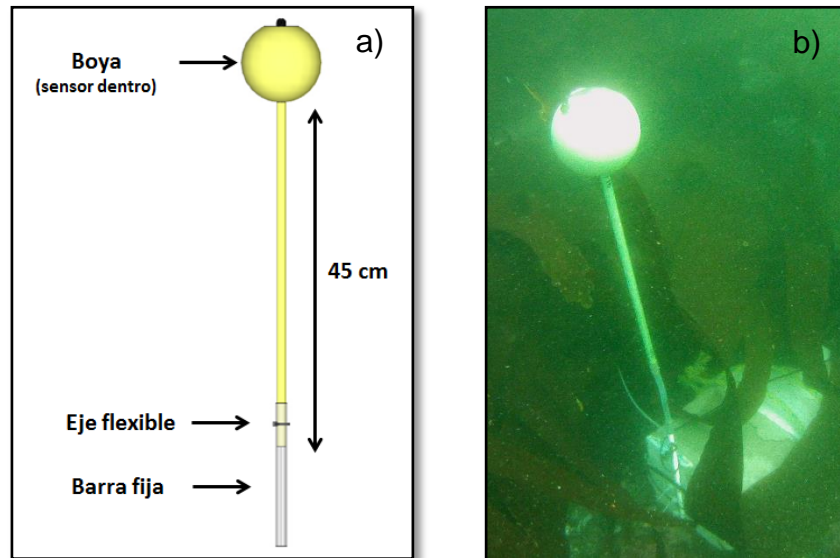


Figura 3. a) Esquema del correntímetro marotte y b) correntímetro instalado en una localidad.

Los sensores de temperatura y corrientes fueron instalados juntos, a una distancia de un metro.

3.2.2. Muestreo biológico

En los meses de mayo y junio se realizaron los muestreos biológicos de la comunidad bentónica en las localidades fuera de la bahía: Arbolitos, Kennedy, Puerto Escondido y la Bufadora; y dentro de la bahía: Rincón de Ballenas y las Rosas.

Como en el muestreo físico, en cada localidad se muestrearon dos ecosistemas diferentes: i) dentro del bosques de macroalgas (*M. pyrifera*) y; ii) sobre arrecifes rocosos sin *M. pyrifera*. Los muestreos se realizaron próximos a los sensores instalados. Los muestreos se realizaron con equipo de buceo autónomo y entre las profundidades de 6 a 14 metros.

Con el propósito de determinar el esfuerzo mínimo de muestreo (en este caso, determinar el número de transectos) para que las estimaciones de la riqueza de

especies sean confiables, se determinó la curva de acumulación de especies definida por el número promedio de especies bajo todas las permutaciones de las muestras (Ugland *et al.*, 2003) con datos preliminares. Se determinó un total de 8 transectos por localidad y ecosistema.

En cada localidad y ecosistema, se realizaron 8 transectos de 10 x 1.2 m a lo largo de la misma profundidad, tomando un videotransecto con una cámara acuática (INTOVA SPORT HD II). Se evaluó la abundancia de *M. pyrifera* contando el número de individuos que superaran 1 metro de longitud en la misma área del transecto. También de 5 individuos al azar de cada transecto, se midió el grosor total de estipes (a un metro del fondo) y el número de estipes. Para determinar el índice de rugosidad del sustrato (Luckhurst y Luckhurst 1978), una cadena de 6 m se postró sobre el fondo, anotando la distancia final que alcanzaba, en cada transecto (El índice de rugosidad modificado viene dado por la fórmula: $1 - \text{longitud de la cadena} / 6$).

Se analizaron los videos en el laboratorio, identificando los organismos bentónicos conspicuos hasta el nivel más fino posible para invertebrados, los grupos de algas (*Sargassum* sp., *Cystoseria* sp., *Laminaria* sp., otras algas pardas, CCA: algas coralinas incrustantes, CA: algas coralinas erectas, algas rojas filamentosas) y el porcentaje de composición del sustrato (roca, canto rodado y arena). Para determinar el porcentaje de cobertura se usaron 10 foto-cuadrantes (1.2 x 0.8 m) por transecto.

3.3. Análisis de datos

3.3.1. Datos Físicos

Los datos brutos de la temperatura se compararon para cada profundidad entre localidades y entre ecosistemas, para las localidades fuera de la bahía y dentro de la bahía por separado. También, a partir de los datos brutos de la temperatura se realizaron promedios diarios y el rango diario en un periodo de 24 horas.

Se calculó la “actividad de temperatura” (ADT) como una medida de la fluctuación de la temperatura para periodos cortos de tiempo, con la primera diferencia de la temperatura cada 10 minutos. Esta primera diferencia se eleva al cuadrado para tener valores positivos, se estandarizó a unidades de grado centígrado por segundo, y se realizó un promedio corrido en un periodo de 6 horas para suavizar valores extremos. Finalmente se le aplicó una raíz cuadrada, obteniendo la denominada ADT.

Tanto para los datos brutos de temperatura, ADT, promedios y rangos diarios, se realizaron análisis de varianza de dos vías con los factores localidad y ecosistema para cada profundidad de medición, con una alfa de 0.05 para determinar si existían diferencias entre los dos ecosistemas para cada localidad. Se verificó si los datos cumplían el supuesto de homocedasticidad (prueba Cochran). En el caso que no se cumplieran los supuestos, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis.

Con los datos de corrientes, se comparó entre ecosistemas, los datos brutos de la magnitud de la velocidad, “actividad de la velocidad” (ADV; calculado como en la temperatura, pero con las variaciones de 5 minutos), promedios diarios y rangos diarios. Se realizó, solo en una localidad donde se tuvo datos confiables (Puerto Escondido), la prueba de *t-student* en los casos que se cumplieran los supuestos de la homocedasticidad, o de lo contrario se usó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Los análisis estadísticos se realizaron a través del software programa R (versión 3.1.1).

3.3.2. Datos biológicos

Los datos de la comunidad bentónica fueron analizados para la comunidad de invertebrados, la comunidad algal y toda la comunidad bentónica en conjunto en los dos tipos de ecosistemas por cada localidad.

Se compararon las variables ambientales: índice de rugosidad, sustrato de roca, sustrato de canto rodado, profundidad, temperatura y densidad de *M. pyrifera*, número de estipes y grosor de estipes de *M. pyrifera* (estas 3 últimas variables solo para los bosques de macroalgas), con una ANOVA de dos vías con los factores localidad y ecosistema, con una alfa de 0.05, para determinar si existían diferencias entre los ecosistemas para cada localidad.

Se determinó la riqueza biológica de la comunidad de invertebrados, y se realizaron correlaciones entre el número de especies y las diferentes variables ambientales, con el fin de evaluar la relación entre la heterogeneidad del hábitat y la riqueza biológica de invertebrados.

A partir de los datos obtenidos de cada transecto (abundancia o porcentaje de cobertura por transecto, localidad y ecosistema), se construyeron matrices de datos. Se realizó una estandarización para reducir la influencia de usar diferentes tipos de medición (Clarke y Gorley, 2006) y transformación con raíz cuadrada con el fin de suavizar las diferencias de las abundancias (Clarke y Warwick, 2001) para invertebrados. Para algas solamente se usó una transformación de raíz cuadrada.

Asimismo, con la matriz de abundancias se construyó una matriz de similitud a partir del coeficiente de Bray-Curtis (Clarke y Warwick, 2001). Con esta matriz de similitud, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) de los promedios de cada localidad y ecosistema, para observar la variabilidad espacial de la comunidad, optimizando la representación gráfica en dos dimensiones (Clarke y Warwick, 2001).

Se realizaron comparaciones de pares dentro de cada localidad entre ecosistemas utilizando el análisis de similitud (ANOSIM) y porcentaje de similitud (SIMPER) de una

vía (Clarke, 1993), para determinar qué taxa fueron los responsables de las diferencias entre ecosistemas y que contribución porcentual de disimilitud tenían. El análisis SIMPER solo se realizó en las localidades donde se detectaron diferencias con ANOSIM, es decir cuando el estadístico R, tenía un valor cerca de 1, indicando que todas las réplicas dentro de un grupo son más similares entre sí, que con respecto a cualquiera otra réplica de otro grupo diferente (Clarke y Warwick, 2001), tomando un umbral de 0.75 para discriminar grupos.

De los taxa más relevantes obtenidos en el SIMPER se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, con los factores localidad y ecosistema con una alfa de 0.05, para determinar si existían diferencias entre los dos ecosistemas en cada localidad. Se realizó una transformación (raíz cuadrada) previa para cumplir el supuesto del homocedasticidad (Underwood, 1997) para invertebrados, y ninguna transformación en las algas. En el caso que no se cumpliera el supuesto de homocedasticidad (Cochran), se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis.

Para explorar que variables ambientales correlacionaron mejor con la comunidad biológica, se realizaron correlaciones de Spearman entre la matriz de datos abióticos con la matriz de biológicos (BIOENV, Clarke y Ainsworth, 1993). Se usaron los índices de similitud de Bray-Curtis para las matrices de datos biológicos (transformación de raíz cuadrada) y distancia Euclidiana para los datos ambientales y físicos (datos normalizados). Este procedimiento se realizó para investigar las relaciones entre la composición de la estructura de la comunidad bentónica con las condiciones ambientales y físicas de cada lugar, e identificar las variables que mejor se integran con la distribución de los organismos. Se realizó para la comunidad de invertebrados, algas y comunidad bentónica conjunta, para los dos ecosistemas por separado. Las variables que se utilizaron fueron toda la matriz biológica y una matriz con datos abióticos incluyendo tipo de sustrato, índice de rugosidad, promedio de temperatura a 1 metro sobre el fondo, promedio de la ADT, profundidad, densidad, grosor promedio y número de estipes promedio de *Macrocystis pyrifera*, localidad y localización dentro o fuera de la bahía.

Los análisis se realizaron a través del software STATISTICA (versión 8.0) y programa R (versión 3.1.1), mientras los análisis multivariados a través del software PRIMER (versión 6.1.13).

Capítulo 4. Resultados

4.1. Datos Físicos

4.1.1. Temperatura

Se presentan los datos de temperatura de Kennedy y Puerto Escondido, ambas localidades fuera de la bahía, y de Rincón de Ballenas y las Rosas, dentro de la bahía, donde se obtuvo una serie de tiempo completa y fiable. Los resultados no incluyen la localidad de Arbolitos (fuera de la bahía) debido a que durante el estudio los sensores situados sobre el arrecife rocoso se desplazaron. El sensor situado a tres metros sobre el fondo en la localidad de Kennedy dentro del bosque de *M. pyrifera*, sufrió una falla.

En todas las localidades y ecosistemas, la temperatura fue más alta a 5 metros sobre el fondo y más baja cerca del fondo (Figura 4, Anexo 1). En las localidades fuera de la bahía, la temperatura fluctuó entre 10.84 a 19.66, 11.04 a 19.76 y 11.33 a 20.71 °C para 1, 3 y 5 m sobre el fondo, respectivamente. Dentro de la bahía, el agua fue más caliente y la temperatura fluctuó entre 13.08 a 20.23, 13.27 a 21.09 y 14.04 a 21.47 °C para 1, 3 y 5 m sobre el fondo, respectivamente.

A lo largo del día, en todas las localidades, la temperatura presentó cambios de hasta 4°C con una frecuencia semidiurna (dos veces al día), en todas las profundidades.

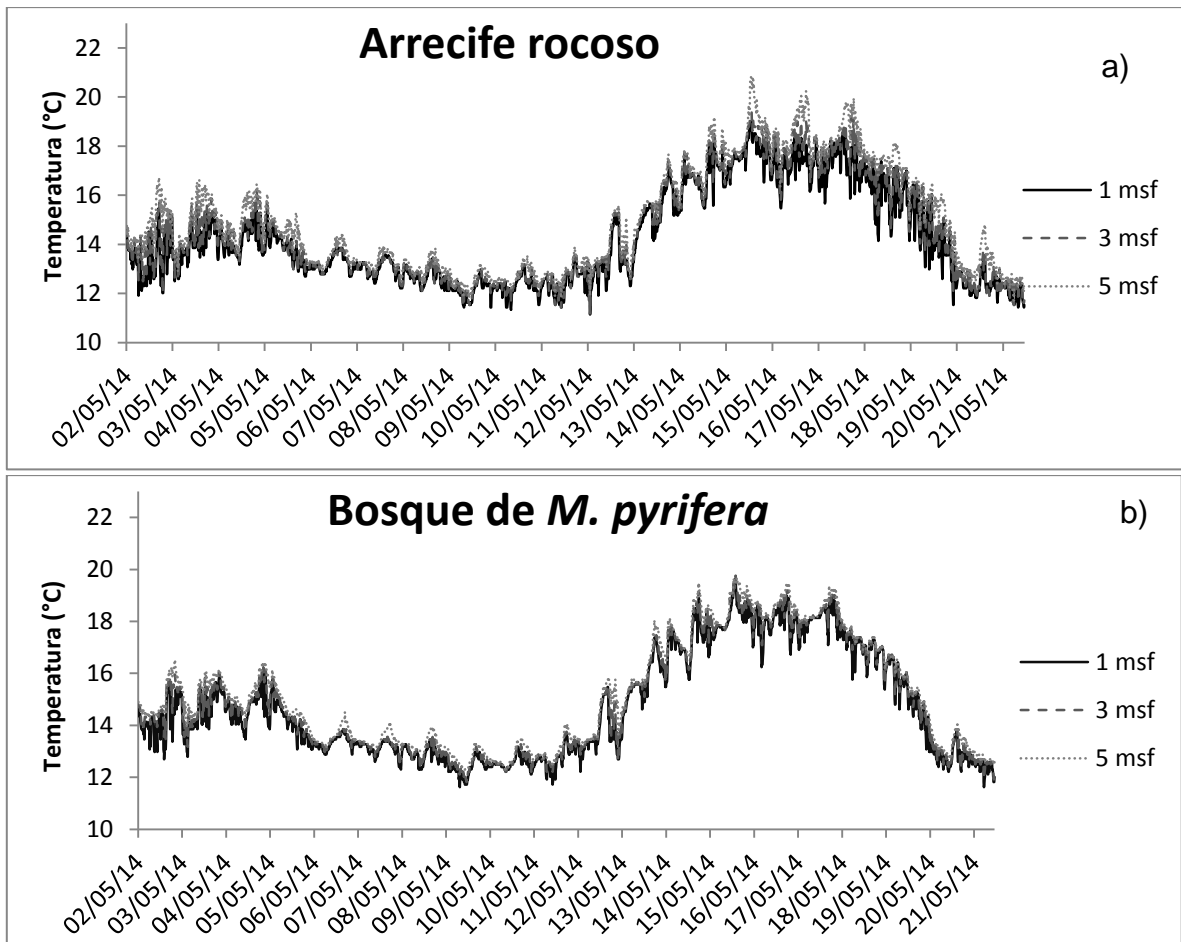


Figura 4. Temperatura de la columna de agua en Puerto Escondido, a) arrecife rocoso y b) bosque de *M. pyrifera*. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.

Los datos brutos de temperatura no presentaron homocedasticidad (Cochran, $p < 0.05$). El patrón de las diferencias de temperatura entre los ecosistemas no fue claro y dependía de si la localidad estaba fuera o dentro de la bahía. Fuera de la bahía, la temperatura dentro del bosque de *M. pyrifera* fue significativamente más caliente que en el arrecife rocoso (U de Mann-Whitney, $p < 0.001$), para todas las profundidades y localidades. Sin embargo, dentro de la bahía se invirtió el patrón, y la temperatura dentro del bosque de *M. pyrifera* fue significativamente más fría que el arrecife rocoso (U de Mann-Whitney, $p < 0.001$), para todas las profundidades y localidades.

La ADT fluctuó entre 0 a $1.34 \times 10^{-3} \text{ } ^\circ\text{C s}^{-1}$ (Figura 5 y 6). Los datos no presentaron homocedasticidad (Cochran, $p < 0.001$). Siempre se encontró una ADT significativamente más baja en los bosques de *M. pyrifera*, que en los arrecifes rocosos

para todas las profundidades y todas las localidades (Kruskal-Wallis, $p < 0.001$) (Figura 5, Anexo 2). La ADT en los arrecifes rocosos siempre se alejó más de la mediana (Figura 6, Anexo 3). También hubo diferencias significativas entre localidades (Kruskal-Wallis, $p < 0.01$), donde los arrecifes rocosos en Puerto Escondido y las Rosas tuvieron mayor ADT que los arrecifes rocosos en Kennedy y Rincón de Ballenas. No se encontró un patrón claro de la ADT en función de la profundidad, ni dentro o fuera de la bahía.

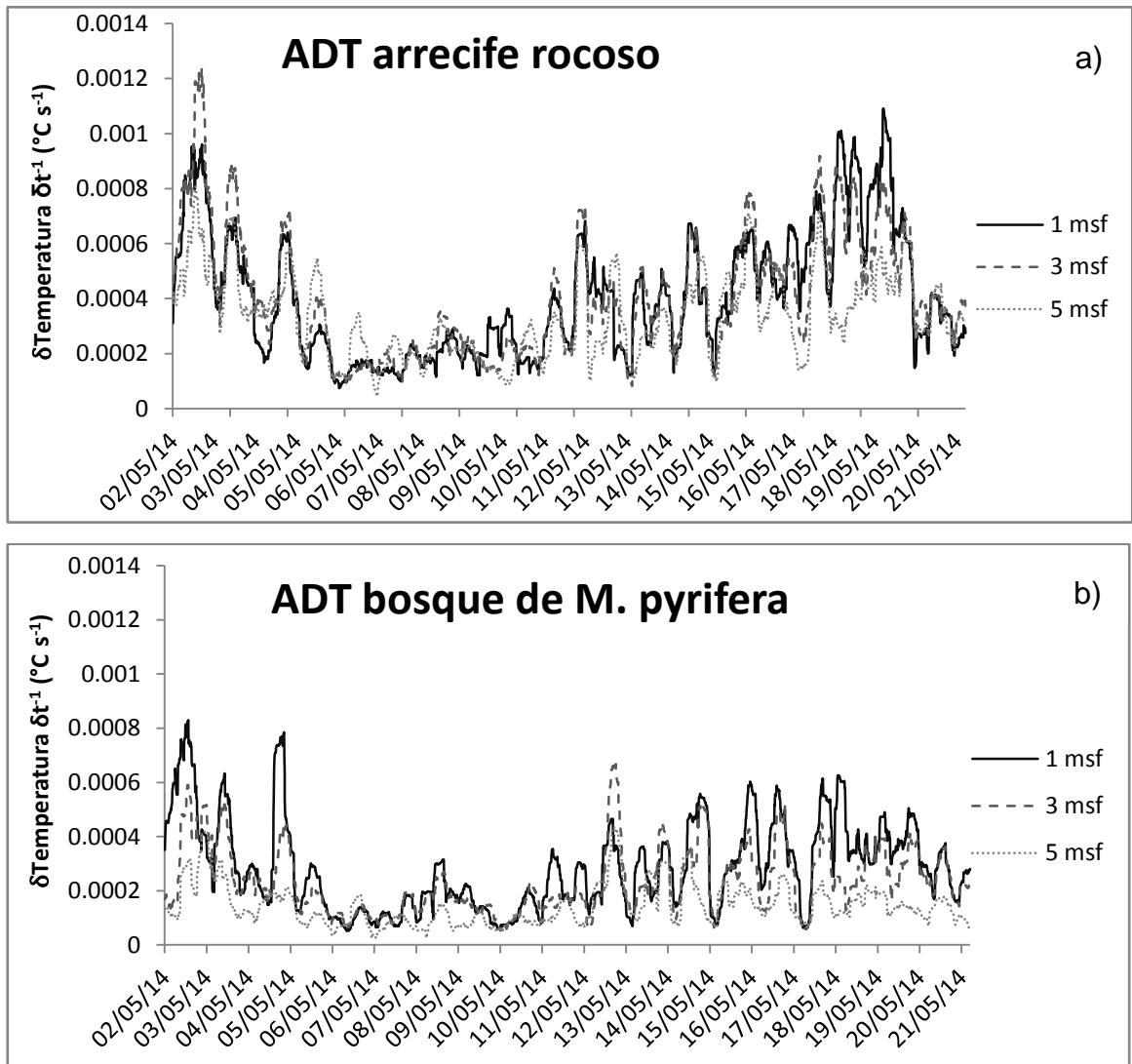


Figura 5. ADT de la columna de agua en Puerto Escondido, a) arrecife rocoso y b) bosque de *M. pyrifera*. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.

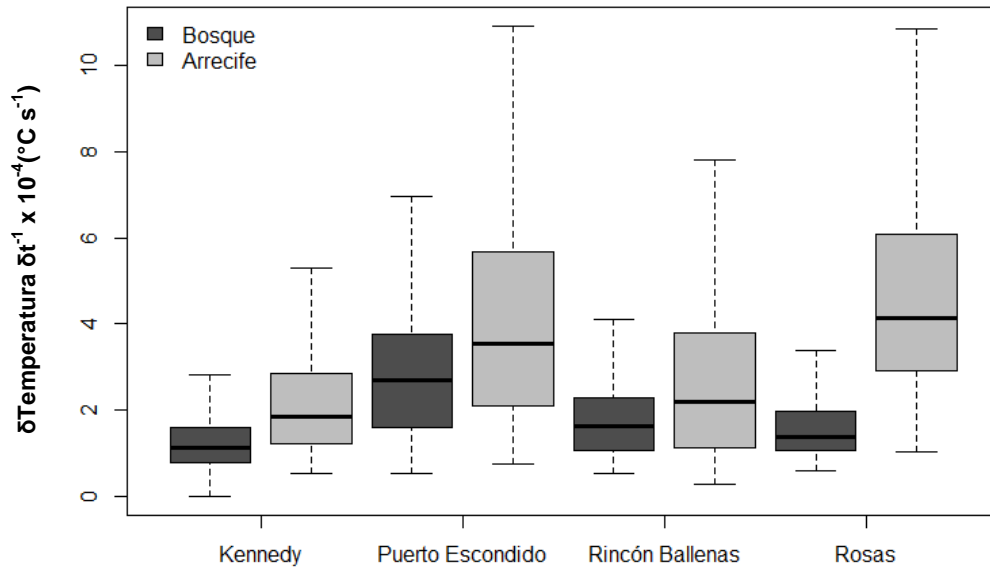


Figura 6. Diagrama de cajas de la ADT en todas las localidades a 1 metros sobre el fondo (msf) por ecosistema y localidad.

Los datos del promedio y rango diario de temperatura presentaron homogeneidad de varianzas (Cochran, $p > 0.05$). Para las localidades fuera de la bahía (Kennedy y Puerto Escondido), se encontraron diferencias significativas solo entre ecosistemas en el rango de temperatura a 5 metros sobre el fondo (msf) ($p = 0.002$), donde fue mayor en el arrecife rocoso y menor en el bosque de *M. pyrifera*, sin un efecto de localidad. Para las localidades dentro de la bahía (Rincón de Ballenas y Rosas), se encontraron diferencias significativas en el promedio de la temperatura entre ecosistemas ($p < 0.01$) y localidades ($p < 0.01$) para 1 msf, 3 msf y 5 msf, donde los arrecifes rocosos fueron más cálidos con respecto a los bosques de *M. pyrifera*, y Rincón de Ballenas la localidad más cálida de todas. El rango de temperatura de 5 msf mostró una interacción significativa entre ecosistemas y localidad ($p = 0.03$), fue mayor en el arrecife rocoso que en el bosque de *M. pyrifera* en Rincón de Ballenas y mayor en la localidad de las Rosas (Tabla 2). En general, el patrón del promedio y del rango diario de temperatura no fue consistente entre localidades. Por ejemplo, las localidades fuera de la bahía no presentaron diferencias entre ecosistemas, mientras que dentro de la bahía si se encontraron diferencias significativas (Figura 7).

Tabla 2. ANOVA de promedio de temperatura a 1 msf, 3 msf, 5 msf y rango de temperatura a 5 msf, dentro de la bahía, donde GL es el grado de libertad, SC es la suma de cuadrados, MC es la media cuadrática, F es el estadístico de prueba y p es el valor de significancia. Diferencias significativas señaladas en negrita.

Promedio temperatura 1 msf					
	GL	SC	MC	F	p
Localidad	1	39.97	39.97	40.82	<0.001
Ecosistema	1	17.84	17.84	18.22	<0.001
Localidad x Ecosistema	1	0.12	0.12	0.12	0.72
Promedio temperatura 3 msf					
	GL	SC	MC	F	P
Localidad	1	37.12	37.12	51.90	<0.001
Ecosistema	1	12.5	12.5	17.48	<0.001
Localidad x Ecosistema	1	1.72	1.72	2.41	0.13
Promedio temperatura 5 msf					
	GL	SC	MC	F	p
Lugar	1	13.85	13.85	19.14	<0.001
Ecosistema	1	9.36	9.36	12.94	<0.001
Lugar x Ecosistema	1	0.69	0.69	0.95	0.33
Rango 5 msf					
	GL	SC	MC	F	P
Lugar	1	16.94	16.94	15.88	<0.001
Ecosistema	1	4.76	4.76	4.46	0.04
Lugar x Ecosistema	1	5.04	5.04	4.72	0.034

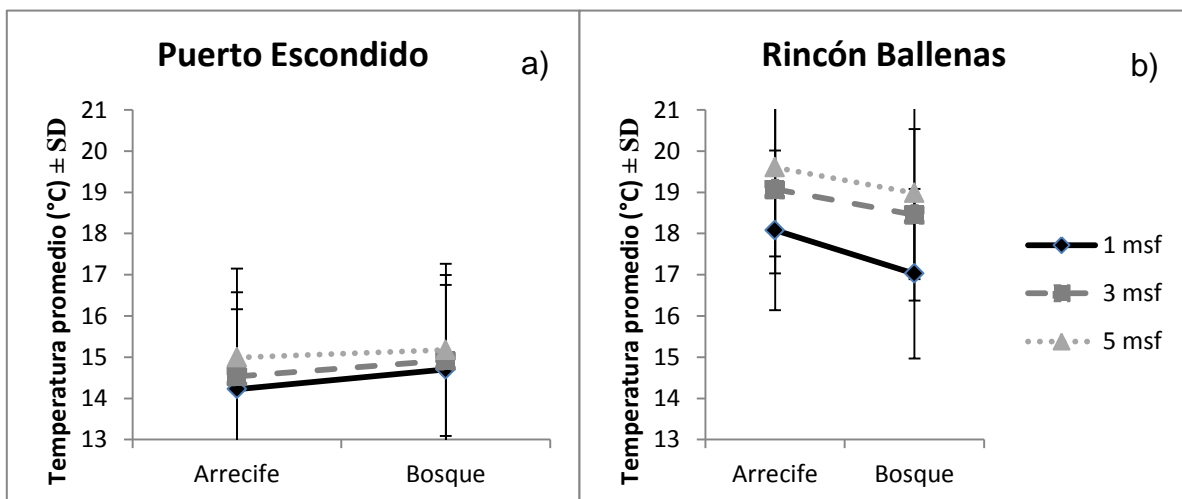


Figura 7. Temperaturas promedio en los dos ecosistemas de: a) Puerto Escondido (fuera de la bahía), y b) Rincón de Ballenas (dentro de la bahía); rombo 1 msf, cuadrado 3 msf y triángulo 5 msf. Msf: metros sobre el fondo.

4.1.2. Corrientes

Se obtuvieron datos de corrientes para las localidades fuera de la bahía dentro del bosque de *M. pyrifera*, pero solo sobre el arrecife rocoso en la localidad de Puerto Escondido. Se observaron velocidades entre 0 y 1 m s⁻¹ donde los valores más altos se encontraron en la localidad de Puerto Escondido, valores intermedios en la localidad de Arbolitos y los valores más bajos en la localidad de Kennedy dentro de los bosques de *M. pyrifera* (Figura 8).

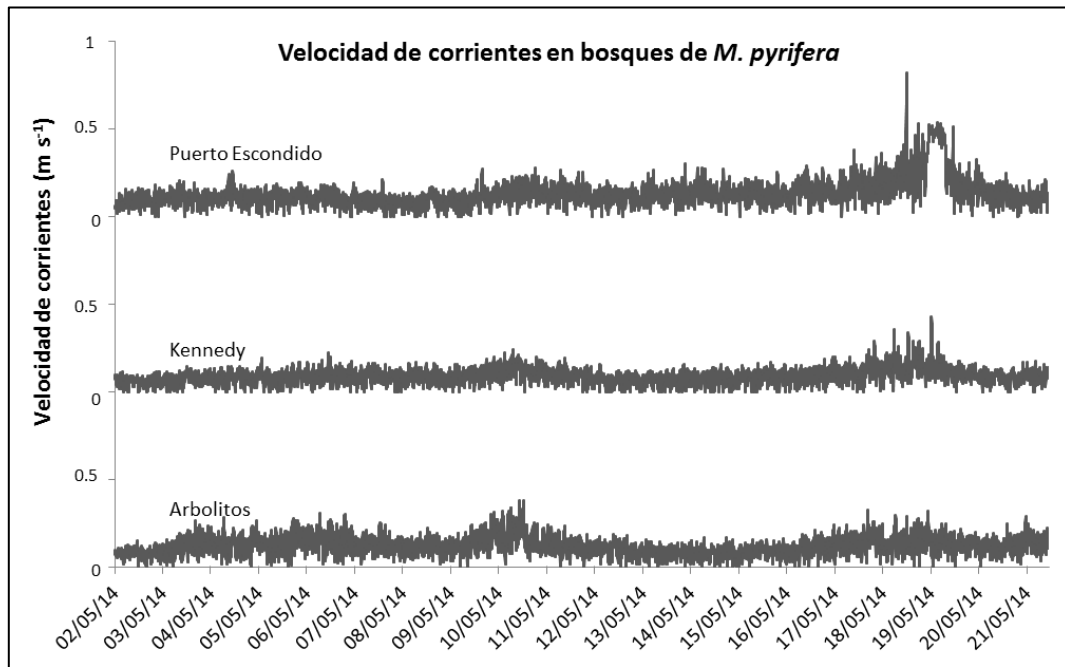


Figura 8. Velocidades (m s⁻¹) dentro de los bosques de *M. pyrifera* fuera de la bahía.

Entre ecosistemas (bosque de *M. pyrifera* y arrecife rocoso), solo se pudo comparar en la localidad de Puerto Escondido, donde se obtuvo velocidades entre 0 a 1 m s⁻¹ a lo largo del periodo de muestreo (Figura 9). Se encontró que la velocidad dentro del bosque fue significativamente menor que en el arrecife rocoso (U de Mann-Whitney, $p = 0.04$). Los datos sobre el arrecife rocoso fueron más dispersos respecto a su mediana (Figura 10).

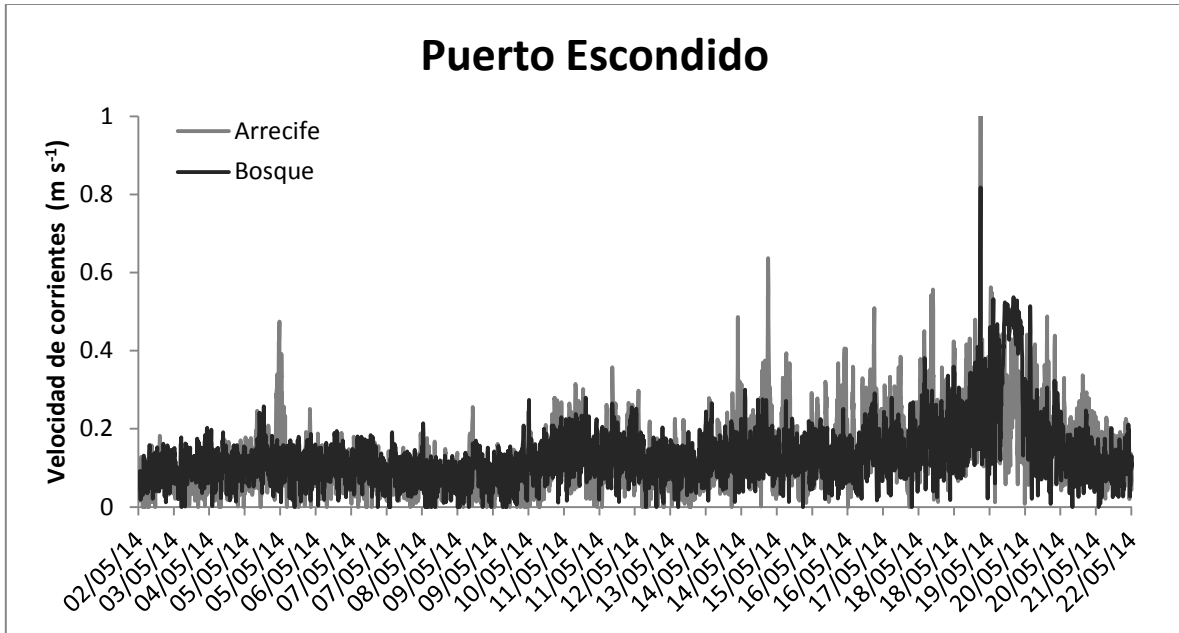


Figura 9. Velocidad (m s^{-1}) de corrientes en los dos ecosistemas en la localidad de Puerto Escondido.

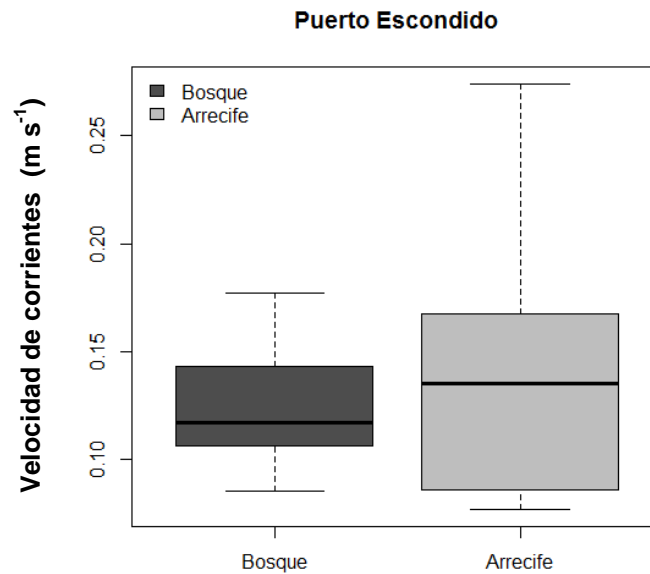


Figura 10. Diagrama de cajas para la velocidad (m s^{-1}) de corrientes en los dos ecosistemas de la localidad de Puerto Escondido.

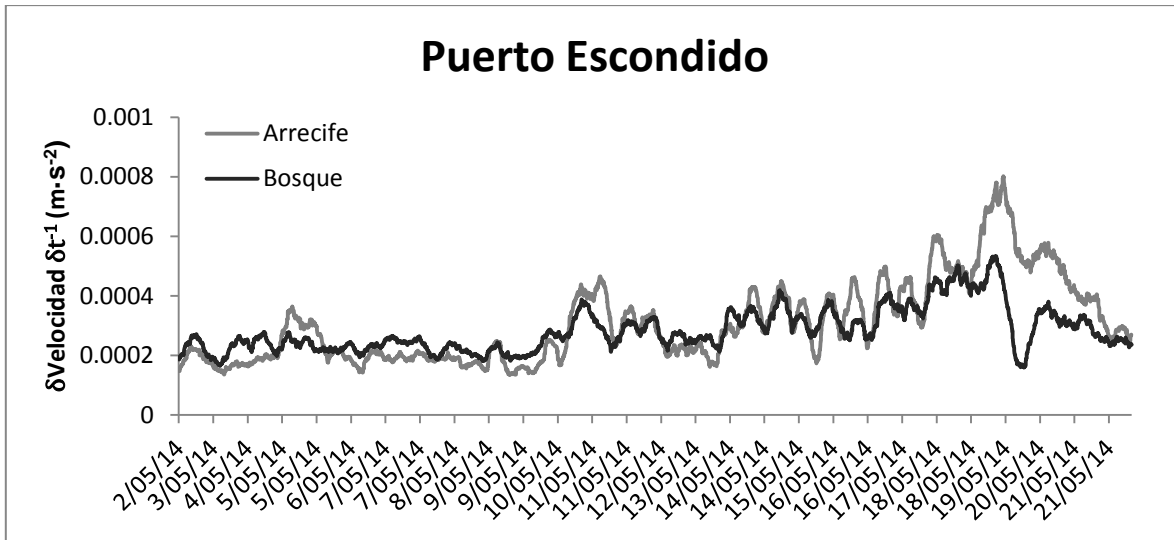


Figura 11. ADV en los dos ecosistemas de la localidad de Puerto Escondido.

El bosque de *M. pyrifera* y el arrecife rocoso no presentaron diferencias en ADV, la cual es definida en forma paralela a la ADT, pero obviamente usando la velocidad (con la observación que aquí hemos usado el término velocidad para la rapidez (i.e. la magnitud del vector velocidad)) para valores bajos ($< 3 \cdot 10^{-4} \text{ m s}^{-1}$) en la localidad de Puerto Escondido, sin embargo, para valores mayores ($> 3 \cdot 10^{-4} \text{ m s}^{-1}$) de ADT, hubo diferencias significativas, donde el arrecife rocoso tuvo los mayores valores (Figura 11).

Los datos de la ADV no mostraron homocedasticidad (Cochran, $p < 0.05$). Hubo diferencias significativas entre el bosque de *M. pyrifera* y el arrecife rocoso para valores de la ADV $> 3 \cdot 10^{-4} \text{ m s}^{-1}$ ($U = 22.75$, $p < 0.01$) (Figura 12), pero no hubo diferencias entre ecosistemas para valores inferiores.

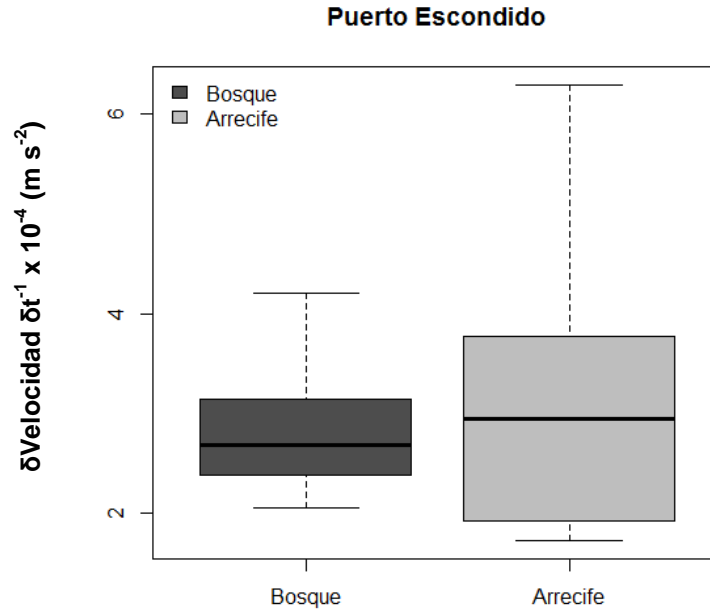


Figura 12. Diagrama de cajas para la ADV (m s^{-1}) de corrientes en los dos ecosistemas en la localidad de Puerto Escondido.

Los promedios y rangos diarios de la velocidad mostraron homocedasticidad (Cochran, $p > 0.05$). La prueba *t-student* para contrastar el bosque de *M. pyrifera* con el arrecife rocoso, en la localidad de Puerto Escondido, no presentó diferencias significativas para los promedios ni rangos de la velocidad de corrientes diarios de la velocidad ($p = 0.85$, $p = 0.37$, respectivamente).

4.2. Datos biológicos

Se obtuvieron datos biológicos de un total de 96 transectos, equivalente a 115.2 m^2 muestreados, de 6 localidades, situadas 4 localidades fuera y 2 dentro de la Bahía Todos Santos.

4.2.1. Caracterización de las localidades

El porcentaje de sustrato rocoso varió entre las diferentes localidades y ecosistemas. Los datos de sustrato rocoso no presentaron homocedasticidad (Cochran, $p < 0.001$). Se encontraron diferencias significativas entre localidades (Kruskal-Wallis, $p < 0.001$). Entre ecosistemas solo hubo diferencias significativas en Puerto Escondido. La

Bufadora (ambos ecosistemas), el bosque de *M. pyrifera* de Puerto Escondido y el arrecife rocoso de las Rosas presentaron los valores más altos, más de un 90 % de sustrato rocoso. Los arrecifes rocosos de Kennedy y Puerto Escondido fueron los lugares con menor sustrato rocoso, alrededor de un 50 % (Figura 13).

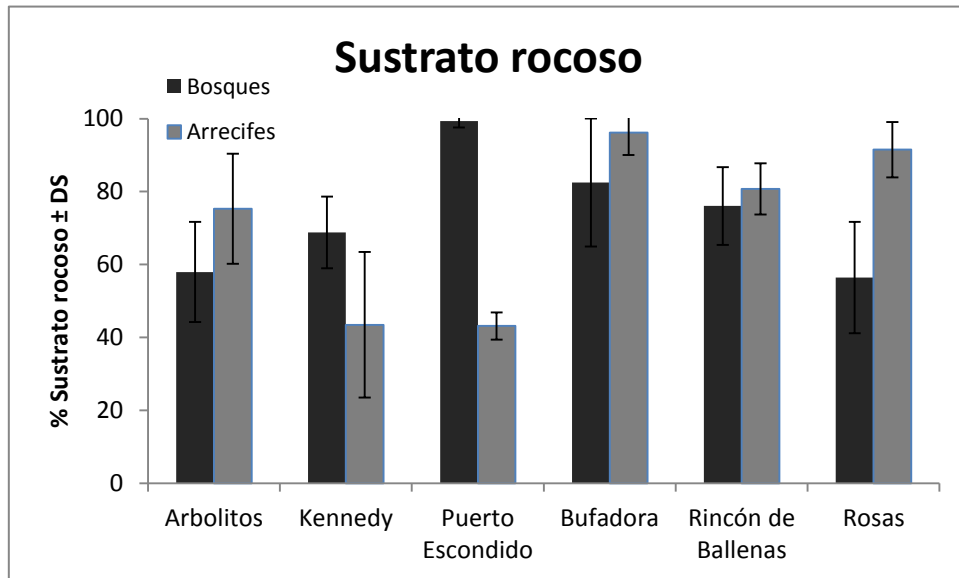


Figura 13. Cobertura del sustrato rocoso para cada localidad y ecosistema, N = 8 transectos.

Los datos del índice de rugosidad modificado (IR) no presentaron homocedasticidad (Cochran, $p < 0.001$). Se encontraron diferencias significativas entre localidades (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$), pero no entre ecosistemas. La localidad de La Bufadora mostró un IR más alto (0.47) y la localidad de Kennedy mostró el IR más bajo (0.1) (Figura 14).

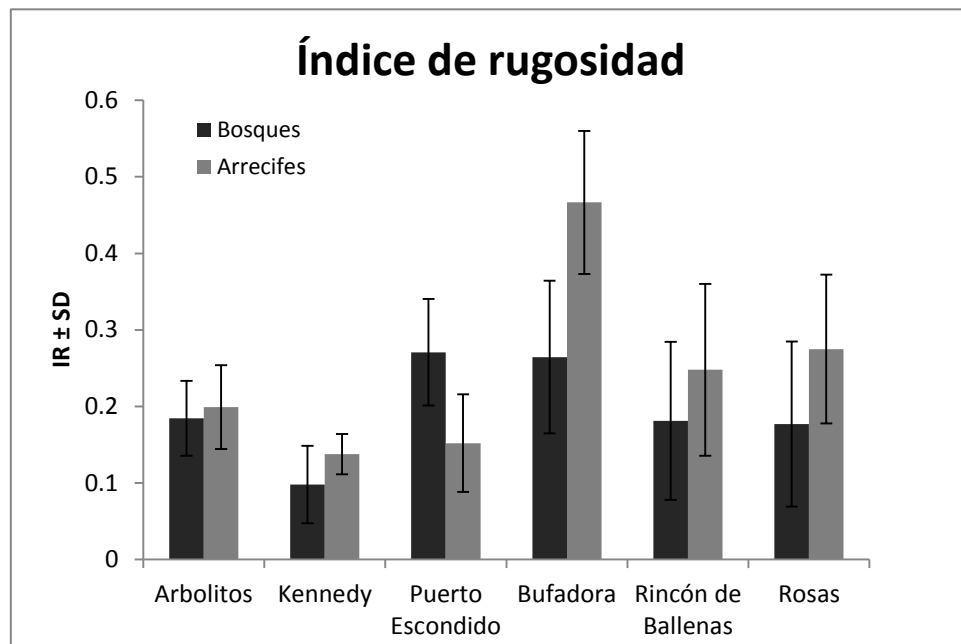


Figura 14. Índice de rugosidad modificado para cada localidad y ecosistema, N = 8 transectos.

Los datos de la profundidad fueron homocedásticos (Cochran, $p > 0.05$). Hubo diferencias significativas entre localidades y ecosistemas (ANOVA, $p < 0.01$), donde el arrecife rocoso de La Bufadora fue el lugar más profundo (14 m) y el arrecife rocoso de Rincón de Ballenas el lugar más somero (5,5 m) (Figura 15).

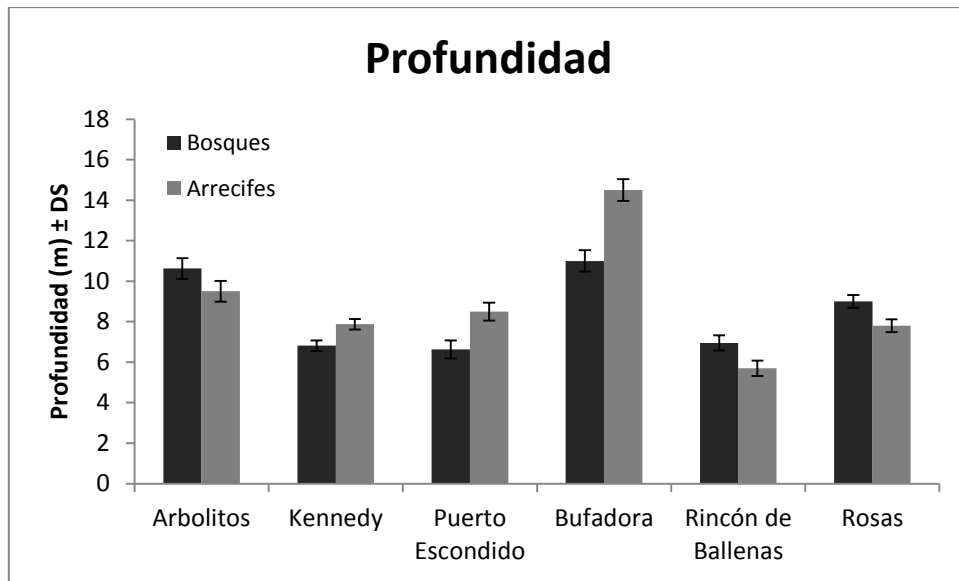


Figura 15. Profundidad para cada localidad y ecosistema. N = 8 transectos.

Los datos de densidad de *M. pyrifera* presentaron homocedasticidad (Cochran, $p > 0.05$). Se encontraron diferencias significativas entre localidades (ANOVA, $p < 0.001$), donde la localidad de Rincón de Ballenas tuvo la densidad más alta (0.21 individuos m^{-2}) y la localidad de la Bufadora el más bajo (0.06 individuos m^{-2}) (Figura 16).

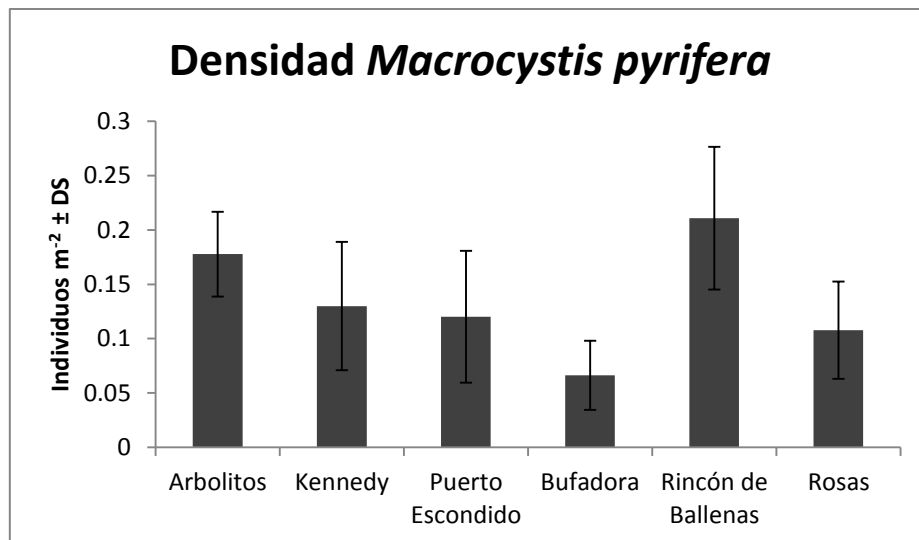


Figura 16. Densidad de individuos de *Macrocytis pyrifera* para cada localidad de bosques de *M. pyrifera*, N = 8 transectos.

4.2.2. Invertebrados

En este estudio se encontraron 34 taxa diferentes de invertebrados, pertenecientes a 7 phyla diferentes, 24 órdenes y 27 familias (Apéndice). Los phyla más representados fueron *Echinodermata* (11 taxa) y *Mollusca* (11 taxa), seguido de *Cnidaria* (6 taxa), *Porifera* (3 taxa), *Arthropoda* (1 taxón) y *Chordata* (1 taxón). Se encontraron algunas especies exclusivas para cada ecosistema: el caracol marino *Mitra idae*, los bivalvos *Crassodoma gigantea* y *Chaceia ovoidea*, y la esponja *Craniella arb* dentro de los bosques de *M. pyrifera* y el plumero de mar *Pachycerianthus fimbriatus*, la estrella de mar *Pisaster brevispinus* y *Mediaster aequalis* para los arrecifes rocosos. Estas especies presentaron abundancias muy bajas (< 2 individuos).

La localidad que mostró más riqueza de especie fue La Bufadora, tanto para el bosque de *M. pyrifera* (19 sp.) como para el arrecife rocoso (18 sp.), mientras que en Rincón de Ballenas se encontró la menor riqueza en el bosque de *M. pyrifera* (10 sp.) y en Puerto Escondido la menor riqueza en el arrecife rocoso (8 sp.) (Figura 17a). En todas las localidades fuera de la bahía, los bosques de *M. pyrifera* presentaron siempre una riqueza de especies mayor que en los arrecifes rocosos. Dentro de la bahía, el patrón fue diferente. Rincón de Ballenas presentó más riqueza de especies en el arrecife rocoso (el único) que en el bosque de *M. pyrifera*, mientras en las Rosas se encontró el mismo número de especies (14 sp.) en ambos ecosistemas.

La riqueza de especies no presentó homogeneidad de varianza (Cochran, $p < 0.001$). Se encontraron diferencias significativas entre ecosistemas solo para la localidad de Puerto Escondido (Kruskal-Wallis, $H_{(11,96)} = 5.38$, $p < 0.001$), donde el bosque de *M. pyrifera* fue más rico en invertebrados que el arrecife rocoso (Figura 17b).

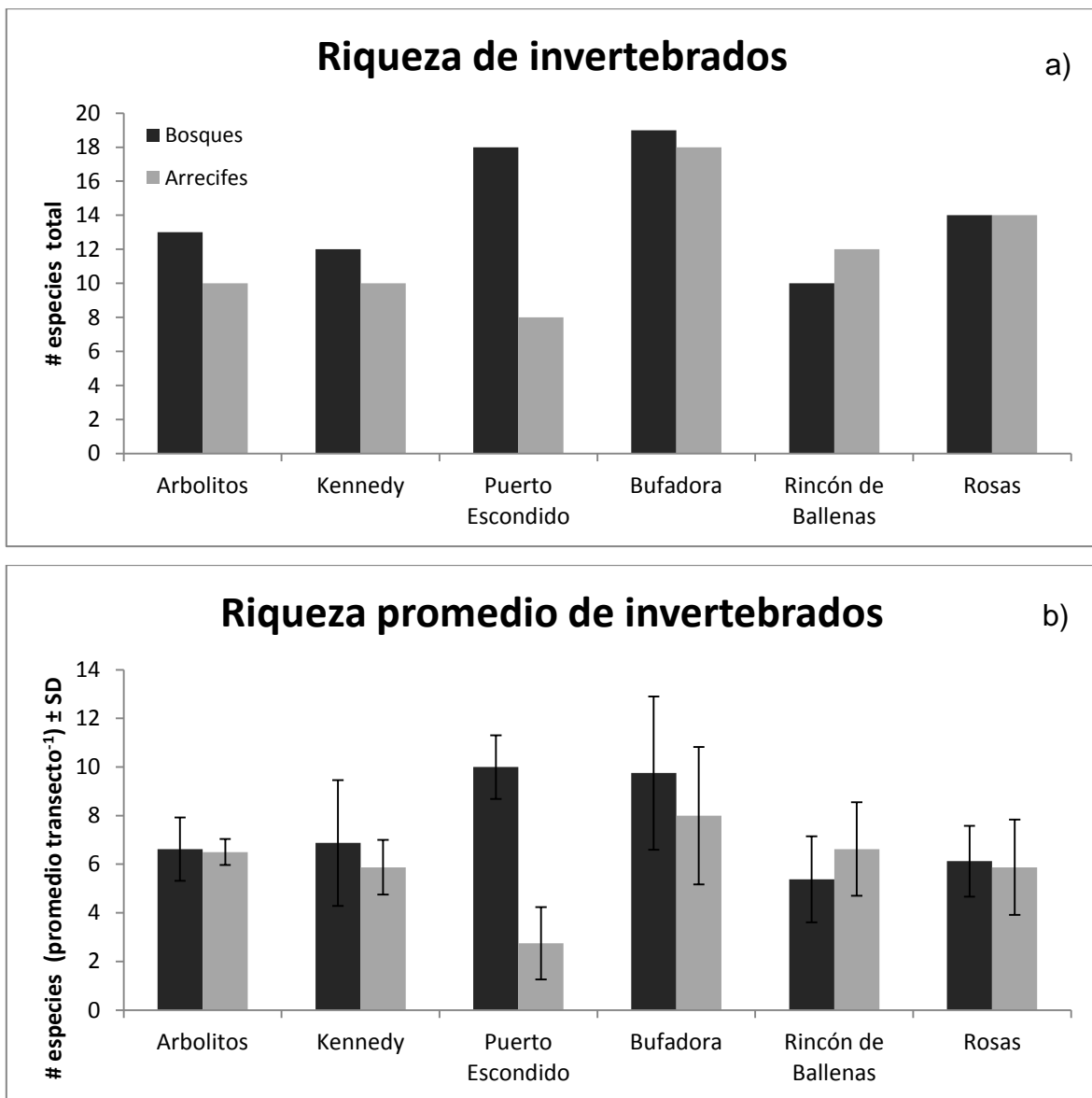


Figura 17. a) Riqueza de invertebrados total y b) riqueza promedio por transectos en cada localidad por ecosistema, N = 8 transectos.

La riqueza de especies de invertebrados correlacionó positiva y significativamente con el índice de rugosidad modificado (IR) ($R = 0.96$, $R^2 = 0.92$, $p < 0.01$) y con el porcentaje de sustrato rocoso para los arrecifes rocosos ($R = 0.84$, $R^2 = 0.71$, $p = 0.04$), pero no para los bosques de *M. pyrifera* (IR, $R = 0.80$, $R^2 = 0.65$, $p = 0.054$, % sustrato rocoso $R = 0.57$, $R^2 = 0.33$, $p = 0.23$) (Figura 18 y 19).

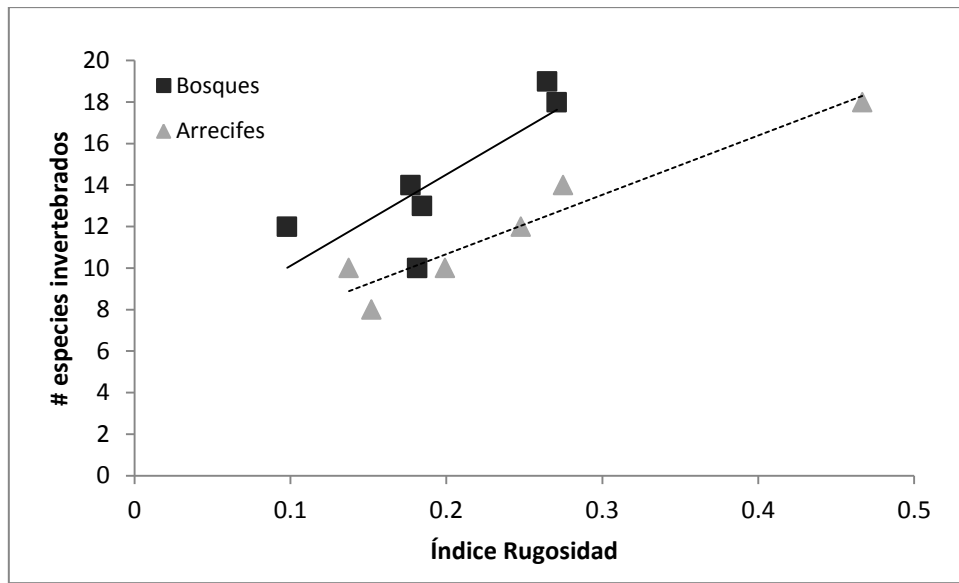


Figura 18. Correlación entre la riqueza de especies de invertebrados y el índice de rugosidad modificado por cada ecosistema. La línea continua corresponde al ajuste lineal con $R^2 = 0.65$ para el bosque de *M. pyrifera*, y la línea discontinua para el arrecife rocoso con $R^2 = 0.92$.

También se correlacionó negativamente y significativamente con el porcentaje de sustrato correspondiente a canto rodado en los arrecife rocosos ($R = 0.87$, $R^2 = 0.75$, $p = 0.026$), y para los bosques ($R = 0.43$, $R^2 = 0.19$, $p < 0.01$).

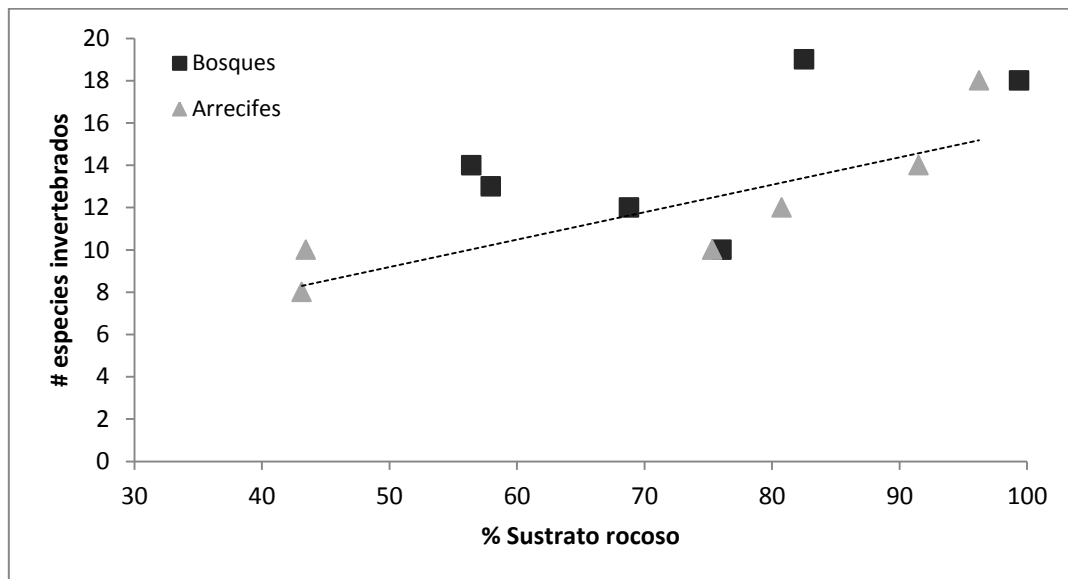


Figura 19. Correlación entre la riqueza de especies de invertebrados y el % sustrato de roca por ecosistema. La línea discontinua para el arrecife rocoso con $R^2 = 0.71$.

La riqueza de especies de invertebrados mostró una correlación negativa y significativa ($R = 0.81$, $R^2 = 0.67$, $p = 0.045$) con la densidad de individuos de *M. pyrifera* (Figura 20).

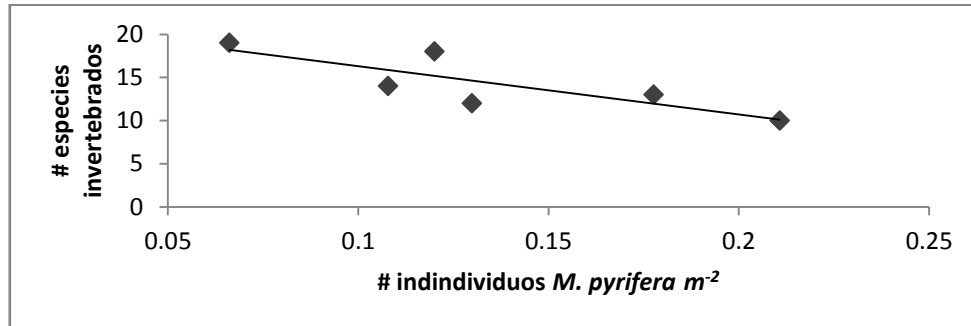


Figura 20. Correlación entre la riqueza de especies de invertebrados y la densidad de individuos de *M. pyrifera*. La línea corresponde al ajuste lineal con $R^2 = 0.67$.

El resto del variables ambientales no presentaron correlaciones estadísticamente significativas con la riqueza de especies.

El agrupamiento del promedio de los transectos a través de una gráfica de escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS), en base a los índices de similitud de Bray-Curtis, muestra dos agrupamientos para la comunidad bentónica de invertebrados: una entre las localidades fuera de la bahía (a excepción del arrecife rocoso de la localidad de Puerto Escondido) y otro, con los puntos menos próximos, de las localidades dentro de la bahía. A nivel general, los bosques de *M. pyrifera* y los arrecifes rocosos de cada localidad se encontraron separados, aunque más próximos entre sí que entre los mismos ecosistemas de diferentes localidades (Figura 21).

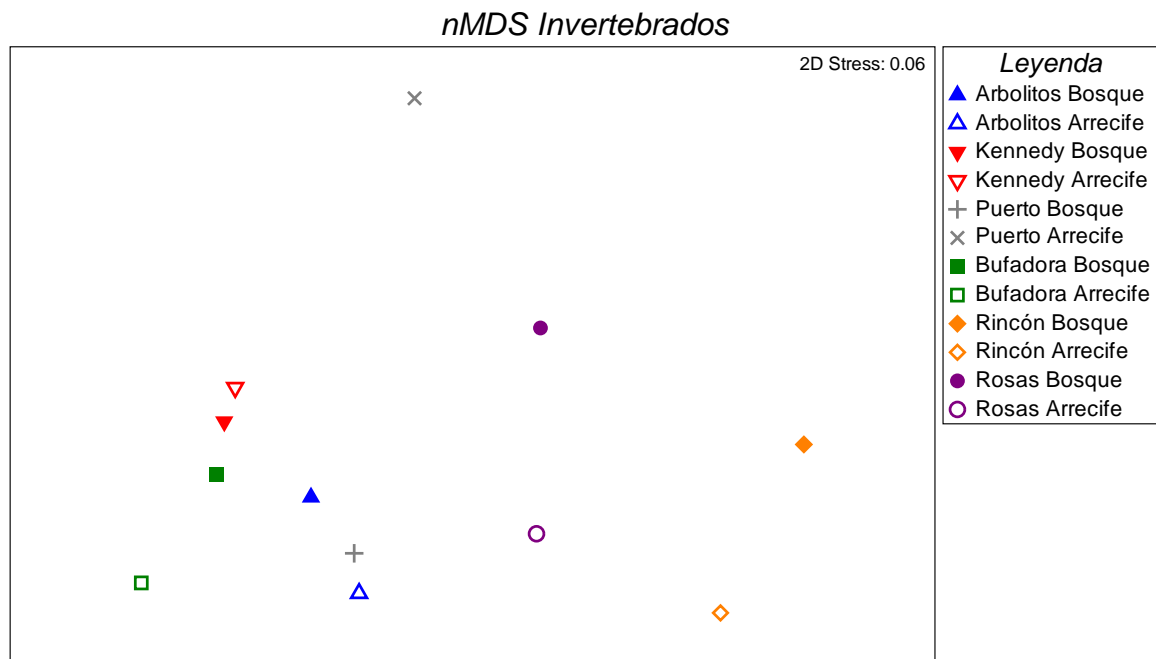


Figura 21. nMDS del promedio de los transectos para invertebrados (nivel de estrés = 0.06) de las localidades y ecosistemas.

El ANOSIM para cada grupo (localidad y ecosistema), mostró el valor de R más bajo en la localidad de Kennedy ($R = 0.28$), indicando que la comunidad no difirió entre ecosistemas, seguido de Arbolitos ($R = 0.67$) indicando que si pudiera haber cierta separación entre ecosistemas pero no muy relevante. En Rincón de Ballenas y Rosas ($R = 0.78$, $R = 0.79$ respectivamente), la comunidad si difirió entre ecosistemas. El valor más alto se mostró en la localidad de La Bufadora ($R = 0.88$). (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de similitud (ANOSIM) para invertebrados, entre ecosistemas (bosque de *M. pyrifera* y arrecife rocoso) para cada localidad, donde R es el estadístico de la prueba y p es el nivel del significancia. R global = 0.752.

Grupo	R estadístico	p
Arbolitos	0.673	0.001
Kennedy	0.277	0.003
Puerto Escondido	0.758	0.002
Bufadora	0.882	0.001
Rincón de Ballenas	0.779	0.002
Rosas	0.786	0.001

En el análisis de similitud porcentual (SIMPER) entre ecosistemas, para cada localidad mostró el listado de especies que crearon la disimilitud. En cada localidad el listado de

especies varió en taxa y en el orden de aportación de estos, aunque algunas especies se repitieron y contribuyeron con más peso, como el erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*), el erizo rojo (*Mesocentrotus franciscanus*), el coral taza (*Balanophyllia elegans*), las anémonas (*Anthopleura sola*), las esponjas, la estrella de mar (*Patiria miniata*), el caracol de mar (*Kelletia kelletii*), la gorgonia (*Muricea californica*) y la ascidia (*Styela montereyensis*) (Tabla 4).

Tabla 4. Lista de especies del análisis SIMPER de una vía entre ecosistemas (bosque de *M. pyrifera* y arrecife rocoso) para cada localidad donde ANOSIM detectó diferencias. (Porcentaje de corte 90%; las abundancias corresponden a los datos transformados, raíz cuadrada)

Taxón	Abundancia promedio bosque de <i>M. pyrifera</i>	Abundancia promedio arrecife rocoso	Disimilitud promedio	Disimilitud/SD	Contrib. (%)	Acum. (%)
Puerto Escondido						
<i>Balanophyllia elegans</i>	7.63	0	20.25	4.9	23.24	23.24
<i>Styela montereyensis</i>	0.65	5.12	12.72	1.52	14.6	37.84
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	4.46	0	11.67	4.07	13.39	51.24
<i>Urticina</i> sp.	0.43	3.37	8.45	1.13	9.7	60.94
<i>Anthopleura sola</i>	2.13	0.79	6.27	2.91	7.19	68.13
Esponjas (%)	2.06	2.68	5.95	2.22	6.83	74.96
<i>Patiria miniata</i>	2.27	0.41	5.6	2.94	6.43	81.39
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	1.71	0	4.5	6.49	5.17	86.56
<i>Megastraea undosa</i>	0.17	1.25	4.16	0.42	4.77	91.33
Bufadora						
Esponjas (%)	2.51	0.46	6.24	3.07	24.02	24.02
<i>Patiria miniata</i>	2.29	1.58	2.21	1.7	8.52	32.54
<i>Balanophyllia elegans</i>	9.15	9.8	1.97	2.21	7.6	40.13
<i>Tethya aurantium</i>	0.96	0.37	1.84	1.58	7.08	47.21
<i>Megastraea undosa</i>	0.64	0.16	1.71	1.36	6.6	53.8
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	0	0.51	1.54	2.02	5.94	59.74
<i>Styela montereyensis</i>	0.48	0.04	1.47	0.81	5.67	65.41
<i>Nudribranquia</i>	0.42	0.09	1.18	1.34	4.55	69.96
<i>Urticina</i> sp.	0.37	0	1.13	0.97	4.36	74.32
<i>Kelletia kelletii</i>	0.48	0.35	1.11	1.42	4.26	78.58
<i>Dermasterias imbricata</i>	0.31	0.13	0.92	1.23	3.54	82.11
<i>Cucumaria</i> sp.	0.26	0.04	0.8	0.84	3.08	85.2
<i>Anthopleura sola</i>	0.23	0.12	0.78	0.87	3.01	88.21
<i>Henricia leviuscula</i>	0.19	0.08	0.63	0.93	2.41	90.62
Rincón de Ballenas						
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	1.73	6.07	10.97	2.48	29.88	29.88
Esponjas (%)	2.4	0.94	4.28	2.41	11.65	41.53
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	8.08	6.5	4.23	2.05	11.53	53.06

<i>Kelletia kelletii</i>	1.5	0.56	3.35	1.19	9.13	62.19
<i>Cucumaria salma</i>	3.29	3.8	3.15	1.35	8.58	70.77
<i>Megastraea undosa</i>	0.92	0.45	2.24	1.16	6.1	76.86
<i>Muricea californica</i>	0.23	0.63	1.77	0.99	4.81	81.67
<i>Patiria miniata</i>	0	0.68	1.67	0.94	4.56	86.23
<i>Chaceia ovoidea</i>	0.54	0	1.13	0.37	3.08	89.31
<i>Neobernaya spadicea</i>	0.22	0.29	1.03	0.68	2.8	92.11
Rosas						
<i>Muricea californica</i>	0.75	6.23	12.5	3.07	17.57	17.57
<i>Kelletia kelletii</i>	4.43	0.48	9.44	1.59	13.26	30.83
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	2.39	4.93	8.86	1.43	12.46	43.29
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	0.28	3	6.34	1.84	8.91	52.2
<i>Styela montereyensis</i>	2.26	0.54	4.86	1.22	6.83	59.03
<i>Patiria miniata</i>	2.18	0.27	4.77	1.14	6.71	65.74
Esponjas (%)	4.34	2.53	4.16	1.68	5.84	71.58
<i>Pisaster giganteus</i>	1.76	0.16	4.03	1.02	5.66	77.24
<i>Henricia leviuscula</i>	1.59	0	3.51	1.24	4.93	82.17
<i>Balanophyllia elegans</i>	0.8	0.89	3.31	0.66	4.66	86.83
<i>Megastraea undosa</i>	0.47	0.82	2.52	0.93	3.54	90.37

Se realizaron análisis univariados de las especies más relevantes obtenidas del SIMPER: el coral taza (*Balanophyllia elegans*), la anemona (*Anthopleura sola*), el caracol de mar (*Kelletia kelletii*), la estrella de mar (*Patiria miniata*), el erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*), el erizo rojo (*Mesocentrotus franciscanus*), la gorgonia (*Muricea californica*), la ascidia (*Styela montereyensis*) y esponjas.

Los datos de los organismos, mostraron homocedasticidad (Cochran, $p > 0.05$), a excepción de las esponjas. Todos mostraron diferencias significativas entre localidades ($p < 0.05$) a excepción del caracol de mar *Kelletia kelletii*. Los patrones de localidades, ecosistema y su interacción están resumidos en la Tabla 5. En general no hubo un patrón claro y algunas especies fueron más abundantes dentro de los bosques, como anemonas (*Anthopleura sola*), caracoles (*Kelletia kelletii*), estrella de mar (*Patiria miniata*), ascidia (*Styela montereyensis*) y esponjas. La gorgonia *Muricea californica* tuvo más abundancia en arrecifes rocosos (esta especie solo se encontró dentro de la bahía). Las otras especies no fueron consistentes en todas las localidades, si no que variaron en función de la localidad como el coral taza (*Balanophyllia elegans*) y erizos,

aunque en general, con la excepción del bosque de Puerto Escondido, fueron más abundante sobre arrecifes rocosos (Figura 22).

Tabla 5. Estadísticos y patrón general de los análisis de invertebrados. H: corresponde al estadístico de Kruskal-Wallis; F: estadístico de ANOVA; Pue: Puerto Escondido, Buf: Bufadora, Rin: Rincón de Ballenas y Ros: Rosas; B: Bosques de *M. pyrifera* y A: Arrecifes rocosos. En negrita se señalan las diferencias significativas.

Organismo	Localidad	Ecosistema	Interacción	Patrón
<i>Balanophyllia elegans</i>	F_(5,84) = 98.61 p < 0.05	F _(5,84) = 2.18 p > 0.05	F_(5,84) = 33.12 p < 0.01	Pue B > Pue A Buf B < Buf A
<i>Anthopleura sola</i>	F_(5,84) = 38.77 p < 0.05	F_(5,84) = 33.10 p < 0.01	F_(5,84) = 27.96 p < 0.01	Bosques > Arrecifes
<i>Kelletia kelletii</i>	F _(5,84) = 2.30 p > 0.05	F_(5,84) = 5.63 p = 0.02	F_(5,84) = 4.90 p < 0.01	Bosques > Arrecifes
<i>Patiria miniata</i>	F_(5,84) = 55.59 p < 0.05	F_(5,84) = 7.18 p < 0.01	F_(5,84) = 28.96 p < 0.01	Bosques > Arrecifes
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	F_(5,84) = 41.58 p < 0.05	F _(5,84) = 3.85 p > 0.05	F_(5,84) = 56.84 p < 0.01	Pue B > Pue A Arb B < Arb A Rin B < Rin A
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	F_(5,84) = 84.07 p < 0.05	F _(5,84) = 2.36 p > 0.05	F_(5,84) = 24.81 p < 0.01	Pue B > Pue A Buf B < Buf A Rin B < Rin A Ros B < Ros A
<i>Muricea californica</i>	F_(5,84) = 46.87 p < 0.05	F_(5,84) = 47.03 p < 0.01	F_(5,84) = 41.91 p < 0.01	Bosques < Arrecifes
<i>Styela montereyensis</i>	F_(5,84) = 10.91 p < 0.05	F_(5,84) = 4.88 p < 0.01	F _(5,84) = 1.61 p > 0.05	Bosques > Arrecifes
Esponjas	p < 0.05	H_(11,96) = 70.69 p < 0.01		Bosques > Arrecifes

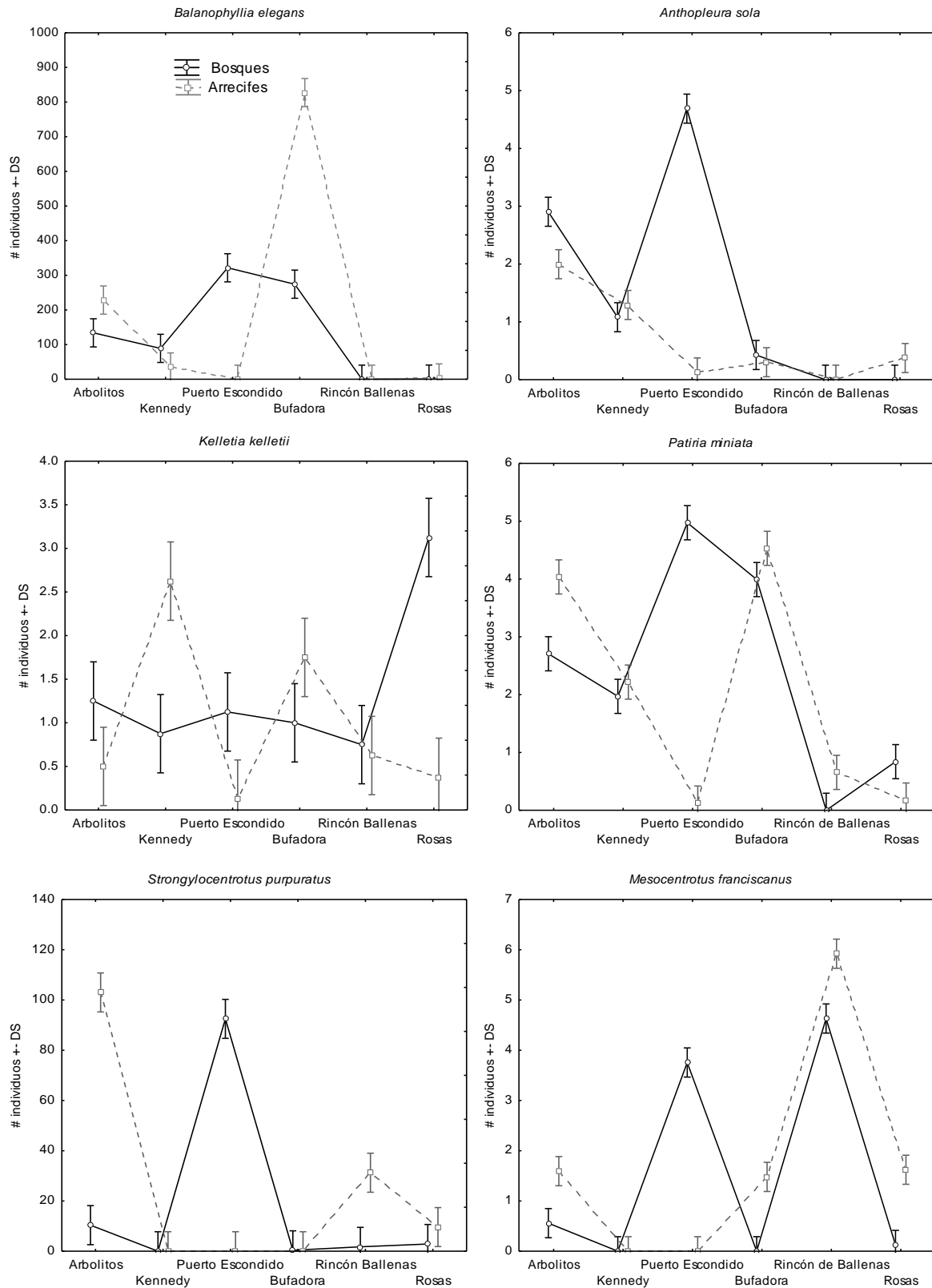


Figura 22. Comparación de promedios de invertebrados para cada localidad y ecosistema: la línea continua corresponde a los bosques de *M. pyrifera* y línea discontinua a los arrecifes rocosos, las barras indican el error estándar, N = 8 transectos.

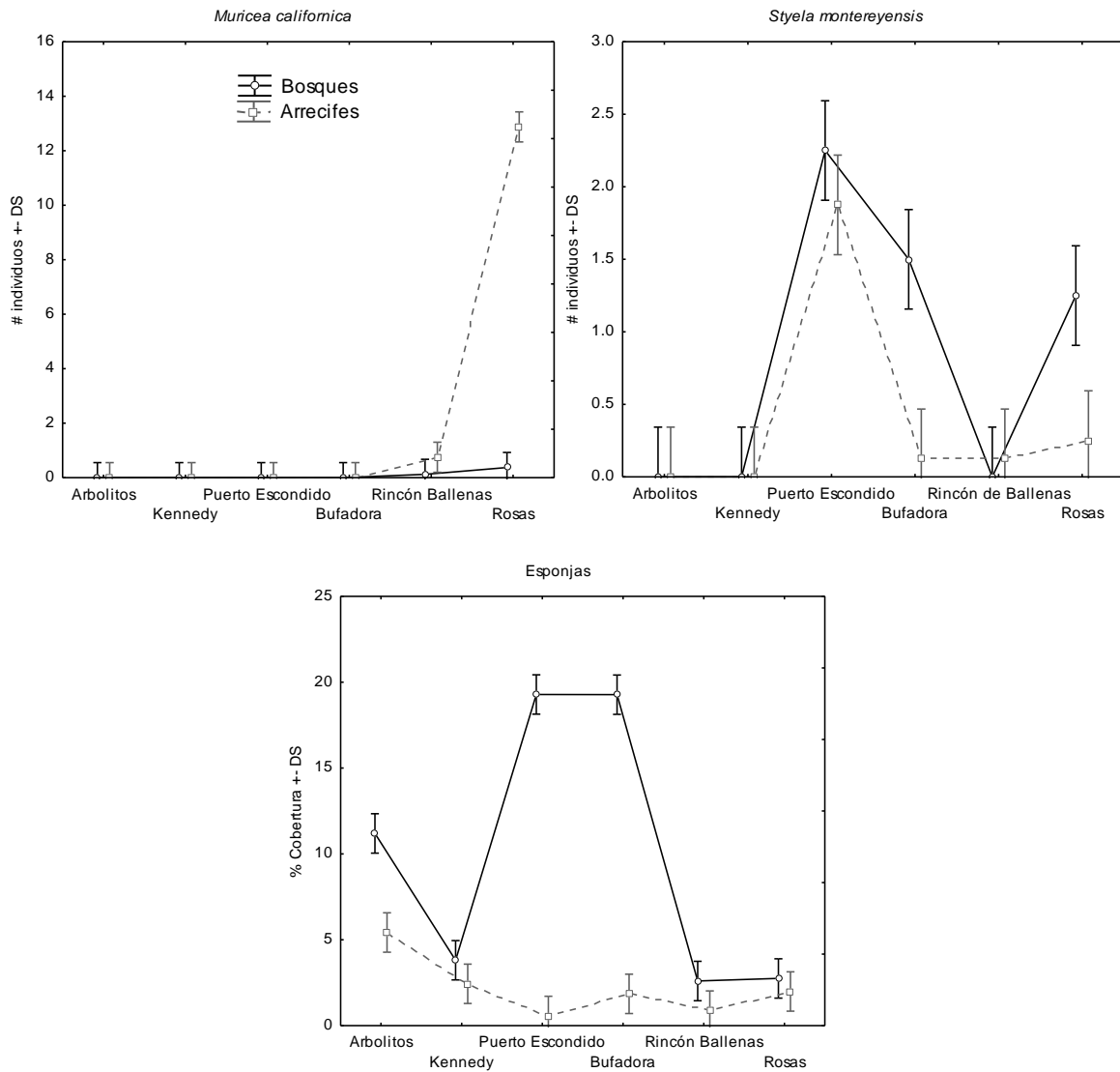


Figura 22. (Continuación)

Los factores ambientales que explicaron el patrón de la comunidad de invertebrados fueron similares entre los ecosistemas. El porcentaje de sustrato rocoso y la temperatura fueron las variables que mejor explicaron la comunidad de invertebrados ($\rho = 0.484$, $p < 0.05$, global BEST permutation test) para los arrecifes rocosos. Esas variables más el factor bahía (dentro o fuera) fueron las que mejor explicaron la comunidad de invertebrados ($\rho = 0.819$, $p < 0.05$, global BEST permutation test) para los bosques de *M. pyrifera*.

4.2.3. Algas

Se diferenciaron 8 taxa, pertenecientes a dos phyla *Ochrophytas* (5 taxa) y *Rhodophytas* (3 taxones). Agrupadas en: *Sargassum* sp., *Cystoseria* sp., *Laminaria* sp., algas coralinas, algas coralinas incrustantes, algas pardas y algas rojas filamentosas.

Se encontraron todos los taxa en ambos ecosistemas. Destaca el arrecife rocoso de la localidad de Puerto Escondido, el cual se encontraba recubierto por el alga *Laminaria* sp.

En el análisis de nMDS, no se observó ninguna convergencia de los ecosistemas o localidades, si no que cada punto fue diferente del otro, tanto en localidades como entre ecosistemas (Figura 23).

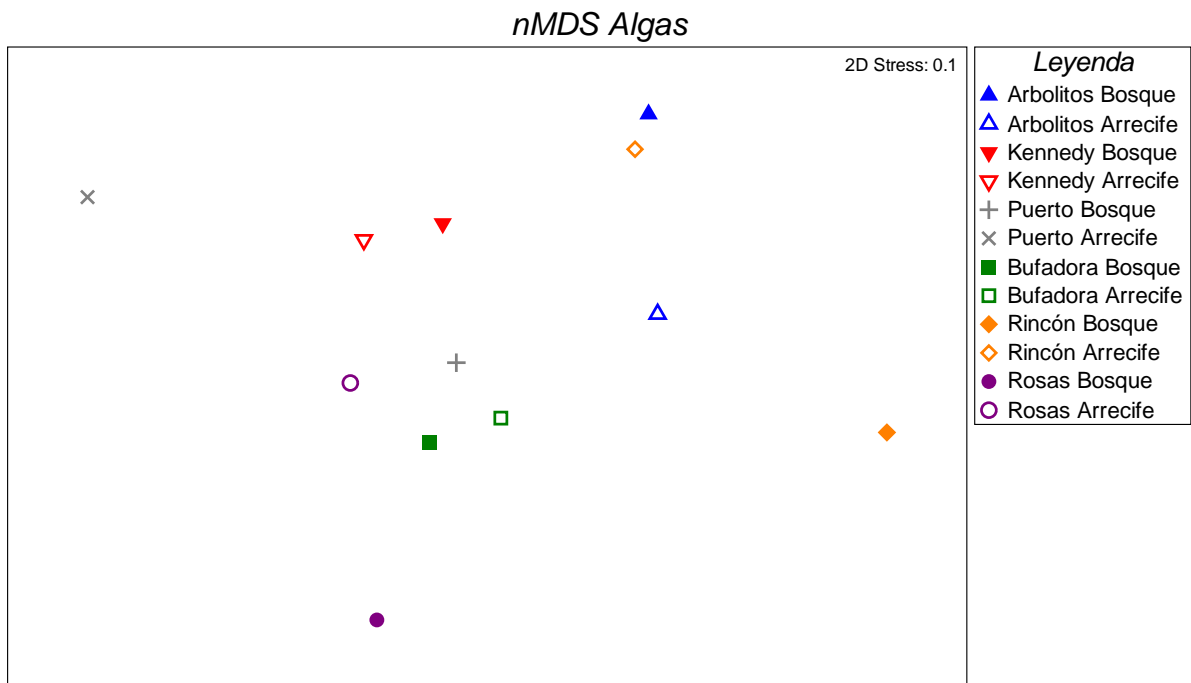


Figura 23. nMDS del promedio de los transectos para algas (nivel de estrés = 0.1). Bosque = bosque de *M. pyrifera*, Arrecife = arrecife rocoso.

El análisis de similitud (ANOSIM) para cada localidad y ecosistema, indicó que no hubo diferencias entre ecosistemas en las localidades de Arbolitos, Kennedy y La Bufadora; la localidad de las Rosas se encontró ligeramente diferenciada, mientras que Puerto

Escondido y Rincón de Ballenas fueron totalmente diferentes entre ecosistemas (Tabla 6).

Tabla 6. Análisis de similitud (ANOSIM) para algas, entre ecosistemas (bosque de *M. pyrifera* y arrecife rocoso) para cada localidad, donde R es el estadístico de la prueba y p es el nivel del significancia. R global= 0.92.

Grupo	R estadístico	P
Arbolitos	0.568	0.001
Kennedy	0.49	0.001
Puerto Escondido	1	0.001
Bufadora	0.479	0.001
Rincón de Ballenas	0.998	0.002
Rosas	0.768	0.001

En el análisis SIMPER entre ecosistemas para cada localidad, se encontró el listado de especies que crearon la disimilitud (Tabla 7). En cada localidad varían los taxa y el orden de aportación de estos. En Puerto Escondido la macroalga de sotobosque *Laminaria* sp. sumó más del 50% de la disimilitud encontrándose en el arrecife rocoso. En Rincón de Ballenas, el conjunto de algas pardas y *Sargassum* sp. correspondió al 66.13%, y fue más abundante en el arrecife rocoso. En Las Rosas, el conjunto de algas pardas y algas rojas filamentosas correspondió al 70.58%, y fue más abundante en el arrecife rocoso.

Tabla 7. Lista de especies del análisis SIMPER para algas entre ecosistemas (bosque de *M. pyrifera* y arrecife rocoso) para cada localidad donde ANOSIM detectó diferencias. (Porcentaje de corte 90%; las coberturas corresponden a los datos transformados, raíz cuadrada).

Taxón	Cobertura promedio bosque <i>M. pyrifera</i>	Cobertura promedio arrecife rocoso	Disimilitud promedio	Disimilitud/SD	Contrib. (%)	Acum. (%)
Puerto Escondido						
<i>Laminaria</i> sp	0	8.4	28.39	8.94	53.53	53.53
Rojas filamentosas	4.87	2.91	6.54	1.86	12.33	65.87
Coralinas erectas	0.91	2.09	4.55	1.68	8.57	74.44
<i>Sargassum</i> sp	1.22	1.02	4.07	1.43	7.67	82.11
Coralinas	3.63	2.51	3.79	1.64	7.14	89.25
<i>Cystoseira</i> sp	0.57	1.05	3.4	1.38	6.41	95.66
Rincón de Ballenas						
Pardas	0.33	4.82	19.9	4.2	38.61	38.61
<i>Sargassum</i> sp	0	3.22	14.19	3.03	27.52	66.13
Coralinas	6.61	4.79	8.36	1.99	16.23	82.36

Rojas filamentosas	0.41	2.08	7.53	2.29	14.61	96.97
Rosas						
Pardas	0.34	3.32	17.75	2.76	48.77	48.77
Rojas filamentosas	2.14	3.46	7.93	1.46	21.8	70.58
Coralinas	1.83	2.13	4.33	1.39	11.89	82.47
CA Erectas	1.63	1.56	3.38	1.33	9.28	91.75

Se realizaron análisis univariados de todos los taxa (a excepción de *Laminaria* sp., solo sé observó en la localidad de Puerto Escondido sobre el arrecife rocoso, con una cobertura > 50%), los cuales presentaron homogeneidad de varianza (Cochran, $p > 0.05$), a excepción de *Sargassum* sp. y algas pardas.

Los patrones de localidades, el ecosistema y su interacción están resumidos en la Tabla 8. En general, no hubo un patrón claro para todas las localidades, a excepción de que las algas rojas filamentosas siempre fueron más abundantes en arrecifes rocosos. Algunas localidades tuvieron diferencias entre los ecosistemas, en general con más algas pardas en arrecifes rocosos y más algas coralinas y algas coralinas erectas en bosques, con la excepción del bosque de Puerto Escondido (Figura 24).

Tabla 8. Estadísticos y patrón general de los análisis de algas. H: corresponde al estadístico de Kruskal-Wallis; F: estadístico de ANOVA; Pue: Puerto Escondido, Buf: Bufadora, Rin: Rincón de Ballenas y Ros: Rosas; B: Bosques de *M. pyrifera* y A: Arrecifes rocosos. En negrita las diferencias significativas.

Organismo	Localidad	Ecosistema	Interacción	Patrón
<i>Sargassum</i> sp.	$p < 0.05$	$H_{(11,96)} = 73.91$ $p = 0.02$	-	Rin B < Rin A
<i>Cystoseria</i> sp.	$F_{(5,84)} = 57.87$ $p < 0.05$	$F_{(5,84)} = 0.20$ $p > 0.05$	$F_{(5,84)} = 0.68$ $p > 0.05$	-
Algas Coralinas	$F_{(5,84)} = 8.97$ $p < 0.05$	$F_{(5,84)} = 0.37$ $p > 0.05$	$F_{(5,84)} = 10.26$ $p < 0.01$	Pue B > Pue A Rin B > Rin A
Algas Coralinas Erectas	$F_{(5,84)} = 92.37$ $p < 0.05$	$F_{(5,84)} = 0.29$ $p > 0.05$	$F_{(5,84)} = 8.98$ $p < 0.01$	Pue B < Pue A Buf B > Buf A
Otras algas pardas	$p < 0.05$	$H_{(11,96)} = 66.50$ $p < 0.01$	-	Rin B < Rin A Ros B < Ros A
Algas rojas filamentosas	$F_{(5,84)} = 69.04$ $p < 0.05$	$F_{(5,84)} = 51.09$ $p < 0.01$	$F_{(5,84)} = 13.36,$ $p < 0.01$	Bosques < Arrecifes

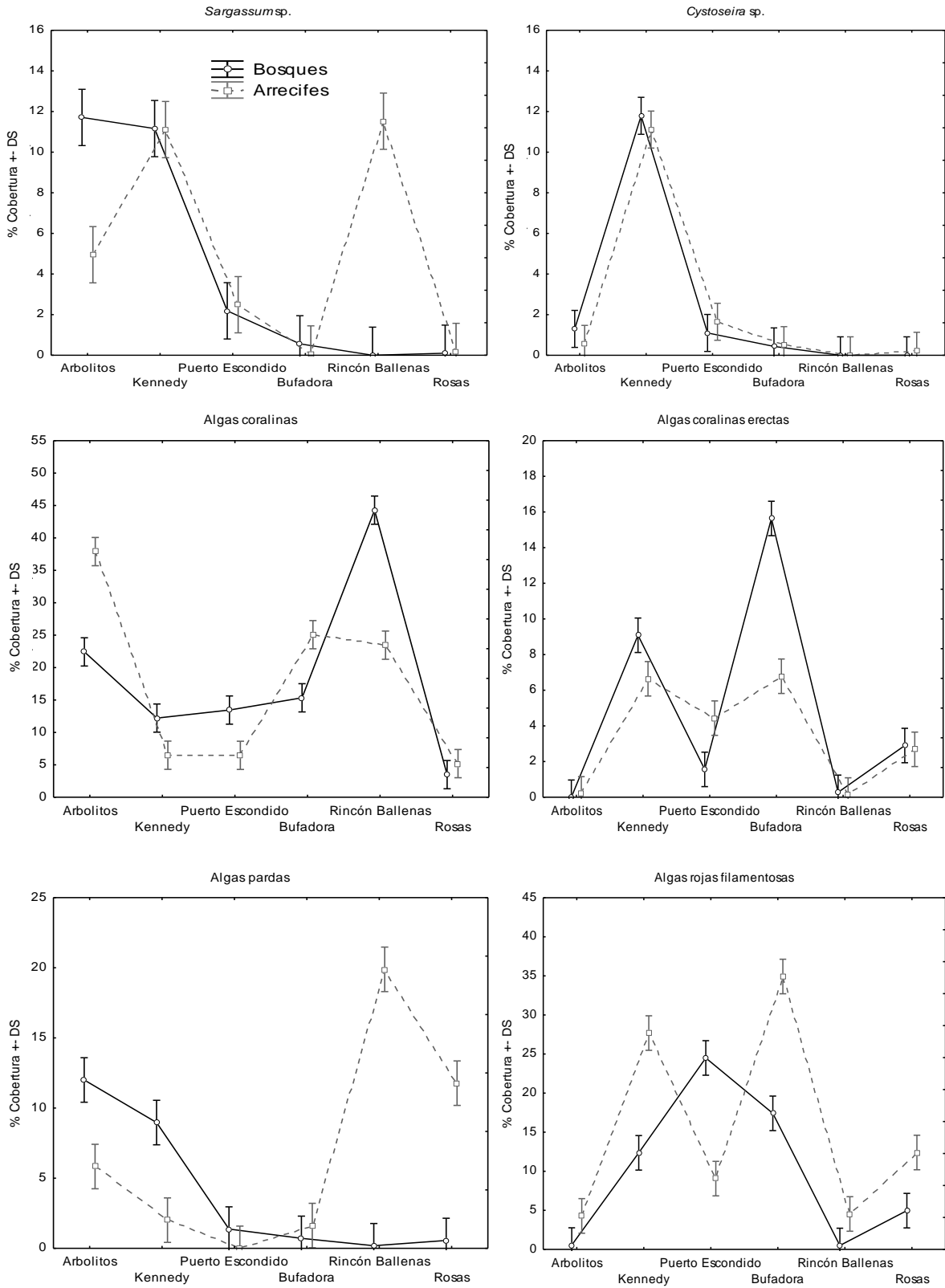


Figura 24. Comparación de promedios de algas para cada localidad: la línea continua corresponde a los bosques de *M. pyrifera* y línea discontinua a los arrecifes rocosos, las barras indican el error estándar, N = 8 transectos

La temperatura y el factor localidad fueron las variables ambientales que mejor explicaron la comunidad de algas ($\rho = 0.746$, $p < 0.05$, global BEST permutation test) para los bosques de *M. pyrifera*, mientras que el porcentaje de sustrato rocoso, sustrato de canto rodado y la temperatura fueron las que mejor explicaron la comunidad de algas ($\rho = 0.411$, $p < 0.05$, global BEST permutation test) para los arrecifes rocosos.

4.2.4. Estructura de la comunidad

Para el análisis de toda la estructura de la comunidad, se realizó un análisis análogo a los casos anteriores, pero incluyendo tanto invertebrados como algas.

En el análisis nMDS, se observó una mayor proximidad entre las localidades fuera de la bahía, a excepción del arrecife rocoso de la localidad de Puerto Escondido que fue la más alejada. Las localidades dentro de la bahía se observaron separadas respecto a las localidades fuera de la bahía. A nivel general, los bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos de cada localidad se encontraron separados, aunque más próximos entre sí que entre los mismos ecosistemas de otras localidades (Figura 25).

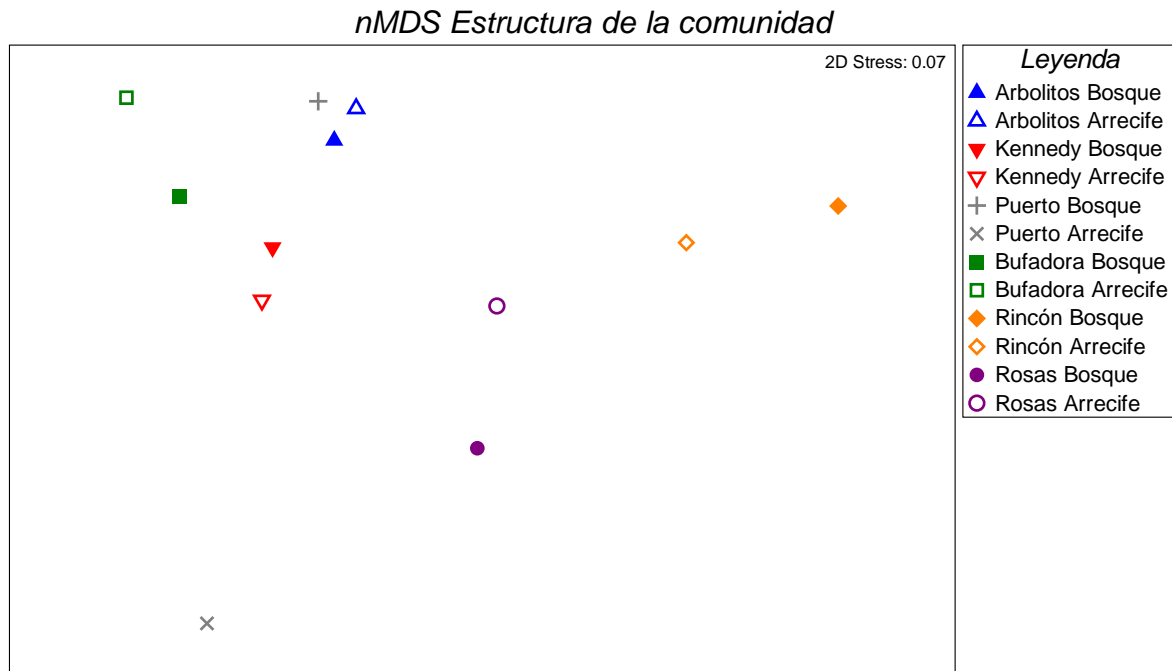


Figura 25. nMDS del promedio de los transectos para toda la comunidad bentónica (nivel de estrés = 0.07).

El ANOSIM para cada grupo (localidad y ecosistema, Tabla 9), mostró el valor de R más bajo en la localidad de Kennedy ($R= 0.4$), seguido de Arbolitos ($R= 0.5$), indicando que la comunidad no difirió entre ecosistemas en ambas localidades. En las Rosas, la Bufadora y en Rincón de Ballenas ($R= 0.84$, $R= 0.88$, $R= 0.97$ respectivamente) la comunidad difirió entre ecosistemas. El valor más alto de la prueba se mostró en la localidad de Puerto Escondido ($R = 1$) indicando que es la localidad donde la comunidad difirió más entre el bosque de *M. pyrifera* y el arrecife rocoso.

Tabla 9. Análisis de similitud (ANOSIM) para toda la comunidad bentónica entre ecosistemas (bosque de *M. pyrifera* y arrecife rocoso) para cada localidad, donde R es el estadístico de la prueba y p es el nivel de la significancia. R global = 0.924.

Localidad	R estadístico	p
Arbolitos	0.527	0.001
Kennedy	0.416	0.005
Puerto Escondido	1	0.001
Bufadora	0.877	0.001
Rincón de Ballenas	0.973	0.003
Rosas	0.839	0.001

En el análisis de similitud porcentual (SIMPER) entre ecosistemas, para cada localidad (Tabla 10), mostró el listado de taxa que crearon la disimilitud. En cada localidad el listado vario en taxa y en el orden de aportación de estos, aunque algunas especies se repitieron y contribuyeron con más peso, como el coral taza (*Balanophyllia elegans*), el erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*), la estrella de mar (*Patiria miniata*), el caracol de mar (*Kelletia kelletii*), la gorgonia (*Muricea californica*) y la ascidia (*Styela montereyensis*), las esponjas, las algas pardas, el alga *Sargassum* sp., la *Laminaria* sp., algas rojas filamentosas, algas coralinas incrustantes.

Tabla 10. Lista de taxa del análisis SIMPER para toda la comunidad bentónica entre ecosistemas (bosque de *M. pyrifer* y arrecife rocoso) para cada localidad donde ANOSIM detectó diferencias. (Porcentaje de corte 50%; las abundancias corresponden a los datos transformados, raíz cuadrada)

Taxón	Abundancia promedio bosque de <i>M. pyrifer</i>	Abundancia promedio arrecife rocoso	Disimilitud promedio	Disimilitud/SD	Contrib. (%)	Acum. (%)
Puerto Escondido						
<i>Laminaria</i> sp. (%)	0	8.43	17.52	13.54	23.26	23.26
<i>Balanophyllia elegans</i>	7.3	0	15.23	5.48	20.21	43.48
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	4.25	0	8.78	4.38	11.66	55.13
Bufadora						
Esponjas (%)	2.31	0.44	4.37	3.43	16.5	16.5
CA Erectas (%)	2.08	0.87	2.84	2.25	10.74	27.24
<i>Balanophyllia elegans</i>	8.48	9.4	2.15	1.91	8.12	35.36
Algas rojas filamentosas (%)	2.1	2	1.61	1.23	6.1	41.45
<i>Patiria miniata</i>	2.11	1.51	1.44	1.68	5.46	46.91
<i>Tethya aurantium</i>	0.89	0.35	1.29	1.54	4.87	51.78
Rincón de Ballenas						
Algas pardas (%)	0.4	3.99	7.36	4.05	16.48	16.48
CCA (%)	7.49	3.95	7.34	3.26	16.43	32.91
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	1.14	4.54	7.01	2.94	15.69	48.61
<i>Sargassum</i> sp (%)	0	2.72	5.55	2.73	12.43	61.04
Rosas						
<i>Muricea californica</i>	0.6	4.34	6.57	2.76	12.33	12.33
Algas pardas (%)	0.64	4.16	6.33	2.34	11.87	24.19
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	1.93	3.4	5.06	1.57	9.48	33.67
<i>Kelletia kelletii</i>	3.09	0.35	4.98	1.84	9.34	43.01
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	0.23	2.03	3.3	1.83	6.19	49.2
<i>Styela montereyensis</i>	1.71	0.33	2.85	1.29	5.35	54.55

La temperatura y el factor localidad fueron las variables que mejor explicaron la comunidad bentónica ($\rho = 0.844$, $p < 0.05$, global BEST permutation test) para los bosques de *M. pyrifera*, mientras el porcentaje de sustrato rocoso, la profundidad y el factor bahía fueron las que mejor explicaron la comunidad bentónica ($\rho = 0.601$, $p < 0.05$, global BEST permutation test) para los arrecifes rocosos.

Capítulo 5. Discusión

Los resultados de esta tesis destacan el rol de *Macrocystis pyrifera* como ingeniero del ecosistema, apoyando parcialmente las hipótesis propuestas. Los bosques de *M. pyrifera* presentaron menores variaciones de temperatura de alta frecuencia y corrientes, aunque no en los promedios, con una estructura de la comunidad diferente a los arrecifes rocosos. Sin embargo, la riqueza de especies no fue diferente entre los dos ecosistemas estudiados (bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos). Los resultados también destacaron una fuerte señal local, donde cada localidad presentaba sus características propias, indicando la fuerte influencia de las condiciones oceanográficas, ambientales y la heterogeneidad del sustrato. En general, se observaron diferencias consistentes en la estructura de la comunidad entre bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos, sin embargo, el fuerte efecto de localidad no se esperaba a escalas tan pequeñas, donde la distancia entre algunas localidades fue menor de kilómetro y medio, resaltando los patrones anidados entre la mesoescala y escalas más locales en la naturaleza.

La mesoescala de la zona de estudio está relacionada con la dinámica del sistema de la Corriente de California y su variabilidad estacional. Aguas de baja temperatura y alta salinidad en esta zona están asociadas a procesos de afloramiento costeros (Lynn y Simpson, 1987), que en la región de estudio ocurren entre abril y junio (Gómez-Valdéz, 1983). Los resultados muestran que en general, las localidades dentro de la bahía presentaron una temperatura más cálida con respecto a las localidades fuera de la bahía. Esta diferencia podría estar relacionar con las diferencias geográficas. En el interior de la bahía, las aguas son más someras, con una mayor susceptibilidad a los factores ambientales, con mayor tiempo de residencia, son más cálidas y se encuentra más estratificada en los primeros 15 metros de profundidad (Espinosa-Carreón *et al.*, 2001). Sin embargo, fuera de la bahía, se encuentra un gradiente grande de la profundidad (Mateos *et al.*, 2009), con influencia de aguas más frías, procedentes de aguas más profundas. También hubo un ligero desfase temporal en la toma de datos, y se sabe que en poco tiempo, las condiciones físicas de la columna de agua pueden

cambiar (Ladah *et al.* 2012), siendo también una posible explicación de las diferencias detectadas en temperatura.

En todas las localidades, el agua estaba estratificada y la temperatura variaba durante el día. Los rangos totales de temperaturas encontrados coinciden con estudios realizados en la zona en la misma época del año (Espinosa-Carreón *et al.*, 2001), con cambios de hasta 4°C, afectando toda la columna de agua medida, dos veces al día. Esto es un comportamiento característico de la fluctuación semidiurna de la marea interna, y ha sido medida en los bosques y en las arrecifes rocosos dentro de la Bahía de Todos Santos anteriormente (Filonov *et al.*, 2014; Lahad *et al.*, 2005 y 2012). Sin embargo, no hay registros de estos tipos de cambios ya sean diurnos o semidiurnos fuera de la bahía en aguas costeras, donde la plataforma tiene un cambio mucho más abrupto que adentro de la bahía, lo que, combinado con la estratificación, puede afectar fuertemente a ondas internas como a la marea interna (Filonov *et al.*, 2014).

Se conoce que las variaciones de temperatura asociadas a ondas internas de alta frecuencia (de minutos a horas) son reducidas a medida que penetran dentro de los bosques de *Macrocystis*, mientras que en los bordes de los bosques no se aprecia esta reducción (Jackson, 1984; Rosman *et al.*, 2007). En este trabajo, se observó que la ADT, o sea la variación de temperatura de alta frecuencia (submareal, media corrida de 6 horas), fue menor en todos los bosques de *M. pyrifera* con respecto a los arrecifes rocosos, en todas las localidades. Los arrecifes rocosos sin *M. pyrifera* siempre presentaron valores mayores de ADT, concordando con la literatura. La disipación de estas ondas podría tener una gran importancia ecológica puesto que podría generar turbulencia y mezcla, teniendo un impacto sobre las distribución y disponibilidad de nutrientes, especialmente en los meses de verano cuando el agua esté más estratificada (McPhee-Shaw *et al.*, 2007), evento común en la Bahía Todos Santos en verano (Ladah *et al.*, 2012). Asimismo, las ondas internas son un mecanismo de transporte de larvas (Pineda, 1991) y se puede especular que la disipación de estas

ondas en los bordes de los bosques de *M. pyrifera* afectaría a la dispersión de larvas, aumentando la abundancia de larvas presentes por la disipación de las ondas.

Las diferencias encontradas entre los promedios de la temperatura entre bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos, probablemente no sea debido a la presencia de *M. pyrifera*, sino a la diferencia de profundidad de la instalación de los sensores, ya que el patrón no fue consistente dentro y fuera de la bahía y que coincidía el calentamiento (o enfriamiento) con la ligera reducción (o incremento) de la profundidad. Sin embargo, la diferencia en la temperatura entre los dos ecosistemas se vio acentuada (a pesar de los cambios ligeros de profundidad) en el interior de la bahía, posiblemente debido a que el agua se encontraba más estratificada que fuera de la bahía. Por consiguiente, un ligero cambio de la profundidad dentro de la bahía repercute en un mayor cambio de la temperatura respecto al agua que estaba menos estratificada fuera de la bahía. Por otro lado, no se observaron diferencias entre las variaciones de temperatura semidiurna entre bosques y arrecifes rocosos, similar a lo que se han encontrados en otros estudios, donde se ha mostrado que las ondas internas semidiurnas asociadas a eventos de mareas si penetran hacia adentro de los bosques de *M. pyrifera* y no son filtradas (Jackson, 1984; Rosman *et al.*, 2007), es decir, la atenuación en la variabilidad de la temperatura no se extiende a frecuencias bajas como la semidiurna.

En el presente trabajo, se observó una disminución de las corrientes entre bosques de *M. pyrifera* comparado con los arrecifes rocosos, a pesar que los promedios de la velocidad de las corrientes no fueron diferentes, puesto que en la mayoría del tiempo de estudio la velocidad estuvo alrededor de 0.1 m s^{-1} . Sin embargo, en episodios de corrientes más fuertes, se observaron diferencias entre el bosque de *M. pyrifera* y los arrecifes rocosos. Quizá eso indique que los bosques de *M. pyrifera*, incluso pequeños, pueden disminuir corrientes a partir de un cierto umbral. Otros estudios han mostrado que los bosques de *M. pyrifera* tienen un efecto atenuador de las corrientes que los atraviesan (Jackson y Winant, 1983; Gaylord *et al.*, 2007; Rosman *et al.*, 2007; Rosman *et al.*, 2013). Las velocidades a lo largo de la costa pueden verse disminuidas hasta 5 veces, mientras que las velocidades perpendiculares a la costa son atenuadas en

menor grado, y el grado de atenuación dependerá de la superficie del manto y la densidad del bosque (Gaylord *et al.*, 2007). La atenuación en las velocidades de las corrientes podría jugar un papel importante en el intercambio de las aguas del interior y exterior de los mantos. Por ejemplo, en relación con el crecimiento de *M. pyrifera*, en bosques grandes, la reducción de corrientes y el aumento del tiempo de residencia de las aguas dentro del bosque (Jackson y Winant, 1983), podría llevar a una disminución de nitratos en los centros de los bosques de *M. pyrifera* debido al alto consumo (Konotchick *et al.*, 2012), especialmente si el consumo supera el suministro por un nuevo flujo (Gaylord *et al.*, 2007). Por otro lado, la importancia de la atenuación de corrientes pueden tener un efecto sobre los organismos filtradores que son sensibles al flujo de agua (Wildish y Kristmanson, 2005), y una gran variedad de organismos se dispersan a través de larvas planctónicas, las cuales están controladas por los patrones de corrientes (Duggins *et al.*, 1990).

En el presente estudio, la estructura de la comunidad bentónica encontrada fue similar a otros estudios en la zona (Torres-Moye *et al.*, 2013), y estudios en el sur de California (Graham, 2004). En este estudio se encontraron varias especies solamente representadas en los arrecifes rocosos, como el plumero de mar *Pachycerianthus fimbriatus*, y las estrellas de mar *Pisaster brevispinus* y *Mediaster aequalis*, sin embargo, estas especies han sido encontradas dentro de bosques en otros lugares (Graham, 2004). También en este estudio se encontraron especies solamente dentro de los bosques de *M. pyrifera*, la mayoría de ellas fueron organismos filtradores que se alimentan de fitodetritus, a lo mejor pudiendo encontrar así más alimento disponible dentro de los bosques, donde abunda biomasa algal particulada.

En la mayoría de las localidades, no se encontraron organismos de interés comercial. Las actividades pesqueras pueden impactar directamente a los cambios espaciales y temporales en la abundancia de especies comerciales (Torres-Moye *et al.*, 2013). En las localidades estudiadas, la sobrepesca ha reducido significativamente las densidades de abulón (*Haliotis* sp.) y del abulón chino (*Megathura crenulata*), las cuales

prácticamente no fueron registradas en ningún punto. Sin embargo, especies objetivo de la pesca, como el erizo rojo y morado (*Mesocentrotus franciscanus* y *Strongylocentrotus purpuratus*), se vieron reducidas en las localidades cercanas a los accesos de los pescadores (Kennedy y las Rosas) y se encontraron en mayor abundancia en los bosques más pequeños (Puerto Escondido y Rincón de Ballenas), quizá porque están menos impactados por la pesca.

En este trabajo, se encontró una relación significativa entre heterogeneidad de hábitat y riqueza, pero solo en los arrecifes rocosos y no para bosques de *M. pyrifera*. Los resultados concuerdan con lo que ha sido reportado en la literatura, sugiriendo que ambientes más heterogéneos mantienen una mayor riqueza de especies, puesto que habrá una mayor disponibilidad de nichos en ambientes estructuralmente más complejos (Tews *et al.*, 2004; Kovalenko *et al.*, 2012). Diferentes variables abióticas han sido utilizadas para describir la riqueza de especies en diferentes ecosistemas marinos, destacando la rugosidad (McArthur *et al.*, 2010; Dustan *et al.*, 2013; Rees *et al.*, 2014) y el tipo de sustrato (McArthur *et al.*, 2010) como factores relevantes para determinar la heterogeneidad de hábitat. Quizá estos factores tengan una importancia mayor para los organismos bentónicos que habitan sobre los arrecifes rocosos, en comparación con los bosques, por la mayor importancia del refugio ante depredadores en arrecifes donde no existen los refugios como de los grampones de *M. pyrifera*. Otros trabajos sí han descrito esta relación en la cuenca sur de California (Torres-Moye *et al.*, 2013). Podemos pensar que en la única localidad donde hubo diferencias en la riqueza de especies entre ecosistemas fue porque también fue diferente en el tipo sustrato, más que por la presencia o no de *M. pyrifera*.

Otra medida de heterogeneidad del hábitat sería el número de grampones de *M. pyrifera*, medidos como individuos del alga, la cual mostró una correlación significativa, y negativa, con la riqueza de especies de invertebrados en este estudio, algo no esperado. Otros estudios han destacado que un factor importante en la diversidad y composición de la fauna es la complejidad estructural que aporte la macroalga (Hatvig *et al.*, 2009), y se ha observado que varios invertebrados buscan refugio en los

grampones del alga (Gutiérrez *et al.*, 2011). Nuestro estudio presenta resultados contradictorios con la literatura, posiblemente debido a las fuertes diferencias entre bosques de *M. pyrifera* encontrada por cada localidad. También pudiera ser un efecto trófico, ya que la misma estructura de *M. pyrifera* provee refugio para peces que depredan sobre la comunidad bentónica de invertebrados.

Las relaciones biológicas interespecíficas son factores a tener en cuenta en la estructuración de la comunidad. Dentro de los bosques de *M. pyrifera*, habitan organismos depredadores, como peces carnívoros, gasterópodos y estrellas de mar, que pueden depredar sobre otros organismos. La depredación tiene un papel relevante dentro de los bosques *M. pyrifera*. Se ha destacado la importancia del control por parte de los depredadores en la estructura de la comunidad de los bosques de *M. pyrifera* en el sur de California (Halpern *et al.*, 2006), y como el aumento de la diversidad de depredadores disminuye las poblaciones de herbívoros, y esto hace que se desarrolle una comunidad algal (Byrnes *et al.*, 2006). El caso contrario, la disminución de los depredadores aumenta las poblaciones de herbívoros, disminuyendo la comunidad algal e incluso creando desiertos de erizos (Dayton, 1985; Konar y Estes, 2003; Konar *et al.*, 2013; Tegner y Dayton, 2000). El ejemplo más conocido es el control que ejerce la nutria (*Enhydra lutris*) sobre las poblaciones de erizos de los bosques de *M. pyrifera* del centro de California. Sin embargo, usualmente en Baja California no tiene este depredador, aunque otras especies depredadoras ocupan su lugar, como el pez vieja (*Semicossyphus pulcher*) (Cowen, 1983) y las langostas (*Panulirus interruptus*) ejerciendo un control *top-down* sobre erizos (Tegner y Levin, 1983). También estudios en la zona del interior de la Bahía de Todos Santos destacan la gran abundancia de peces carnívoros en el bosque de *M. pyrifera* de la localidad de Rincón de Ballenas (Sgarlatta, 2015), hecho que podría explicar la baja diversidad y abundancia de invertebrados en este bosque.

Se conoce que diferentes macroalgas fundadoras del ecosistema tienen una fauna asociada. Macroalgas con mayor complejidad soportan una mayor diversidad de fauna

que macroalgas menos complejas, y la longevidad de la macroalga puede influenciar la fauna asociada que vive sobre ella (Hatvig *et al.*, 2009). Estudios comparativos entre bosques de macroalgas y zonas deforestadas, destacan la reducción hasta del 40 % de invertebrados sésiles ante la desaparición de *M. pyrifera*, como la desaparición de herbívoros directos, como abulones (*Haliotis* sp.) (Graham, 2004). La comunidad bentónica de invertebrados de este estudio mostró diferencias marcadas en su composición entre bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos en 4 de las 6 localidades muestreadas.

Se pudo encontrar algunos patrones generales de la composición de la comunidad de invertebrados a pesar de las diferencias por localidad. Por ejemplo, el coral taza *Ballanophyllia elegans*, y la gorgonia *Muricea californica*, fueron más abundantes sobre arrecifes rocosos (en las localidades donde estaban presentes). Este tipo de organismos filtradores puede exhibir respuesta al flujo de agua (Eckman y Duggins, 1993; Wildish y Kristmanson, 2005), ya que son organismos que necesitan filtrar para alimentarse, por eso puede que se localizaran en los bordes o fuera del bosque donde hay mayor flujo de agua. Dentro de los bosques de *M. pyrifera*, las corrientes son atenuadas, y por lo tanto el flujo de nutrientes y partículas asociado son reducidos (Gaylord *et al.*, 2012). También el patrón de las algas rojas (y algas pardas, en menor medida), que fueron más abundantes en arrecifes rocosos pudo ser debido a que los bosques atenúan la luz, pudiendo facilitar el espacio a invertebrados sésiles con respecto a las algas (Arkema *et al.*, 2009), encontrando así más organismos filtradores dentro de los bosques de *M. pyrifera*. Los erizos se localizaron con mayor abundancia sobre los arrecifes rocosos, concordando con varios estudios donde se ha observado una mayor abundancia de erizos en los bordes, y en algunos casos afuera, de ellos (Konar y Estes, 2003; Konar *et al.*, 2013; Beas-Luna y Ladah, 2014). Sin embargo, eso también podría ser debido a la pesca, ya que se conoce que los erizos dentro de los bosques y en sus bordes suelen estar mejor alimentados, presentando un mayor índice gonadal (Konar y Estes, 2003) y por tanto un mayor atractivo para la pesca. Hay varios efectos tróficos que pudieran ser tratados, pero los datos de esta tesis no permite más especulación por ahora.

Un hecho destacado en el presente trabajo fue la disminución de las abundancias de las estrellas de mar del género *Pisaster*, de 0.04 – 0.9 ind. m⁻² entre 2007 y 2010 (Torres-Moye *et al.*, 2013) a 0.01 a 0.07 ind. m⁻² en el presente trabajo. Desde junio de 2013, una gran abundancia de estrellas presentaron signos de la enfermedad *sea-star wasting*, causando una gran mortandad en la costa oeste de norte América (Hewson *et al.*, 2014). La disminución de la abundancia en las localidades de este trabajo pudiera ser debido a esta enfermedad, ya que se conoce que la prevalencia de esta enfermedad es mayor con temperaturas más cálidas y en lugares menos expuestos (Bates *et al.*, 2009). Las localidades en este trabajo del norte de Baja California se encuentran al límite sur de la distribución de muchas especies, ya que es una zona de transición biogeográfica, uno de ellas es *M. pyrifera* (Ladah *et al.*, 1999). En general, estas localidades son más cálidas y menos expuestas que las poblaciones del norte de California, potencialmente exasperando el efecto de la enfermedad en estas aguas.

En este trabajo la comunidad de algas resultó ser muy variable entre localidades y ecosistemas, e incluso en algunas localidades no hubo diferencias en la composición algal entre bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos. Las algas rojas fueron más abundantes sobre los arrecifes rocosos, y las localidades dentro de la bahía presentaron diferencias entre bosques de *M. pyrifera*, caracterizados por una cobertura pobre de algas, y arrecifes rocosos, con una alta cobertura de algas pardas y algas rojas filamentosas. Se conoce que el dosel de los bosques de *M. pyrifera* puede reducir la cantidad de luz que llega al fondo hasta en un 95 % de la luz incidente en la superficie (Reed y Foster, 1984), dependiendo de la densidad y biomasa del dosel, que puede variar a lo largo del tiempo en respuestas a perturbaciones inter y intranuales (Dayton *et al.*, 1998). Eso repercute sobre la comunidad algal de sotobosque, reduciendo el reclutamiento de otras especies de macroalgas e incluso a si misma (Reed y Foster, 1984; Dayton *et al.*, 1992; Clark *et al.*, 2004). La desaparición de *M. pyrifera*, causando un aumento de luz en el fondo, suele acarrear un aumento de la abundancia de especies oportunistas de algas (Reed y Foster, 1984; Dayton *et al.*, 1992; Clark *et al.*, 2004). La mayor sedimentación de partículas en ambientes

protegidos y acentuado por el efecto de reducción de corrientes (Gaylord *et al.*, 2007; Rosman *et al.*, 2007; Rosman *et al.*, 2013) y la disminución de luz (Clark *et al.*, 2004) dentro de los bosques de *M. pyrifera*, podrían resultar en una comunidad algal pobre en el sotobosque.

No se encontró diferencias en la cobertura de algas de sotobosque entre bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos en las localidades fuera de la bahía (a excepción de Puerto Escondido). La profundidad y turbidez son factores que pueden influenciar en la intensidad de luz que llega el fondo marino, y por ende, las algas del sotobosque. A pesar de la gran importancia de la luz para estructurar la comunidad algal, la proximidad de esporas, abundancia de herbívoros, el sustrato disponible, presencia de arena, entre otros, también pueden afectar a la distribución y abundancia de algas (Dayton *et al.*, 1992; Dayton *et al.*, 1998; Edwards 1998; Konar y Estes, 2003; Konar *et al.*, 2013). En las localidades que no presentaron diferencias entre ecosistemas, algunos de estos factores pudieran estar jugando un papel central. La herbivoría podría ser un factor que está actuando sobre el arrecife rocoso de la localidad Arbolitos, con gran abundancia de erizos y una alta cobertura de algas rojas incrustantes que pueden sobrevivir a ellos (Graham, 2004). La atenuación de la luz con la profundidad también pudiera explicar que en la localidad más profunda, no se vieran diferencias entre bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos, puesto que la comunidad algal en ambos ambientes se encuentra adaptada a menor intensidad de la luz.

Los resultados destacan la gran importancia de variables oceanográficas, como la temperatura, y como las variables relacionadas con la heterogeneidad del hábitat, tipo de sustrato y rugosidad, para estructurar la comunidad bentónica. Hubo una gran variabilidad en la comunidad bentónica entre localidades, y en especial entre dentro y fuera de la bahía, incluso entre bosques de *M. pyrifera*. La literatura destaca la gran variabilidad espacial y temporal dentro de las comunidades de bosques de *M. pyrifera*. Esta variabilidad puede ser debida a múltiples factores, como estresores ambientales tales como perturbaciones ambientales, contaminación, explotación de origen

antropogénico, variabilidad de temperatura, nutrientes, irradiancia, oleaje, como también debido a interacciones biológicas como la competencia, depredación y pastoreo (Dayton, 1985; Dayton *et al.*, 1998; Foster y Vanblaricom, 2001; Foster y Schiel 2010; Parnell *et al.*, 2010; Cavanaugh *et al.*, 2013; Foster *et al.*, 2013). Todos esos factores dificultan las generalizaciones entre las localidades, pudiera ser que los factores se encuentren actuando en conjunto (y con distinta intensidad) para estructurar la comunidad bentónica. A pesar de eso, un punto importante y no tan esperado fue la marcada diferencia entre las localidades, que enfatizan una modulación de la comunidad a escalas menores.

Estudios en bosques de macroalgas en el sur de Australia, donde clareaban grandes áreas de macroalgas que formaban un dosel (bosques mixtos de *M. pyrifera* y otras algas laminariales y fucoides), también destacan que la comunidad de invertebrados es más variable entre localidades que entre mismos tratamientos (antes y después de la retirada de las macroalgas). Esos autores enfatizan el papel importante de las algas de sotobosque (que tampoco variaron en gran medida) en la estructuración de la comunidad de invertebrados bentónicos (Edgar *et al.*, 2004). Esta vinculación de los invertebrados bentónicos con algas de sotobosques, más que con algas de mayor tamaño, y a la heterogeneidad del hábitat, puede ser la razón por la que algunas de las localidades donde la comunidad algal no difirió entre los dos tipos de ecosistemas (Kennedy y Arbolitos), tampoco lo hiciera la comunidad de invertebrados. Sin embargo, en la Bufadora, la comunidad algal no difirió entre los dos tipos de ecosistemas pero si entre la comunidad de invertebrados, y a nivel de la comunidad bentónica se encuentra diferenciada, indicando alguna influencia por parte del bosque *M. pyrifera*.

En este trabajo se presentó un punto anómalo, diferente al resto de puntos. El arrecife rocoso de Puerto Escondido presentó las abundancias menores de invertebrados de todas las localidades, y una elevada cobertura de algas del género *Laminaria* sp., algas perennes a lo largo del año, y con presencia de largas frondas (Guiry y Guiry, 2015). Se ha observado que este tipo de alga previene la invasión de erizos en bosques de

macroalgas cuando se encuentran en sus bordes, debido al efecto de barrido que tienen sus frondas sobre el bentos (Konar y Estes, 2003; Konar *et al.*, 2013). Quizá este efecto perjudique también a otro tipo de invertebrados, resultando en una baja riqueza de especies y las más bajas abundancias de invertebrados. Este punto pudiera ser otro ejemplo de como un ingeniero de ecosistema (en este caso *Laminaria* sp.) puede estructurar una comunidad bentónica asociada diferente.

Seguramente la pérdida de los bosques de *M. pyrifera* tendrá consecuencias ecológicas, puesto que otras especies de alga no podrán subsidiar las grandes cantidades de biomasa, complejidad estructural y hábitat que esta especie genera. Se desconoce si los cambios vendrán en términos de pérdida de biomasa, productividad o diversidad de todo el ecosistema. La gran dificultad para predecir los cambios y consecuencias de la pérdida de estas macroalgas es la incapacidad de discernir entre las relaciones de hábitat y relaciones interespecíficas (Graham *et al.*, 2008). Por ejemplo, la abundancia de abulones se ha visto dependiente de una fuente constante de macroalgas, puesto que esta especie desaparece en episodios de deforestación (Graham 2004). Mientras que erizos, organismos más generalistas, se alimentan de macroalgas a la deriva (Harrold y Reed, 1985), pero también pueden sobrevivir años en ausencia de macroalgas (Harrold y Pearse, 1987). Así, los impactos de la desaparición de *M. pyrifera* son difíciles de prever, debido a la gran complejidad de este sistema y las múltiples relaciones entre los organismos que las habitan.

En resumen, este trabajo se ha observado que los bosques de *M. pyrifera* son un importante ingeniero del ecosistema (Jones *et al.*, 1994; Hastings *et al.*, 2007; Gutiérrez *et al.*, 2011). *M. pyrifera* reduce las corrientes y atenúa las variaciones de temperatura de alta frecuencia, coincidiendo con otros estudios. Además, *M. pyrifera* atenúa la luz incidente (Clark *et al.*, 2004). Estos cambios en las condiciones físicas pueden tener una repercusión en la comunidad bentónica que se desarrolla bajo sus mantos. Se ha observado como algunos organismos encuentran en más abundancia dentro de los bosques o sobre los arrecifes rocosos. Por ejemplo, organismos filtradores que

necesitan un alto flujo de agua se localizan sobre los arrecifes rocosos, organismos fitodetrívoros se encuentran en mayor abundancia en los bosques y la mayor cantidad de algas rojas se localizan fuera del bosque debido a la atenuación de luz dentro del bosque. Se observó también una gran variabilidad espacial de la comunidad bentónica, indicando la importancia de variables oceanográficas y variables de heterogeneidad de hábitat en definir la estructura de la comunidad bentónica, independientemente del ecosistema de que se trata, resaltando los patrones anidados entre la mesoescala y escalas más locales en la naturaleza.

Capítulo 6. Conclusiones

Los bosques de *Macrocystis pyrifera* actúan como ingenieros del ecosistema. Presentan menor variabilidad de temperatura en alta frecuencia y menores velocidades de corrientes que en los arrecifes rocosos.

La riqueza de especies de invertebrados no difiere entre bosques de *M. pyrifera* y arrecifes rocosos. La riqueza de invertebrados puede estar más vinculada a la heterogeneidad del hábitat, que a la presencia de *M. pyrifera*.

El rol de *M. pyrifera* como ingeniero de ecosistema, reduciendo corrientes, variaciones de temperatura, y luz que llega al fondo dentro de los bosques, tiene una respuesta en la estructuración de la comunidad bentónica.

La comunidad bentónica parece estar más influenciada por condiciones oceanográficas de pequeña escala, por la heterogeneidad del hábitat, y posiblemente por efectos tróficos, que por la presencia de bosques de *M. pyrifera*.

Lista de referencias

- Arkema, K. K., Reed, D. C., y Schroeter, S. C. (2009). Direct and indirect effects of giant kelp determine benthic community structure and dynamics. *Ecology*, 90(11), 3126–37. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19967868>.
- Arteaga-Ríos, L. D., Carrillo-Laguna, J., Belmar-Pérez, J., y Guzman del Proo, S. A. (2007). Post-larval settlement of California spiny lobster *Panulirus interruptus* in Bahía Tortugas, Baja California and its relationship to the commercial catch. *Fisheries Research*, 88(1-3), 51–55. doi:10.1016/j.fishres.2007.07.007.
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., y Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169–193. doi:10.1890/10-1510.1
- Bates, A. E., Hilton, B. J., y Harley, C. D. G. (2009). Effects of temperature, season and locality on wasting disease in the keystone predatory sea star *Pisaster ochraceus*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 86, 245–251. doi:10.3354/dao02125
- Beas-Luna, R., y Ladah, L. B. (2014). Latitudinal, seasonal, and small-scale spatial differences of the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, and an herbivore at their southern range limit in the northern hemisphere. *Botanica Marina*, 57(2), 73–83. doi:10.1515/bot-2013-0114
- Bodkin, J. L. (1988). Effects of kelp forest removal on associated fish assemblages in central California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 117(3), 227–238. doi:10.1016/0022-0981(88)90059-7
- Bouma, T. J., Olenin, S., Reise, K., y Ysebaert, T. (2009). Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgoland Marine Research*, 63(1), 95–106. doi:10.1007/s10152-009-0146-y
- Byrnes, J., Stachowicz, J. J., Hultgren, K. M., Randall Hughes, a, Olyarnik, S. V, y Thornber, C. S. (2006). Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters*, 9(1), 61–71. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00842.x
- Cavanaugh, K., Kendall, B., Siegel, D., Reed, D. C., Alberto, F., y Assis, J. (2013). Synchrony in dynamics of giant kelp forests is driven by both local recruitment and regional environmental controls. *Ecology*, 2, 499–509.
- Clark, R. P., Edwards, M. S., y Foster, M. S. (2004). Effects of shade from multiple kelp canopies on an understory algal assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 267(February), 107–119. doi:10.3354/meps267107

- Clarke, K., y Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92, 205–219. doi:10.3354/meps092205
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Clarke, K. R., y Gorley, R. N. (2006). PRIMER version 6: user manual/tutorial. *PRIMER-E, Plymouth, UK*, 192.
- Clarke, K. R., y Warwick, R. M. (2001). An approach to statistical analysis and interpretation. *Change in Marine Communities*, 2.
- Cowen, R. K. (1983). The effects of sheephead (*Semicossyphus pulcher*) predation on red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) populations: an experimental analysis. *Oecologia*, 58(2), 249–255. doi:10.1007/BF00399225
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97, 153–166. doi:10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x
- Dayton, P. (1985). Ecology of kelp communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1985), 215–245. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/10.2307/2097048>
- Dayton, P. K., Tegner, M. J., Paul E., P., y Peter B., E. (1992). Temporal and Spatial Patterns of Disturbance and Recovery in a Kelp Forest Community. *Ecological Monographs*, 62(3), 421–445.
- Dayton, P., Tegner, M., Edwards, P. B., y Riser, K. L. (1998). Sliding baselines, ghosts, and reduced expectations in kelp forest communities. *Measuring Ecological Trends*, 8(May), 309–322. Recuperado de [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0309:SBGARE\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/1051-0761(1998)008[0309:SBGARE]2.0.CO;2)
- Duggins, D. O., Eckman, J. E., y Sewell, A. T. (1990). Ecology of understory kelp environments. II. Effects of kelps on recruitment of benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 143(1-2), 27–45. doi:10.1016/0022-0981(90)90109-P
- Dustan, P., Doherty, O., y Pardede, S. (2013). Digital reef rugosity estimates coral reef habitat complexity. *PloS One*, 8(2), e57386. doi:10.1371/journal.pone.0057386
- Eckman, J. E., y Duggins, D. O. (1993). Effects of flow speed on growth of benthic suspension feeders. *Biological Bulletin*, 185(June), 28–41. Recuperado de <http://search.proquest.com.ezproxy.library.uvic.ca/docview/16879024?accountid=14846>
<http://vf4fv6vv3q.search.serialssolutions.com/directLink?yatitle=Effects+of+flo>

w+speed+on+growth+of+benthic+suspension+feedersyauthor=Eckman,+JE;Duggin
s,+DOyissn=00063185

Edgar, G. J., Barrett, N. S., Morton, A. J., y Samson, C. R. (2004). Effects of algal canopy clearance on plant, fish and macroinvertebrate communities on eastern Tasmanian reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312(1), 67–87. doi:10.1016/j.jembe.2004.06.005

Edwards, M., y Estes, J. (2006). Catastrophe, recovery and range limitation in NE Pacific kelp forests: a large-scale perspective. *Marine Ecology Progress Series*, 320, 79–87. Recuperado de https://www.com.univ-mrs.fr/~boudouresque/Publications_FLUC_2008_2009/Edwards_et_Estes_2006_MEPS.pdf

Edwards, M. S. (1998). Effects of long-term kelp canopy exclusion on the abundance of the annual alga *Desmarestia ligulata* (Light F). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 228, 309–326. doi:10.1016/S0022-0981(98)00046-X

Edwards, M. S., y Hernández-Carmona, G. (2005). Delayed recovery of giant kelp near its southern range limit in the North Pacific following El Niño. *Marine Biology*, 147(1), 273–279. doi:10.1007/s00227-004-1548-7

Espinosa-Carreón, T. L., Gaxiola-Castro, G., Pacheco-Robles, María, J., y Nájera-Martínez, S. (2001). Temperatura, salinidad, nutrientes y clorofila a en aguas costeras de la ensenada del sur de California. *Ciencias Marinas*, 27, 397–422.

Filonov, A., Lavín, M. F., Ladah, L. B., y Tereshchenko, I. (2014). Spatial variability of internal waves in an open bay with a narrow steep shelf in the Pacific off NW Mexico. *Continental Shelf Research*, 78, 1–15. doi:10.1016/j.csr.2014.01.015

Foster, M. S., Reed, D. C., Carr, M. H., Dayton, P. K., Malone, D. P., Pearse, J. S., y Rogers-, L. (2013). Kelp Forests in California. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 39, 115–132.

Foster, M., y Schiel, D. (2010). Loss of predators and the collapse of southern California kelp forests (?): alternatives, explanations and generalizations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 393(1-2), 59–70. doi:10.1016/j.jembe.2010.07.002

Foster, M., y Vanblaricom, G. (2001). Spatial variation in kelp forest communities along the Big Sur coast of central California, USA. *Cryptogamie Algologie*, 22(2), 173–186. Recuperado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0181156801010546>

Gaylord, B., Nickols, K., y Jurgens, L. (2012). Roles of transport and mixing processes in kelp forest ecology. *The Journal of Experimental Biology*, 215(Pt 6), 997–1007. doi:10.1242/jeb.059824

- Gaylord, B., Rosman, J., Reed, D., Koseff, J. R., Fram, J., MacIntyre, S., Mardian, B. (2007). Spatial patterns of flow and their modification within and around a giant kelp forest. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 1838–1852. Recuperado de http://wap.aslo.org/lo/toc/vol_52/issue_5/1838.pdf
- Gómez-Valdéz, J. (1983). Estructura Hidrográfica Promedio Frente a Baja California. *Ciencias Marinas*, 9(2), 75–86.
- Graham, M. (2004). Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems*, 7(4), 341–357. doi:10.1007/s10021-003-0245-6
- Graham, M. H., Dayton, P. K., y Erlandson, J. M. (2003). Ice ages and ecological transitions on temperate coasts. *Trends in Ecology y Evolution*, 18(1), 33–40. doi:10.1016/S0169-5347(02)00006-X
- Graham, M. H., Harrold, C., Lisin, S., Light, K., Watanabe, J. M., y Foster, M. S. (1997). Population dynamics of giant kelp *Macrocystis pyrifera* along a wave exposure gradient. *Marine Ecology Progress Series*. doi:10.3354/meps148269
- Graham, M., Halpern, B., y Carr, M. (2008). Diversity and Dynamics of California Subtidal Kelp Forests. In O. U. Press (Ed.), *Food Webs and the Dynamics of Marine Reefs* (pp. 103–134). New York.
- Guiry, M. D., y Guiry, G. M. (2015). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway.
- Guiry, M. D., y Guiry, G. 2. (2008). AlgaeBase. *AlgaeBase*. Recuperado el 22 de febrero de 2015, de www.algaebase.org
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Byers, J. E., Crooks, J. A., Lambrinos, J. G., y Talley, T. S. (2011). Physical ecosystem engineers and the functioning of estuaries and coasts. In *Treatise on Estuarine and Coastal Science* (Vol. 7, pp. 53–82). Waltham: Academic Press. doi:10.1016/b978-0-12-374711-2.00705-1
- Halpern, B. S., Cottenie, K., y Broitman, B. R. (2006). Strong Top-Down Control in Southern California Kelp Forest Ecosystems. *Science*, 312(May), 1230–1232. doi:10.1126/science.1128613
- Harrold, C., y Pearse, J. S. (1987). The ecological role of echinoderms in kelp forests. In *Echinoderm studies* (pp. 137–233).
- Harrold, C., y Reed, D. C. (1985). Food Availability, Sea Urchin Grazing, and Kelp Forest Community Structure. *Ecology*, 66(4), 1160. doi:10.2307/1939168
- Hastings, A., Byers, J. E., Crooks, J. A., Cuddington, K., Jones, C. G., Lambrinos, J. G., Talley, T. S. y Wilson, W. G. (2007). Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters*, 10(2), 153–64. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00997.x

- Hatvig, C., Norderhaug, K. M., y Fredriksen, S. (2009). Macrophytes as habitat for fauna. *Marine Ecology Progress Series*, 396, 221–233. doi:10.3354/meps08444
- Hewson, I., Button, J. B., Gudenkauf, B. M., Miner, B., Newton, A. L., Gaydos, J. K., Wynne, J., Groves, C. L., Hendler, G., Murray, M., Fradkin, S., Breitbart, M., Fahsbender, E., Lafferty, K. D., Kilpatrick, A. M., Miner, C. M., Raimondi, P., Lahner, L., Friedman, C. S., Daniels, S., Haulena, M., Marliave, J., Burge, C. A., Eisenlord, M. E. y Harvell, C. D. (2014). Densovirus associated with sea-star wasting disease and mass mortality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(48), 17278-17283.
- Jackson, G. A. (1984). Internal Wave Attenuation by Coastal Kelp Stands. *Journal of Physical Oceanography*, 14, 1300–1306. doi:10.1175/1520-0485(1984)014<1300:IWABCK>2.0.CO;2
- Jackson, G. A. (1987). Modelling the growth and harvest yield of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Biology*, 624, 611–624. Recuperado de <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00393105>
- Jackson, G. A., y Winant, C. D. (1983). Effect of a kelp forest on coastal currents. *Continental Shelf Research*, 2(1), 75–80.
- Jones, C. G., Gutiérrez, J. L., Byers, J. E., Crooks, J. a., Lambrinos, J. G., y Talley, T. S. (2010). A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos*, 119(12), 1862–1869. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18782.x
- Jones, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7), 1946–1957.
- Jones, C., Lawton, J., y Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69(3), 373–386. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/10.2307/3545850>
- Konar, B., Edwards, M. S., y Estes, J. A. (2013). Biological interactions maintain the boundaries between kelp forests and urchin barrens in the Aleutian Archipelago. *Hydrobiologia*, 724(1), 91–107. doi:10.1007/s10750-013-1727-y
- Konar, B., y Estes, J. A. (2003). The stability of boundary regions between kelp beds. *Ecology*, 84(1), 174–185.
- Konotchick, T., Parnell, P. E., Dayton, P. K., y Leichter, J. J. (2012). Vertical distribution of *Macrocystis pyrifera* nutrient exposure in southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 106, 85–92. doi:10.1016/j.ecss.2012.04.026
- Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., y Warfe, D. M. (2012). Habitat complexity: Approaches and future directions. *Hydrobiologia*, 685, 1–17. doi:10.1007/s10750-011-0974-z

- Ladah, L. B., Filonov, A., Lavín, M. F., Leichter, J. J., Zertuche-González, J. A., y Pérez-Mayorga, D. M. (2012). Cross-shelf transport of sub-thermocline nitrate by the internal tide and rapid (3–6h) incorporation by an inshore macroalga. *Continental Shelf Research*, 42, 10–19. doi:10.1016/j.csr.2012.03.010
- Ladah, L. B., Tapia, F. J., Pineda, J., y López, M. (2005). Spatially heterogeneous, synchronous settlement of *Chthamalus* spp. larvae in northern Baja California.
- Ladah, L. B., y Zertuche-González, J. A. (2004). Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) survival in deep water (25–40 m) during El Niño of 1997–1998 in Baja California, Mexico. *Botanica Marina*, 47(5), 367–372.
- Ladah, L. B., Zertuche-González, J. A., y Hernández-Carmona, G. (1999). Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*, *Phaeophyceae*) recruitment near its southern limit in Baja California after mass disappearance during ENSO 1997–1998. *Journal of Phycology*, 35, 1106–1112. Recuperado de <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1529-8817.1999.3561106.x/abstract>
- Lorentsen, S., Sjøtun, K., y Grémillet, D. (2010). Multi-trophic consequences of kelp harvest. *Biological Conservation*, 143(9), 2054–2062. doi:10.1016/j.biocon.2010.05.013
- Luckhurst, B., y Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49(4), 317–323. doi:10.1007/BF00455026
- Lynn, R. J., y Simpson, J. J. (1987). The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *Of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*, 92(C12), 12947–12966.
- Mateos, E., Marinone, S. G., y Parés-Sierra, A. (2009). Towards the numerical simulation of the summer circulation in Todos Santos Bay, Ensenada, B.C. Mexico. *Ocean Modelling*, 27(1-2), 107–112. doi:10.1016/j.ocemod.2008.11.002
- McArthur, M. A., Brooke, B. P., Przeslawski, R., Ryan, D. a., Lucieer, V. L., Nichol, S., McCallum, A. W., Mellin, C., Cresswell, I. D. y Radke, L. C. (2010). On the use of abiotic surrogates to describe marine benthic biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 88, 21–32. doi:10.1016/j.ecss.2010.03.003
- McPhee-Shaw, E. E., Siegel, D. A., Washburn, L., Brzezinski, M. A., Jones, J. L., Leydecker, A., y Melack, J. (2007). Mechanisms for nutrient delivery to the inner shelf: Observations from the Santa Barbara Channel. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 1748–1766. doi:10.4319/lo.2007.52.5.1748
- O'Connor, K. C., y Anderson, T. W. (2010). Consequences of habitat disturbance and recovery to recruitment and the abundance of kelp forest fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 386(1-2), 1–10. doi:10.1016/j.jembe.2010.01.016

- Palleiro-Nayar, J. S., Sosa-Nishizaki, O., y Montaño-Moctezuma, G. (2011). Importancia del sustrato y la presencia de adultos en el reclutamiento del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en Baja California. *Ciencias*, 37(1), 59–70.
- Parnell, P. E., Dayton, P. K., Lennert-Cody, C. E., Rasmussen, L. L., y Leichter, J. J. (2006). Marine reserve design: optimal size, habitats, species affinities, diversity, and ocean microclimate. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 16(3), 945–62. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16826994>
- Parnell, P., Miller, E., Lennert-Cody, C. E., Dayton, P. K., Carter, M. L., y Stebbins, T. D. (2010). The response of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) in southern California to low-frequency climate forcing. *Limnology and Oceanography*, 55(6), 2686–2702. doi:10.4319/lo.2010.55.6.2686
- Pineda, J. (1991). Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science*, 253, 548–549. doi:10.1126/science.253.5019.548
- Pondella, D. J., Gintert, B. E., Cobb, J. R., y Allen, L. G. (2005). Biogeography of the nearshore rocky-reef fishes at the southern and Baja California islands. *Journal of Biogeography*, 32, 187–201. Recuperado de <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2699.2004.01180.x/full>
- Reed, D. C., y Foster, M. S. (1984). The Effects of Canopy Shadings on Algal Recruitment and Growth in a Giant Kelp Forest. *Ecology*, 65(3), 937–948.
- Rees, M. J., Jordan, A., Price, O. F., Coleman, M. A., y Davis, A. R. (2014). Abiotic surrogates for temperate rocky reef biodiversity: implications for marine protected areas. *Diversity and Distributions*, 20(3), 284–296. doi:10.1111/ddi.12134
- Rosman, J. H., Denny, M. W., Zeller, R. B., Monismith, S. G., y Koseff, J. R. (2013). Interaction of waves and currents with kelp forests (*Macrocystis pyrifera*): Insights from a dynamically scaled laboratory model. *Limnol. Oceanogr*, 58(3), 790–802. doi:10.4319/lo.2013.58.3.0790
- Rosman, J. H., Koseff, J. R., Monismith, S. G., y Grover, J. (2007a). A field investigation into the effects of a kelp forest (*Macrocystis pyrifera*) on coastal hydrodynamics and transport. *Journal of Geophysical Research*, 112, 1–16. doi:10.1029/2005JC003430
- Sala, E., y Graham, M. H. (2002). Community-wide distribution of predator-prey interaction strength in kelp forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(6), 3678–83. doi:10.1073/pnas.052028499
- Santelices, B., y Ojeda, F. (1984). Effects of canopy removal on the understory algal community structure of coastal forests of *Macrocystis pyrifera* from southern South

America. *Marine Ecology - Progress Series*, 14(January), 165–173. Recuperado de <http://www.int-res.com/articles/meps/14/m014p165.pdf>

Schiel, D. R., Andrew, N. L., y Foster, M. S. (1995). The structure of subtidal algal and invertebrate assemblages at the Chatham Islands, New Zealand. *Marine Biology*, 123(2), 355–367. doi:10.1007/BF00353627

SEPESCA-BC, Secretaria de pesca y Acuicultura de Baja California (2011). *Carta Estatal Pesquera*. Ensenada, Baja California.

Sgarlatta, M. P. (2015). *Análisis de la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de peces de arrecifes rocosos y de bosques de macroalgas de Baja California, México*. Tesis de maestría en ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 83p.

Smale, D., Kendrick, G., Waddington, K. I., Van Niel, K. P., Meeuwing, J. J., y Harvey, E. S. (2010). Benthic assemblage composition on subtidal reefs along a latitudinal gradient in Western Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86, 83 – 92. Recuperado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0272771409004892>

Steneck, R. S., Graham, M. H., Bourque, B. J., Corbett, D., Erlandson, J. M., Estes, J. A., y Tegner, M. J. (2002). Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation*, 29(04), 436–459. doi:10.1017/S0376892902000322

Sueiro, M. C., Bortolus, A., y Schwindt, E. (2010). Habitat complexity and community composition: relationships between different ecosystem engineers and the associated macroinvertebrate assemblages. *Helgoland Marine Research*, 65(4), 467–477. doi:10.1007/s10152-010-0236-x

Tegner, M. J., y Dayton, P. K. (1981). Population Structure, Recruitment and Mortality of Two Sea Urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a Kelp Forest. *Marine Ecology Progress Series*, 5, 255–268. doi:10.3354/meps005255

Tegner, M. J., Dayton, P. K., Edwards, P. B., y Riser, K. L. (1996). Is there evidence for long-term climatic change in southern California kelp forests? *CalCOFI Reports* 37: 111-126.

Tegner, M. J., y Dayton, P. K. (2000). Ecosystem effects of fishing in kelp forest communities. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 579–589. doi:10.1006/jmsc.2000.0715

Tegner, M. J., y Levin, L. A. (1983). Spiny lobsters and sea urchins: Analysis of a predator-prey interaction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 73(2), 125–150. doi:10.1016/0022-0981(83)90079-5

- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., y Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79–92. doi:10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Torres-Moye, G., Edwards, M. S., y Montaña-Moctezuma, C. G. (2013). Estructura de la comunidad bentónica en los bosques de macroalgas de la cuenca del Sur de California. *Ciencias Marinas*, 39(3), 239–252.
- Troell, M., Robertson-Andersson, D., Anderson, R. J., Bolton, J. J., Maneveldt, G., Halling, C., y Probyn, T. (2006). Abalone farming in South Africa: An overview with perspectives on kelp resources, abalone feed, potential for on-farm seaweed production and socio-economic importance. *Aquaculture*, 257(1-4), 266–281. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.02.066
- Ugland, K., Gray, J., y Ellingsen, K. (2003). The species–accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, 72, 888–897. Recuperado de <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2656.2003.00748.x/full>
- Underwood, A. J. (1997). *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Wildish, D., y Kristmanson, D. (2005). *Benthic suspension feeders and flow*. Cambridge University Press.

Anexos

Anexo 1

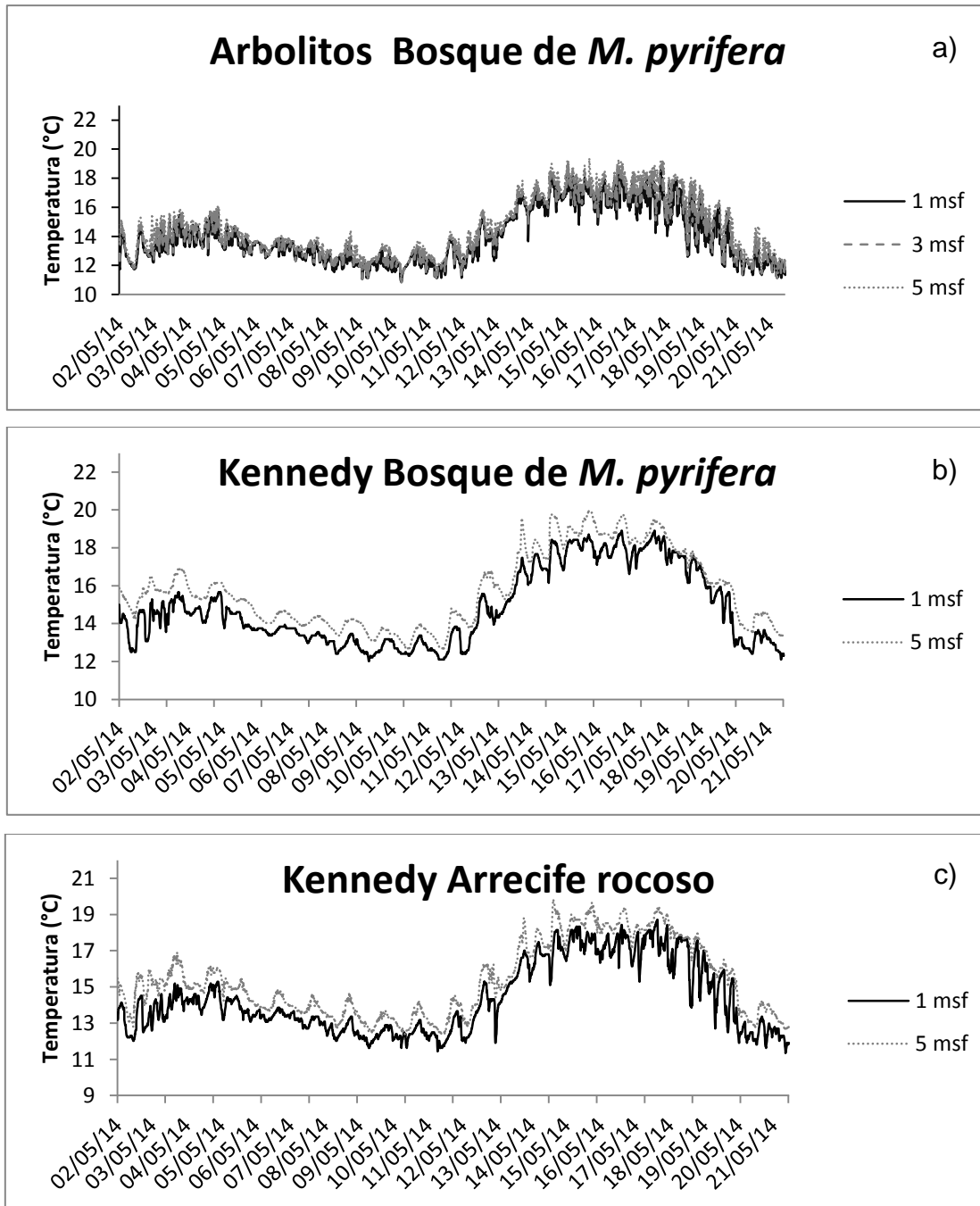


Figura 26. Temperatura de la columna de agua en a) Arbolitos, bosque de *M. pyrifera*, b) Kennedy bosque de *M. pyrifera* y c) Kennedy arrecife rocoso. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.

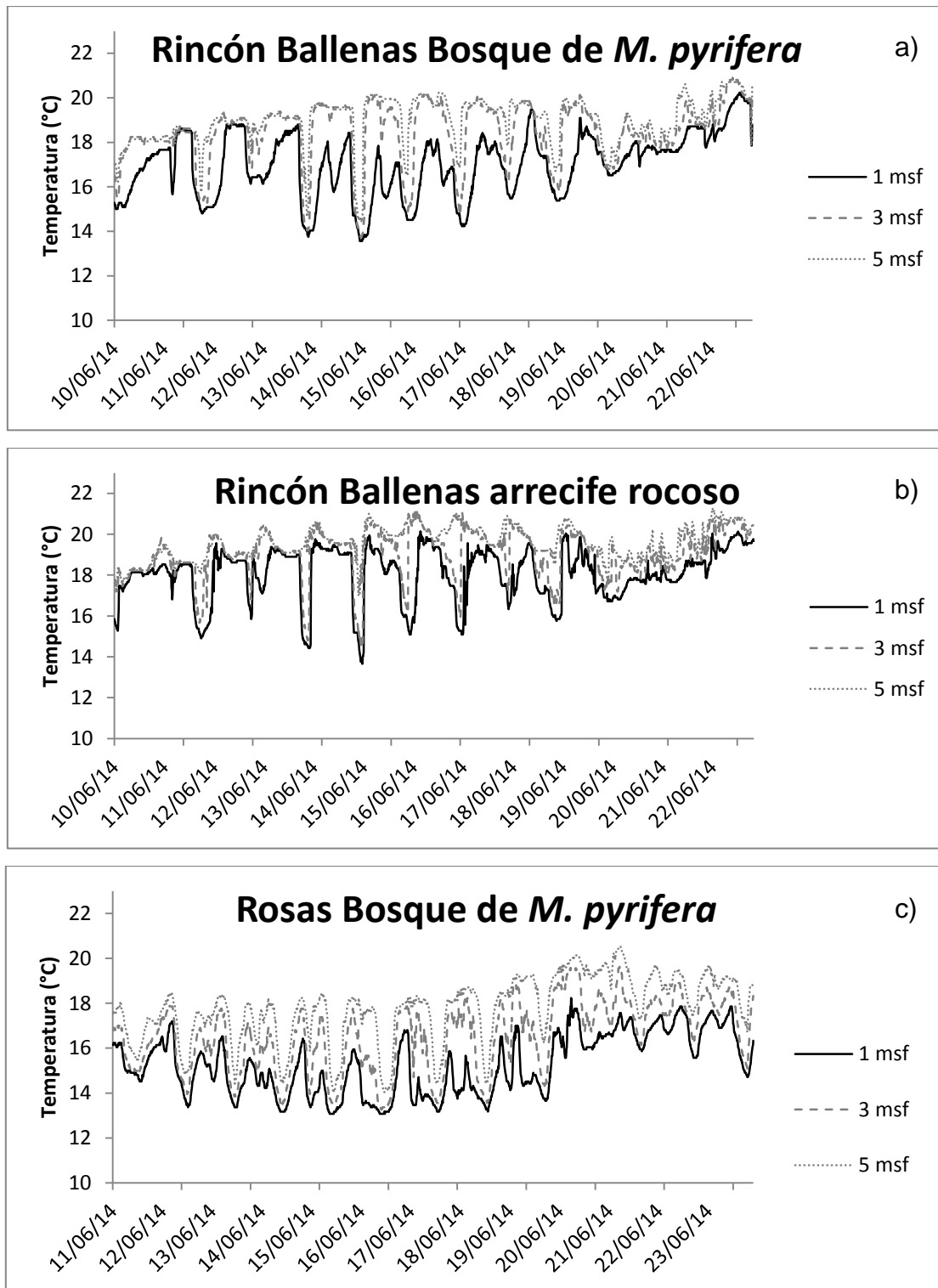


Figura 27. Temperatura de la columna de agua en a) Rincón de Ballenas, bosque de *M. pyrifera*, b) Rincón de Ballenas arrecife rocoso y c) las Rosas bosque de *M. pyrifera*. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.

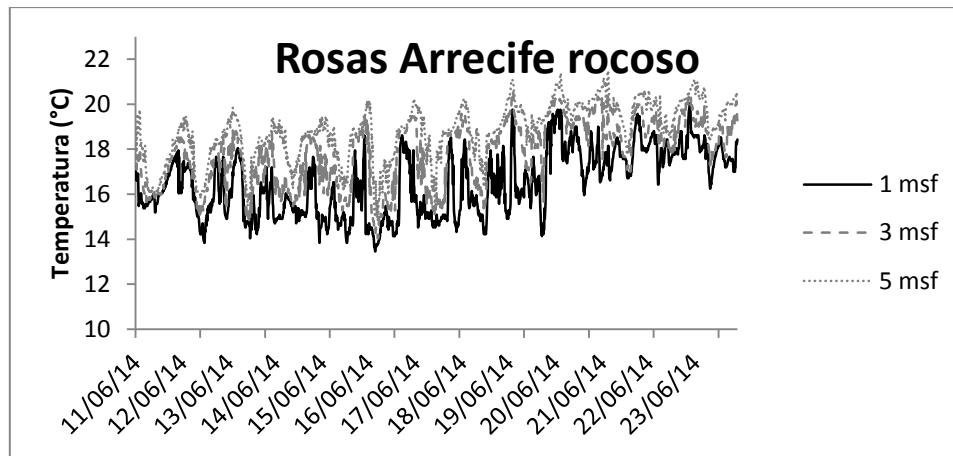


Figura 28. Las Rosas arrecife rocoso. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.

Anexo 2

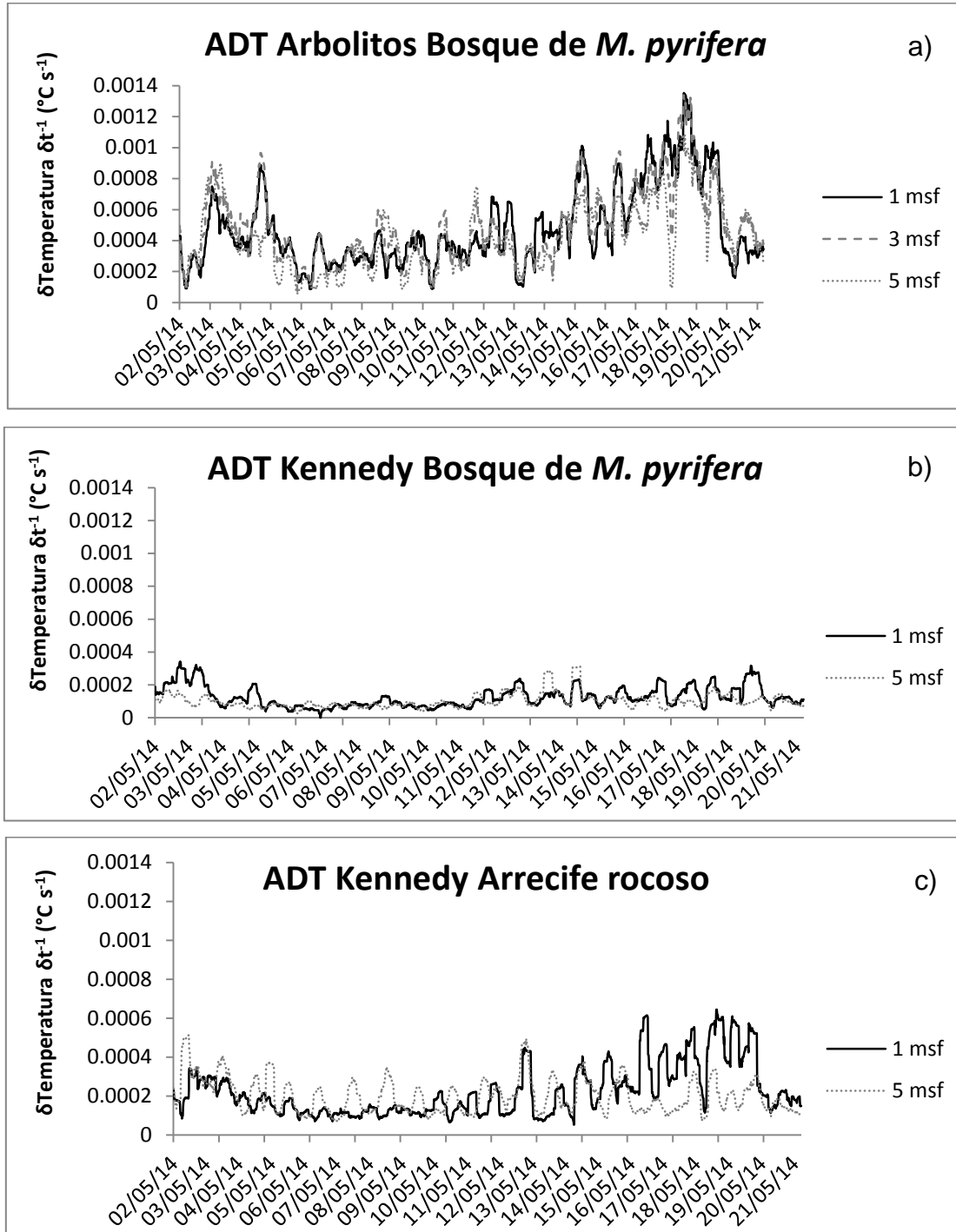


Figura 29. ADT en a) Arbolitos bosque de *M. pyrifera*, b) Kennedy bosque *M. pyrifera* y c) Kennedy arrecife rocoso. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.

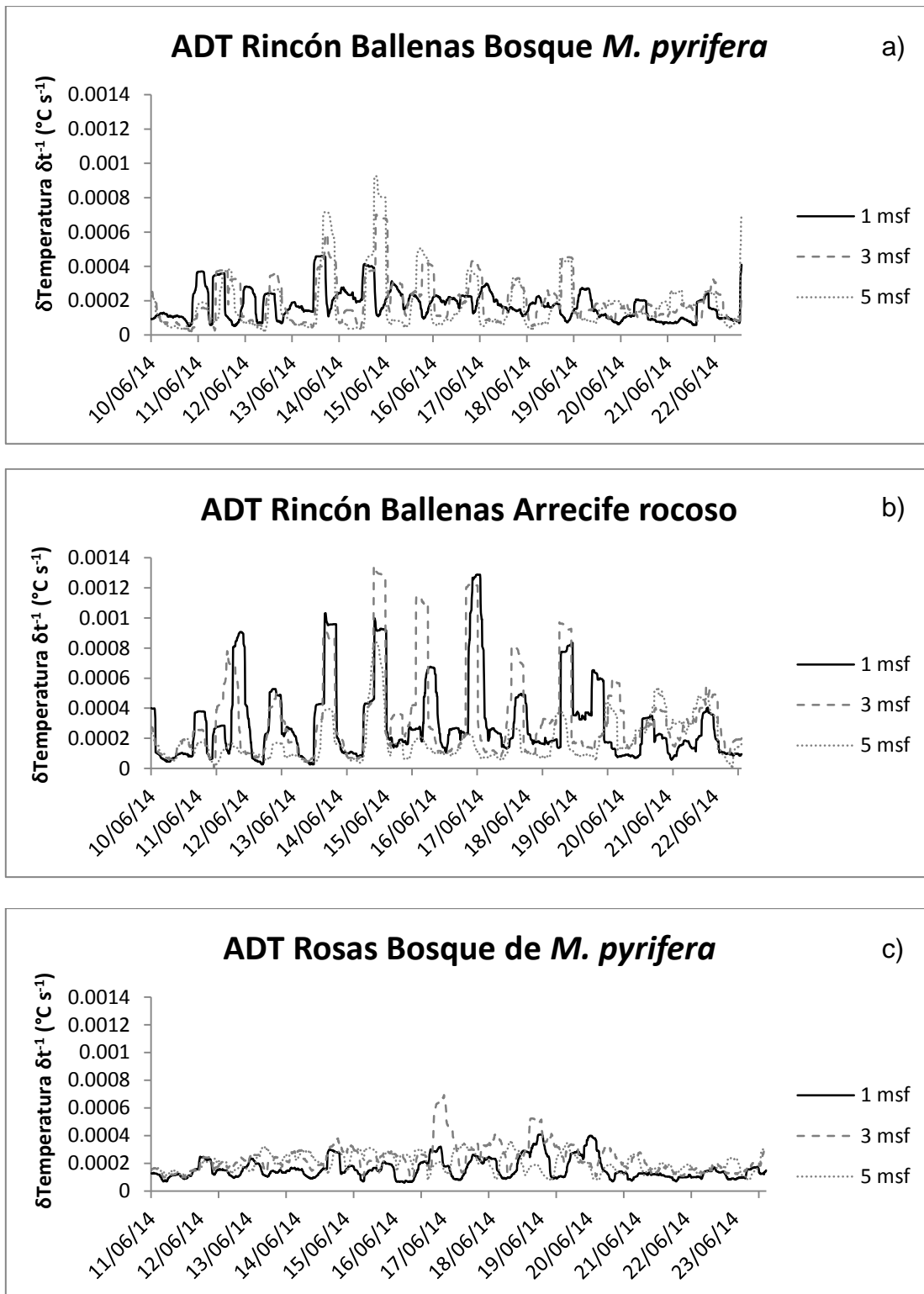


Figura 30. ADT de la columna de agua en a) Rincón de Ballenas bosque de *M. pyrifera*, b) Rincón de Ballenas arrecife rocoso y c) las Rosas bosque de *M. pyrifera*. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf

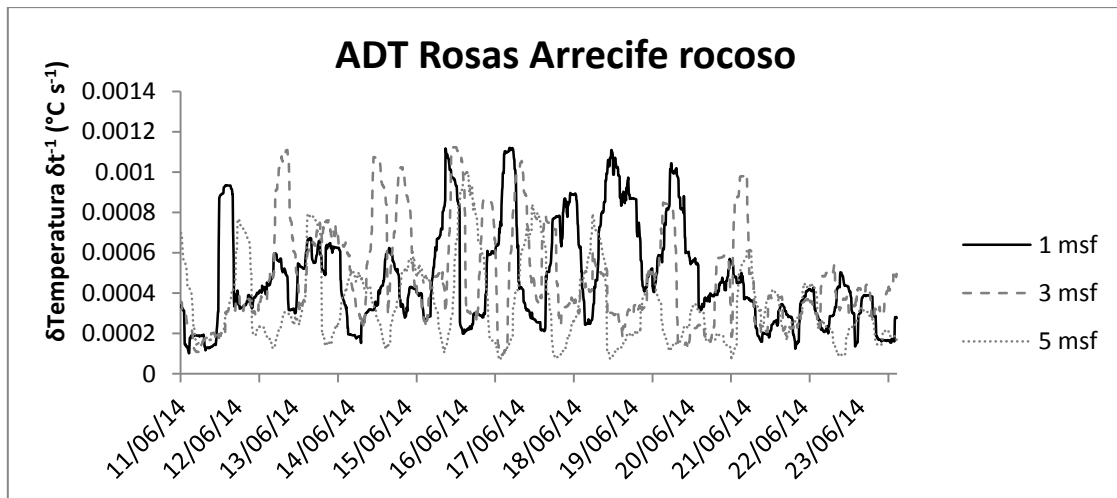


Figura 31. ADT en las Rosas arrecife rocoso. Las diferentes líneas corresponden a la profundidad del sensor en metros sobre el fondo (msf), 1 msf, 3 msf y 5 msf.

Anexo 3

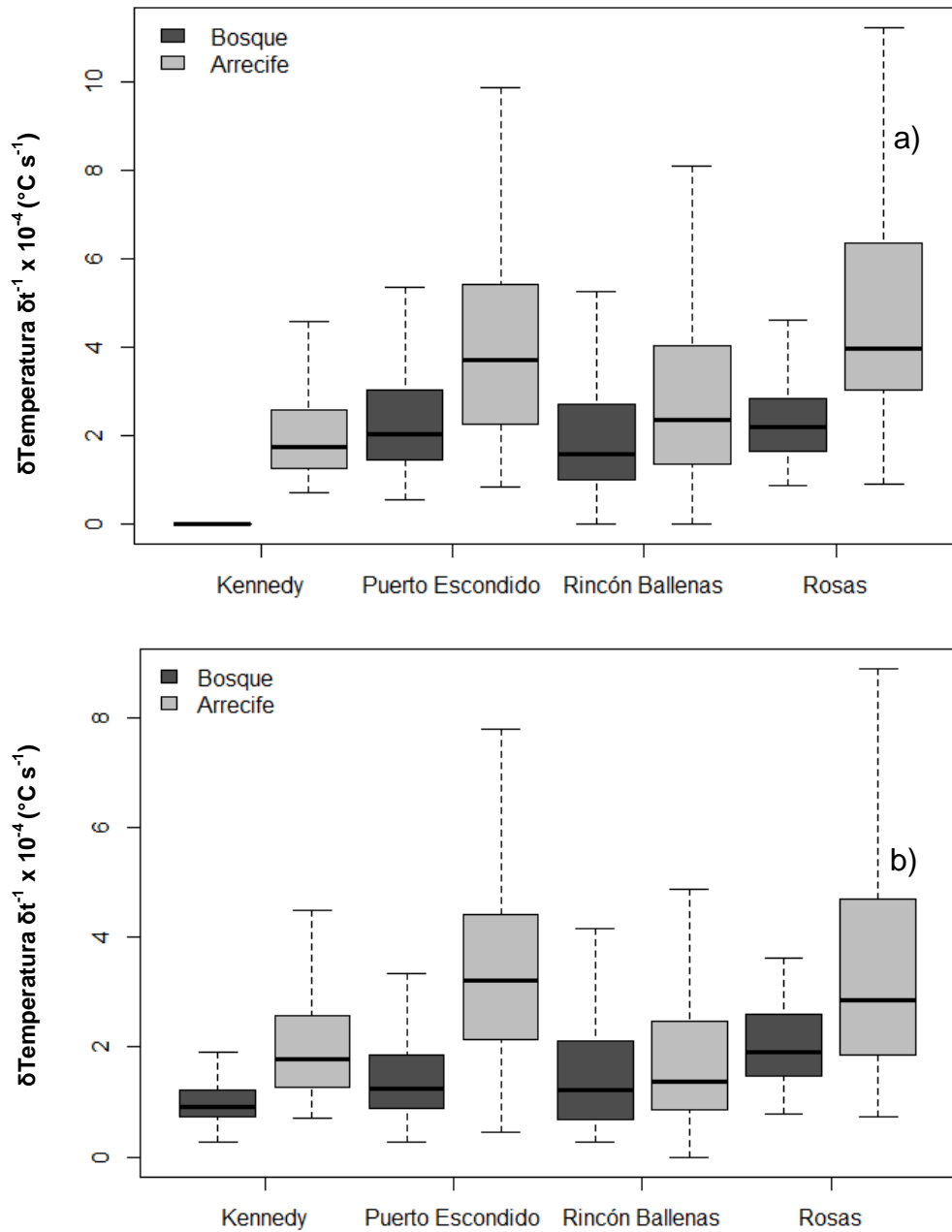


Figura 32. Diagrama de cajas de la ADT en todas las localidades a a) 3 y b) 5 metros sobre el fondo (msf) en los dos tipos de ecosistemas y en cada localidades.

Anexo 4

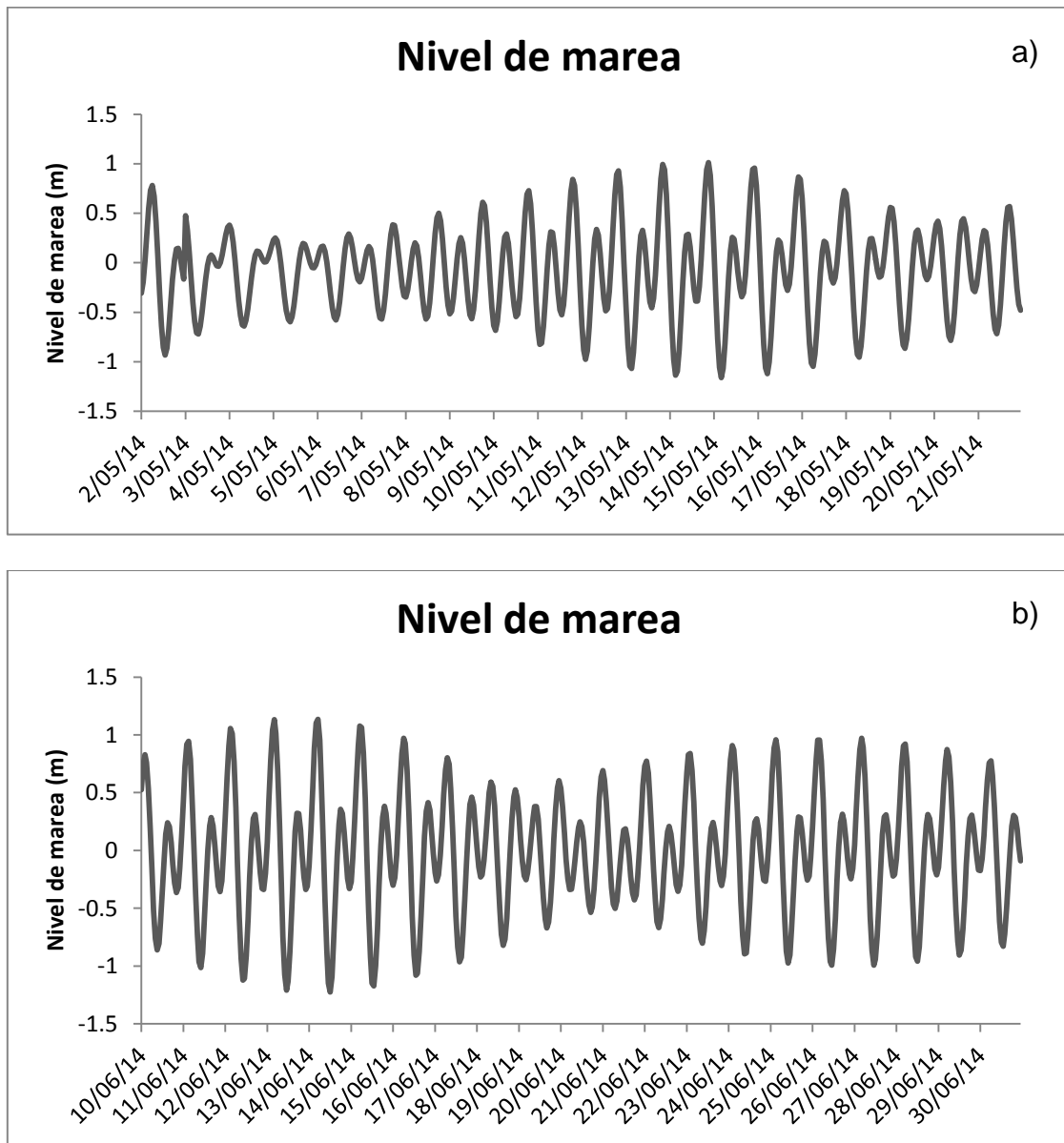


Figura 33. Nivel de marea, a) del 1 al 21 de mayo de 2014 y b) del 10 al 30 de junio (Datos del Laboratorio de nivel del mar, CICESE, <http://redmar.cicese.mx>).