

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



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

**El papel de la depredación sobre *Pocillopora* en comunidades
arrecifales de Baja California Sur y su relación con el estado
de protección**

Tesis

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

Presenta:

Rubén Rodríguez Hinojal

Ensenada, Baja California, México

2015

Tesis defendida por

Rubén Rodríguez Hinojal

y aprobada por el siguiente comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Director del Comité

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Miembro del Comité

Dra. Lydia Betty Ladah

Miembro del Comité

Dra. Carmen Guadalupe Paniagua Chávez

Miembro del Comité

Dr. David Alberto Rivas Camargo

*Coordinador del Programa de
Posgrado en Ecología Marina*

Dr. Jesús Favela Vara

Director de Estudios de Posgrado

Enero, 2015

Resumen de la tesis que presenta Rubén Rodríguez Hinojal como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

El papel de la depredación sobre *Pocillopora* en comunidades arrecifales de Baja California Sur y su relación con el estado de protección

Resumen elaborado por:

Rubén Rodríguez Hinojal

La depredación es un proceso natural que puede ocasionar cambios en los ecosistemas coralinos. *Pocillopora*, el coral más abundante de Baja California Sur, se ve constantemente afectada por este proceso. Se identificaron con base en la bibliografía los depredadores potenciales presentes en la zona y se realizaron 141 transectos en 34 sitios de tres localidades: La Paz, Cabo Pulmo y Cabo San Lucas, para evaluar su densidad poblacional. Con el fin de comparar los cambios temporales, se hicieron expediciones en mayo y noviembre de 2013. Dichas localidades fueron elegidas en función de su estado de protección con objeto de probar la hipótesis de que bajo un estado de protección estricto la abundancia de depredadores potenciales sería mayor y en consecuencia se reflejaría en las condiciones del coral *Pocillopora*. También se estimó el número de lesiones y cantidad de colonias de coral lesionadas. Asimismo se observaron los cambios en la abundancia relativa de los depredadores potenciales de *Pocillopora* en Cabo Pulmo desde que se declaró Parque Nacional en 1995 hasta la actualidad. Bajo un diseño experimental anidando el estado de protección a las localidades y a esto la temporada, se encontró que la abundancia relativa de peces potencialmente depredadores fue significativamente diferente a partir del estado de protección ($P < 0.01$) y también entre temporadas ($P = 0.014$). La diferencia en la abundancia relativa de los invertebrados potencialmente depredadores fue significativa en todos los casos. Excepto en mayo en La Paz para los invertebrados, la abundancia de coral no parece estar correlacionada con la de sus depredadores. Esto puede deberse al amplio espectro trófico de los depredadores y a que se compartan bajo un modelo de *Depredador Prudente*. No se observaron variaciones en las abundancias de los depredadores potenciales de coral en Cabo Pulmo desde la declaración de Parque Nacional a la fecha, posiblemente porque éstos no estaban siendo afectados por la pesca.

Palabras Clave: ***Pocillopora*, Depredación, Lesiones, Cabo Pulmo, Estado de Protección**

Abstract of the thesis presented by Rubén Rodríguez Hinojal as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Master in Sciences in Marine Ecology.

Role of predation on *Pocillopora* reef communities of Baja California Sur and its relationship with the protection status

Abstract by:

Rubén Rodríguez Hinojal

Predation is an ecological process of remarkable importance in coral ecosystems. The coral *Pocillopora* is the most abundant in Baja California Sur and it is constantly impacted by this process. Based on published sources we identified potential predators in the zone. We performed 141 transects in 34 places from three localities: La Paz, Cabo Pulmo and Cabo San Lucas, in order to evaluate their population densities. We sampled on May and November, 2013 to compare temporal changes. These localities were selected based on their status protection for testing the hypothesis that under a strict status protection the abundance of potential predators will be higher and in consequence this would reflect on the condition of the coral *Pocillopora*. Also we estimated the number of lesions and abundance of coral colonies injured. Additionally we observed changes of relative abundance of the potential predators of *Pocillopora* in Cabo Pulmo since the declaration as a National Park in 1995 to present. We tested the hypothesis following an experimental design in which we nested protection status and location and then with temporal changes, finding no significant differences among location but a significant difference on the relative abundance of fish potential predators among the status protection ($P < 0.01$) and also between sampling dates ($P = 0.014$). The differences in the relative abundance of the potential predators invertebrates was significant in all cases. Other than in May in La Paz for the invertebrates, the abundance of coral did not seem correlated with its predators. This may be due to the wide trophic spectrum of predators and perhaps because the predators perform as predicted by *Prudent Predator* model. No differences were found between coral predator abundances before and after Cabo Pulmo was declared as a National Park, perhaps because those coral predators were not affected by fishing.

Keywords: ***Pocillopora*, Predation, Lesions, Cabo Pulmo, Protection Status**

Dedicatoria

***A mis ejemplos de vida, mis abuelos, siempre vais conmigo.
Os quiero y os echo de menos.***

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada por darme la oportunidad de estudiar y trabajar en su centro, así como a todo el personal que aquí trabaja que siempre te reciben con total amabilidad e interés.

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT por otorgarme la beca (CVU 462583) y Beca Mixta 2013 -mzo2014 de movilidad Nacional (290748) para poder realizar mis estudios de maestría.

Al Dr. Calderón por su tiempo, su paciencia, sus comentarios y su interés en mi trabajo, gracias por dejarme pertenecer a su laboratorio y por la oportunidad de trabajar con usted.

A los miembros del comité, la Dra. Ladah por todo lo que he aprendido de ella, sus ideas, sus consejos, y sobre todo por su apoyo incondicional siempre animandome con todos los problemas que han surgido y siempre estando dispuesta a echar una mano en todo, gracias. Al Dr. Reyes por acogerme en La Paz, integrarme en su laboratorio y darme la oportunidad de trabajar con usted y con su equipo. A la Dra. Paniagua por recibirme siempre con la mayor amabilidad del mundo y darme consejos muy útiles para mi trabajo. También a la Dra. Solana que, aunque no era parte del comité, siempre me recibió para ayudarme con mis problemas de números. Así como a todos los profesores que he tenido a lo largo de la maestría los cuales han aportado tiempo y dedicación en mi formación.

Gracias muy especiales a tí, Malu por ser parte muy importante en mi vida, por animarme, ayudarme, calmarme, consentirme, cuidarme y sobre todo por, hacerme feliz junto a la co-autora de esta tesis Darwin porque haces mucha compañía cuando se tiene que trabajar, cuando se está solo y das mucha felicidad en nuestra familia. También a mi nueva familia por acogerme en ella Arturo, Lourdes, Arturillo y Nia.

A mis padres y mi hermana, por quererme, aguantarme y haberme hecho como soy,

por respetar mis decisiones y por estar a mi lado en todo momento, a Chico por animarme, por apoyarme, por venir hasta acá a pasar calor, por absolutamente todo, y a Miguel, Toyi, Ana, Migueltxu y al juguete que viene de camino.

A la gorda Isa, a mi chiquitina María y al yayo Yupi, por las risas, por lo agusto que se está a vuestro lado y por lo feliz que se vive con vosotros, os echo mucho de menos, me debeís muchos “colas”, os quiero mucho.

A mis amigos, porque aún en la distancia me dais las risas, la vida y el apoyo necesario para seguir con la fábrica de peces, venís a visitarme y sé que puedo contar con vosotros aunque no os vea tantísimo como a mí me gustaría José, Manu, Ina, Paul, Sergio, Tatis, Borja, Bort, Josué, Álvaro, Gus, Maus, Miguel, Luis, Marcelo, Pedro, Bea, Alber, Sora y Vicen, se os quiere chavales.

A mi Peruchas, Edgar, por todo lo que he aprendido contigo, la paciencia que has tenido ayudándome en todos mis problemas, por ser mi amigo y por los buenos ratos que hemos pasado juntos.

A las nuevas y geniales amistades hechas para siempre, en especial a Pau, Celi y Yama, y a todos los buenavibra que han hecho que estos 2 años sean de los mejores de mi vida Ceci, Rafa, Andrés, Meli, Anto, Fer, Shina, Laura, Andrea, Óscar, Monty, Gemma, Tere, Isa, Karens, Victor, Aideé, Juanma, Luz, Alma, Luis, Gerar, Anita los chicos del Tim's, Pelicarrones y Quimera Shaolin.

A la gente del laboratorio de Ecología Pesquera de la Zona Costera por sus comentarios, apoyo y reuniones tan prolíferas, así como por su gran ayuda en las salidas de campo, Paula, Gina, Jenny, Ceci, Andrea, Laura, Orion y Geo.

Y a la gente de La Paz por su hospitalidad, acogida y ayuda en los buceos y en la toma de datos Cocho, gracias por todo mano, Paco, Ollin, Alejandra, Nuria, Daniel y María.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español	iii
Resumen en inglés	iv
Dedicatoria	v
Agradecimientos	vi
Lista de figuras	x
Lista de tablas	xii
1. Introducción	1
2. Antecedentes	7
3. Justificación	11
4. Objetivos e Hipótesis	12
4.1. Objetivos	12
4.2. Hipótesis	12
5. Materiales y Métodos	13
5.1. Área de Estudio	13
5.1.1. Cabo Pulmo	13
5.1.2. La Paz	15
5.1.3. Los Cabos	16
5.2. Trabajo de Campo	17
5.2.1. Cobertura de Coral	18
5.2.2. Censos de Depredadores Potenciales	18
5.2.3. Muestreo Nocturno	19
5.2.4. Lesiones	19
5.2.5. Depredación Potencial	19
5.3. Análisis de Datos	20
5.3.1. Caracterización de los Depredadores Potenciales	20
5.3.2. Cobertura de Coral	20
5.3.3. Censos de Depredadores Potenciales	20
5.3.3.1. Muestreo de Depredadores Invertebrados Nocturno	21
5.3.3.2. Muestreo de Potenciales Depredadores	21
5.3.4. Lesiones	22
5.3.4.1. Correlación lineal	22
5.3.4.2. Prevalencia	22
5.3.4.3. Frecuencia de Ocurrencia	23
5.3.5. Depredación Potencial	24
5.3.5.1. Videos	24
5.3.6. Variación de poblaciones en Cabo Pulmo desde la declaratoria de Parque Nacional (1995) a la actualidad (2013)	25

Tabla de contenido (continuación)

6.	Resultados	27
6.1.	Caracterización Depredadores Potenciales	27
6.2.	Cobertura de Coral	27
6.3.	Censos de Depredadores Potenciales	28
6.3.1.	Muestreo de Depredadores Invertebrados Nocturno	28
6.3.2.	Correlación lineal	29
6.3.3.	ANOVA anidado	30
6.4.	Lesiones	32
6.4.1.	Correlación lineal	32
6.4.2.	Prevalencia	33
6.4.3.	Frecuencia de Ocurrencia	34
6.5.	Depredación Potencial	35
6.5.1.	Correlación lineal	35
6.5.2.	Censos de peces mediante cilindros	36
6.5.3.	Videos	37
6.6.	Variación de poblaciones en Cabo Pulmo desde la declaratoria de Par- que Nacional (1995) a la actualidad (2013)	38
6.6.1.	Corales	38
6.6.2.	Peces	39
6.6.3.	Invertebrados	40
7.	Discusiones	42
8.	Conclusiones	56
8.1.	Recomendaciones	57
	Lista de referencias	58

Lista de figuras

Figura		Página
1.	Colonias de <i>Pocillopora verrucosa</i>	1
2.	Distribución geográfica de <i>Pocillopora</i> (Australian Institute of Marine Science)	2
3.	Área de estudio	13
4.	Estimación del porcentaje de cobertura coralina en campo con el cuadrante posado junto al transecto	18
5.	Promedio de cobertura de <i>Pocillopora</i> en las localidades de estudio. Barras negras datos de mayo, barras blancas datos de noviembre. Se indica la desviación estándar	28
6.	Comparación de la densidad promedio de potenciales depredadores invertebrados entre el día y la noche. Se indica la desviación estándar	28
7.	Relación entre la cobertura coralina y la densidad de (a) peces potencialmente depredadores, (b) invertebrados potencialmente depredadores en Cabo Pulmo en mayo (triángulos negros) y noviembre (triángulos rojos), (c) peces potencialmente depredadores y (d) invertebrados potencialmente depredadores en La Paz en mayo y noviembre. Se representa con línea negra la línea de tendencia de mayo y línea roja la línea de tendencia de noviembre.	29
8.	Relación entre la cobertura coralina y la densidad de (a) peces potencialmente depredadores y (b) invertebrados potencialmente depredadores en Los Cabos	30
9.	Relación entre el número de lesiones/porcentaje de cobertura coralina y la densidad de los depredadores en las localidades: (a) peces en Cabo Pulmo, (b) invertebrados en Cabo Pulmo, (c) peces en La Paz e (d) invertebrados en La Paz	33
10.	Prevalencia por localidad: (a) colonias sanas (barras negras), lesionadas (barras blancas) y totales en las localidades de estudio y, (b) porcentajes de prevalencia presentados para cada especie	34
11.	Prevalencia de lesiones de cada especie. Se muestra por orden descendente del porcentaje presentado para Cabo Pulmo (Pcap: <i>P. capitata</i> , Pdam: <i>P. damicornis</i> , Pefu: <i>P. effusus</i> , Peyd: <i>P. eydouxi</i> , Pinf: <i>P. inflata</i> , Pmea: <i>P. meandrina</i> y Pver: <i>P. verrucosa</i>)	35
12.	Ocurrencia relativa de las lesiones para cada especie	36
13.	Ocurrencia relativa de las lesiones en las distintas localidades	36
14.	Relación entre la cobertura coralina y el número de “aproximaciones” (m^{-2}) en (a) Cabo Pulmo, (b) La Paz, (c) Los Cabos y (d) totales. Se representa con línea negra la línea de tendencia de mayo y línea roja la línea de tendencia de noviembre.	37

Lista de figuras (continuación)

Figura	Página
15. Número de aproximaciones por minuto de cada especie	38
16. Número de aproximaciones de cada especie en cada localidad	38
17. Variación de las anomalías de los porcentajes de cobertura coralina desde la declaración de Parque Nacional hasta noviembre de 2013 para: (a) <i>Pocillopora verrucosa</i> y (b) cobertura total de coral. Se representa con líneas rojas el límite de una desviación estándar tanto positiva como negativa. . .	39
18. Variación de las anomalías de las densidades de peces desde la declaración de Parque Nacional hasta noviembre de 2013 para: (a) <i>Arothron meleagris</i> , (b) <i>Sufflamen verres</i> y (c) densidad total de peces. Se representa con líneas rojas el límite de una desviación estándar tanto positiva como negativa.	40
19. Variación de las anomalías de las densidades de invertebrados desde la declaración de Parque Nacional hasta noviembre de 2013 para: (a) <i>Eucidaris thouarsii</i> , (b) <i>Pharia pyramidata</i> y (c) densidad total de invertebrados. Se representa con líneas rojas el límite de una desviación estándar tanto positiva como negativa.	41

Lista de tablas

Tabla		Página
1.	Número de sitios monitoreados en cada localidad y temporada. Número de transectos realizados para cada factor de medición, entre paréntesis la superficie que se abarca. La última columna indica el número de videos realizados y, entre paréntesis el tiempo de grabación total .	17
2.	Listado de individuos potencialmente depredadores de <i>Pocillopora</i> presentes en Baja California Sur. Se indica la familia, especie, si se observó en campo alimentándose (OCA) y las referencias encontradas para los distintos depredadores. Si fue observado alimentándose en video grabaciones se indica con un asterisco.	27
3.	Correlación entre la cobertura de coral y densidad de peces e invertebrados potencialmente depredadores en las distintas localidades de estudio. Se muestra la localidad de estudio, potenciales depredadores, temporada, número de transectos, coeficiente de correlación y valor de significancia estadística obtenido (*P < 0.05).	30
4.	Tabla de ANOVA anidado para densidades de peces potencialmente depredadores con los factores localidad, estado de protección y temporada.	31
5.	Valores P obtenidos en el análisis estadístico del anova anidado de la densidad promedio de peces potencialmente depredadores. Se señalan con un asterisco aquellos valores que se encuentran por debajo del nivel de significancia de 0.05.	31
6.	Tabla de ANOVA anidado para densidades de invertebrados potencialmente depredadores con los factores localidad, estado de protección y temporada.	31
7.	Valores P obtenidos en el análisis estadístico del anova anidado de la densidad promedio de invertebrados potencialmente depredadores. Se señalan con un asterisco aquellos valores que se encuentran por debajo del nivel de significancia de 0.05.	32
8.	Correlación entre las lesiones/cobertura de coral y densidad de peces e invertebrados potencialmente depredadores en las distintas localidades de estudio. Se muestra la localidad de estudio, potenciales depredadores, número de transectos, coeficiente de correlación y valor de significancia estadística obtenido (*P < 0.05).	32
9.	Correlación entre la cantidad de “aproximaciones” observadas a lo largo de los transectos y la cobertura de coral encontrada en las distintas localidades de estudio en ambos meses de monitoreo. Se muestra la localidad de estudio, temporada, número de transectos, coeficiente de correlación y valor de significancia estadística obtenido (*P < 0.05).	35

Capítulo 1. Introducción

El arrecife de coral es uno de los ecosistemas con mayor biodiversidad del planeta y aportan multitud de beneficios a las localidades donde se encuentran (Reaka-Kudla *et al.*, 1996; Roberts *et al.*, 2002). Estos hábitats proporcionan zonas de crianza para múltiples especies, muchas de ellas de importancia comercial. También son importantes para la protección de la zona costera frente a huracanes y tormentas (Spalding *et al.*, 2001; Ferrario *et al.*, 2014).

Los corales escleractinios actúan como ingenieros ecosistémicos debido a que son los encargados de modificar la estructura rocosa donde se asientan los ecosistemas coraliños (Jones *et al.*, 1994). En el interior del coral, en el endodermo, se sitúan dinoflagelados unicelulares (las zooxantelas) las cuales se asocian de forma simbiótica con los corales. Éstas realizan la fotosíntesis aportando energía y componentes importantes que los corales utilizan posteriormente para la calcificación.



Figura 1: Colonias de *Pocillopora verrucosa*

El género *Pocillopora* (Figura 1) es uno de los principales formadores de arrecifes del Pacífico, se caracteriza por ser ramificado y se puede encontrar de forma aislada con colonias desde pocos centímetros hasta varios metros de longitud. Éstas pueden ser muy compactas en su morfología, de forma que pocos organismos pueden adentrarse en sus cavidades o pueden ser disgregadas donde habrá mayor posibilidad de encontrar

organismos tales como peces, cangrejos, estrellas de mar o erizos que habiten en su interior.

Las especies son hermafroditas o gonocóricas, pudiendo reproducirse sexual y asexualmente (por fragmentación (Highsmith, 1982)), hecho que favorece su dispersión a lo largo de todo el Pacífico Oriental (Glynn y Ault, 2000). Su fecundación es externa y en su desarrollo produce larvas plánulas que se liberan a la columna de agua pasándo a formar parte del planctón para, posteriormente, fijarse al cabo de pocos días (Stoddart *et al.*, 1985; Glynn *et al.*, 1991). Una vez fijadas, se irá conformando la colonia coralina.

Los corales que pertenecen al género *Pocillopora* se distribuyen en todo el Indo-Pacífico y en el Pacífico Este Tropical (Figura 2). Este género tiene especies ampliamente distribuidas y otras casi endémicas. Destaca por su rápido crecimiento (Guzmán y Cortés, 1993; Corado-Nava *et al.*, 2014). En Baja California Sur se pueden observar las especies *P. capitata*, *P. damicornis*, *P. elegans*, *P. eydouxi*, *P. inflata*, *P. meandrina*, *P. verrucosa*.

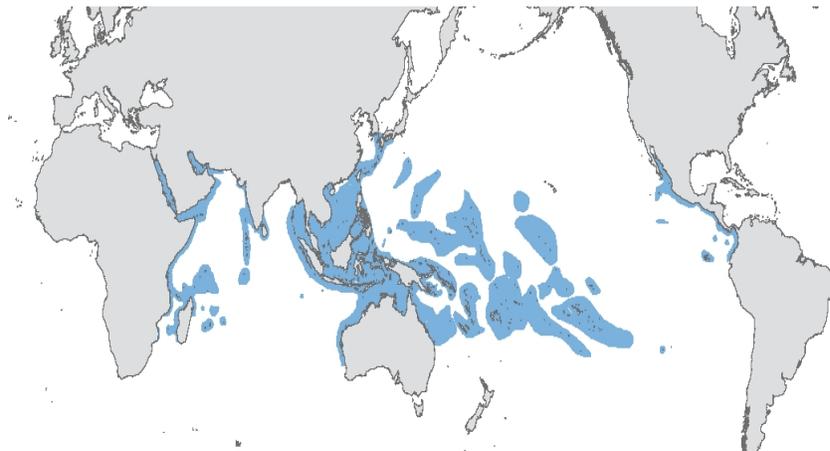


Figura 2: Distribución geográfica de *Pocillopora* (Australian Institute of Marine Science)

Los principales recursos para los corales son la luz y el sustrato, por lo que se encuentran en constante competencia con las algas (McCook *et al.*, 2001). Dicha competencia se ve afectada por otros factores como la herbivoría y la coralivoría. La intensa herbivoría protege a los arrecifes de coral del crecimiento algal y mantiene una alta resiliencia en estos ecosistemas (Lirman, 2001; McCook *et al.*, 2001). Por el contrario, como señalan Lirman (2001) y McCook *et al.* (2001), la coralivoría ocasiona lesiones y provoca que haya

pérdida de tejido y esqueleto coralino. Esto hace que sean más susceptibles a ataques de otros coralívoros y enfermedades, por tanto, disminuye su capacidad competitiva.

La depredación es una de las principales interacciones inter-específicas que ocurren en los arrecifes (Stella *et al.*, 2011) y uno de los factores clave que gobierna los patrones de un sistema natural (Sih *et al.*, 1998). Más de 100 especies son reconocidas como depredadoras de coral (Rotjan y Lewis, 2008). El efecto que cada una de ellas causa en el coral depende de varios factores como la frecuencia con la que se alimenta y la forma de alimentación (tanto la cantidad de coral que dañan al alimentarse como los hábitos y zonas de alimentación).

El consumo de coral vivo es uno de los factores bióticos estresantes que afecta a los corales (Sousa, 1984) y hace que disminuya su tasa de calcificación. Las lesiones ocasionadas por los coralívoros provocan que haya una traslocación de energía de la colonia coralina, lo que hace que haya disminución en la cantidad de energía destinada para otros procesos como calcificación y reproducción (Bak y Steward-Van Es, 1980; Meesters *et al.*, 1994).

El efecto que los depredadores coralinos provocan sobre los ecosistemas se acentúa después de un evento de blanqueamiento y mortalidad masiva del coral (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). En estos eventos disminuyen las poblaciones coralinas y se incrementa la susceptibilidad de los corales ante posibles ataques. La mayoría de los coralívoros mantienen sus poblaciones constantes, por lo tanto, el efecto que éstos tienen sobre sus presas es más perjudicial para los corales, provocando que se dificulte la recuperación y aumente la probabilidad de mortalidad coralina.

Los depredadores de coral han sido clasificados de diversas formas, según el impacto que causan en las colonias y al efecto que tienen en los ecosistemas (Carpenter, 1997). Evaluar el impacto de los coralívoros en arrecifes coralinos conlleva dificultad debido a que hay algunas especies que causan mayor daño aparente en su alimentación (dañan tejido vivo y esqueleto), como por ejemplo el pez *Arothron meleagris* y otras especies que el daño aparente infligido es menor ya que se alimentan de pólipos sin dañar el esqueleto (Rotjan y Lewis, 2008).

Los peces presentan gran cantidad de especies que se alimentan de coral y diversas formas de alimentación sobre sus presas. *Arothron meleagris* es un importante depredador de *Pocillopora* en el Pacífico Este Tropical (Glynn *et al.*, 1972, 1982; Guzmán y López, 1991), así como *Arothron hispidus* (Glynn *et al.*, 1972). Al alimentarse con sus placas dentales en forma de pico de loro rompe estructuras esqueléticas además de tejido vivo (Glynn *et al.*, 1972; Jayewardene y Birkeland, 2006; Jayewardene *et al.*, 2009). A pesar de que causa un importante daño aparente a las colonias de manera local, el impacto que estos peces tienen en la comunidad arrecifal parece no ser significativo (Glynn, 1997; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999).

De la misma manera, los individuos de la familia Scaridae causan mucho daño al alimentarse. Éstos, solamente de manera ocasional, se alimentan de tejido de coral vivo (Bellwood y Choat, 1990; Glynn, 1990) y en su alimentación dañan grandes cantidades de esqueleto. Como señala Glynn (1997), las comunidades dominadas por los peces loro son zonas donde hay una gran cantidad de erosión de sustrato arrecifal. Sin embargo, hay pocas especies dentro de esta familia que sean capaces de acabar con grandes cantidades de coral al año. Los peces loro son coralívoros facultativos, ya que además de alimentarse de coral son importantes herbívoros que pastorean algas, previniendo el sobrecrecimiento (Lewis, 1986; McClanahan y Muthiga, 1988).

Otros peces depredadores de coral son algunos miembros de la familia Balistidae como *Sufflamen verres* muy extendido por todo el Pacífico Este Tropical el cual cuando se alimenta de *Pocillopora* deja cicatrices similares a las provocadas por los escáridos (Glynn *et al.*, 1972). El zánclido *Zanclus cornutus* deja lesiones casi imperceptibles debido a que daña sólo a unos pocos pólipos (McClanahan *et al.*, 2005). Finalmente, la damisela *Stegastes acapulcoensis* es un coralívoro facultativo (Wellington, 1982) que consume tejido de coral vivo causando pequeñas cicatrices sobre la colonia (Glynn, 2004). El comportamiento muy territorial y defensivo característico de los peces damisela limitan el ataque de otros depredadores como erizos y peces loro, protegiendo de esta manera el área y a los corales donde habita (Glynn y Wellington, 1983).

Los invertebrados que se alimentan de tejido vivo de coral pueden remover grandes cantidades de tejido al día (Witman, 1988). Dentro de la clase Asteroidea existen algu-

nas especies depredadoras de coral como *Pharia pyramidata* (Dana y Wolfson, 1970). También algunos individuos del género *Culcita* los cuales depredan *Pocillopora* de forma ocasional (Glynn y Krupp, 1986). Pero el más conocido y uno de los mayores depredadores de los corales hermatípicos es la estrella de mar corona de espinas *Acanthaster planci* la cual se alimenta digiriendo exclusivamente el tejido de coral vivo sin dañar el esqueleto (Rotjan y Lewis, 2008). Su lesión es fácilmente identificable debido a que deja restos de coral blanqueado a su paso.

La compactación o disgregación de las colonias de coral es importante debido a que otorga la posibilidad de albergar a distintos organismos. En las ramas de las colonias de *Pocillopora* habitan los gasterópodos *Jenneria pustulata*, un reconocido depredador en el Pacífico (Glynn *et al.*, 1972, 1982; Carpenter, 1997) y *Quoyula monodonta* que se sitúa generalmente en las bases de los brazos y daña el tejido vivo del coral (Guzmán, 1988) dejando una huella característica de coral lesionado. También los cangrejos ermitaños *Aniculus elegans* y *Trizopagurus magnificus* que se alimentan de coral vivo (Glynn y Wellington, 1983; Guzmán, 1988; Guzman y Robertson, 1989) y suelen encontrarse alimentándose en la base de las ramas de *Pocillopora*. Por último, el género *Trapezia* consume la mayoría del mucus del coral y tejido vivo (Knudsen, 1967; Stimson, 1990; Rinkevich *et al.*, 1991). Además, realiza una importante función de defensa del coral ante el ataque de otros depredadores como *Acanthaster planci* (Glynn, 1980, 1987; Pratchett, 2001) y limpia al coral del exceso de sedimento (Stewart *et al.*, 2006).

El erizo de mar puntas de lápiz es una especie críptica que vive dentro de las cabezas de coral o en cavidades y depresiones del sustrato (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). Por lo general, *Eucidaris thouarsii*, al excavar las madrigueras donde se alberga, erosiona con sus espinas la base de las colonias de *Pocillopora* (Glynn, 1997). Se alimenta erosionando la superficie, removiendo tejido y esqueleto superficial (Glynn, 1983). Se ha visto que existe una asociación positiva entre *Pocillopora* y *Eucidaris*, esta asociación puede deberse a la protección que el coral proporciona al erizo frente a sus depredadores (Glynn, 1983).

Los depredadores de coral dañan las estructuras coralinas en su alimentación ocasionando un tipo de lesión denominada pérdida de tejido (Rodríguez-Villalobos *et al.*, 2014).

El tamaño y la forma de las lesiones infringidas por los depredadores juegan un papel importante en la recuperación del coral (Rotjan y Lewis, 2008). Dependiendo de la capacidad de recuperación y mitigación del daño ocasionado, las lesiones pueden incluso causar mortalidad en las colonias (Witman, 1988). Oren *et al.* (1997) observaron que hay diferencias en la recuperación cuando la parte dañada del coral es sólo un pólipo (como en el caso de los peces mariposa) o varios pólipos y que la restauración de las lesiones infringidas por invertebrados tiene el menor porcentaje de recuperación.

Las lesiones que sufren las colonias pueden traer otro tipo de consecuencias como la facilitación del crecimiento de algas competidoras (Rotjan y Lewis, 2008) y la disminución de la capacidad competitiva de los corales frente a las algas. A su vez, las lesiones pueden ocasionar la propagación de enfermedades al coral (Lirman, 2001; McCook *et al.*, 2001). Por ello, la mayor o menor capacidad de recuperación de cada individuo va a afectar a la salud, tanto del individuo, como del ecosistema.

La depredación se basa en dos fundamentos teóricos como son la hipótesis del depredador prudente y la teoría del forrajeo óptimo. La hipótesis del depredador prudente indica que la selección natural favorece a aquellos depredadores que tienen eficiencias intermedias de depredación, ya que un depredador ineficaz no va a aprovechar bien los recursos y un depredador muy eficaz acabará con sus recursos y no permitirá que la población presa pueda regenerar las pérdidas que sufre por depredación (MacArthur y Connell, 1966). La teoría del forrajeo óptimo se basa en el principio de optimización o maximización de la eficiencia en el forrajeo, supone que el comportamiento del forrajeador va a maximizar la tasa neta de rendimiento (Pyke *et al.*, 1977).

No existen estudios que relacionen la abundancia de depredadores con sus presas (*Pocillopora*) en los arrecifes marginales de Baja California Sur, ni de las variaciones de las densidades de coralívoros a lo largo del tiempo (desde la declaratoria de Cabo Pulmo como Parque Nacional en 1995). Este trabajo otorga la posibilidad de conocer cómo afectan las declaratorias de protección a los registros de depredadores en las comunidades arrecifales de esta zona del Pacífico Este Tropical. Además, trata de evaluar el posible impacto que los depredadores tienen sobre el coral cuantificando las densidades de éstos, la cantidad de lesiones y los eventos de depredación observados.

Capítulo 2. Antecedentes

En los años 1970s y principios de los 1980s, la hipótesis que señalaba que los factores bióticos (principalmente la depredación) controlaban la estructura coralina de la comunidad en el Pacífico Este recibió respaldo por algunos autores como Dana y Wolfson (1970); Maguire y Porter (1977); Glynn *et al.* (1982) y Wellington (1982). El Niño de 1983 fue el punto de inflexión que cambió el pensamiento acerca de esta hipótesis. El blanqueamiento masivo de coral en los arrecifes de Centro América (desde Costa Rica hasta Ecuador), ilustró la importancia de los factores abióticos en la supervivencia y evolución de los arrecifes coralinos (Glynn, 1990, 1993; Cortés, 1997). Se analizó el impacto de la coralivoría después de eventos de blanqueamiento masivo y se obtuvo que ésta seguía ejerciendo la misma presión sobre el ecosistema pero, al estar los corales con menor capacidad de recuperación, su efecto era mucho mayor después de un evento que causa mortalidad parcial del coral (Guzmán y Cortés-Núñez, 1992; Glynn, 1994; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999).

Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1999) evaluaron el daño que tres depredadores de coral (*Arothron meleagris*, *Acanthaster planci* y *Eucidaris thouarsii*) ocasionaron sobre el arrecife de Cabo Pulmo (Baja California Sur, México). Realizaron experimentos controlados con individuos de cada especie y midieron la cantidad de coral que dañaban por alimentación o erosión. Al comparar esos datos con las estimaciones de producción de carbonato del arrecife, los autores concluyeron que el efecto que estos depredadores tenían en el arrecife no era lo suficientemente alto como para ocasionar impacto en la estructura comunitaria coralina, ya que solamente consumen entre 1 % y 5 % del coral que se produce.

El daño que un depredador ocasiona a nivel local o incluso individual, generalmente no es reflejo del que causa a nivel ecosistémico. Glynn *et al.* (1972) midieron y analizaron el consumo de coral diario del que se alimenta *Arothron meleagris* en las costas continentales de los arrecifes de Panamá, obtuvieron un valor de 20 g día^{-1} y concluyeron que se trataba de un depredador generalista que se alimenta de las especies más abundantes de coral. Sin embargo, la cantidad de coral que el arrecife pierde es de tan sólo $30 \text{ g de CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Esto era debido a que el tamaño de la población era de 40 indiv ha^{-1} .

Por el contrario, Moreno *et al.* (2009) señalaron que es un depredador especialista por su marcada preferencia en su dieta por cierto tipo de especies después de analizar el contenido estomacal de 101 individuos en Los Frailes (Baja California Sur, México).

La abundancia de *Arothron meleagris* no está relacionada con la densidad de coral (Guzman y Robertson, 1989). En un trabajo realizado en las costas de Costa Rica, Panamá y Colombia, Guzman y Robertson (1989) no encontraron correlación entre la abundancia de *Arothron meleagris* y el porcentaje de cobertura coralina ($P > 0.05$). Esta especie puede encontrarse abundantemente en zonas con grandes densidades de coral, gran disponibilidad de alimento o estar ausente en zonas con la misma densidad a pesar de disponer de alimento suficiente.

Los escáridos pueden provocar mayor cantidad de remoción de tejido coralino, especialmente cuando tienen altas densidades poblacionales. Glynn (1997) señala que en un arrecife del Caribe Panameño con una densidad de aproximadamente 1 ind m^{-2} se consumió aproximadamente $0.5 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Y en la laguna de un arrecife Australiano se reportó la mayor cantidad de consumo de estos individuos $9.1 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. No se tienen datos del daño que provocan en arrecifes del Pacífico Este Tropical.

Por el contrario, el resto de especies de peces potencialmente depredadoras de coral apenas dañan el tejido de coral en su alimentación. En Cabo Pulmo Alvarez-Filip *et al.* (2006) encuentran bajas abundancias del balistido *Sufflamen verres* (abundancia relativa= 0.68, frecuencia de ocurrencia= 72.22 %), el pomacentrido *Stegastes acapulcoensis* y el zánclido *Zanclus cornutus* (en ambos casos abundancia relativa= 0.01 y frecuencia de ocurrencia= 2.78 %).

En Cabo Pulmo las bajas densidades poblacionales registradas de *Acanthaster planci* y la alta cobertura de coral existente son un reflejo de que ésta no impacta de forma significativa en la estructura de la comunidad coralina. Robinson y Thomson (1992) no encontraron ningún individuo en un trabajo realizado en esta localidad. Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1999) encontraron baja densidad poblacional ($1.9 \text{ indiv ha}^{-1}$). El alimento de la estrella corona de espinas (el coral) es abundante en esta zona y se desconocen los motivos que causan la baja abundancia de esta especie.

Las preferencias alimenticias de la estrella corona de espinas se ven afectadas por la presencia de crustaceos del género *Trapezia* asociados al coral (Pratchett, 2001). En un experimento controlado realizado en Isla Lizard (Australia), Pratchett (2001) mostró que en presencia del cangrejo, *Acanthaster planci* se alimenta de acropóridos principalmente pero, en ausencia del mismo la estrella consume sin ningún tipo de selectividad. En el Pacífico Este la estrella se alimenta del coral más abundante *Pocillopora damicornis* (Glynn, 1974, 1976).

Los individuos del género *Trapezia*, además de la función de defensa del coral, limpian el exceso de sedimento que se acumula en las ramas coralinas (Stewart *et al.*, 2006). Glynn (1983) en el Pacífico Este eliminó el cangrejo del coral en un experimento controlado y observó que a los 3 meses el 31 % de las colonias que no tenían crustáceos padecían pérdida de tejido masiva. Los corales a los que no se les eliminó *Trapezia* no mostraron pérdida de tejido y produjeron un 19 % más de mucus, según el autor por la presencia de los crustaceos. Stewart *et al.* (2006) en Lagoon in Moorea (Polinesia Francesa), después de 24 días observaron una tasa de mortalidad del 80 % por la excesiva sedimentación y el consiguiente blanqueamiento en las colonias de *Pocillopora* a las que se les había removido los hospedadores.

El erizo *Eucidaris thouarsii* no fue considerado como especie depredadora de coral hasta que Glynn *et al.* (1979) registraron el ataque a colonias de *Pocillopora* en las Islas Galápagos (Ecuador). Señalan que *E. thouarsii*, en condiciones experimentales, se alimenta de coral después de semanas de inanición. Por tanto, concluyen que es un coralívoro facultativo y su presencia en el coral no significa que se esté alimentando de él, ya que el coral también le proporciona refugio. Por ello Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1999), los cuales encontraron bajas densidades en Cabo Pulmo (valores menores a 1 individuo m^{-2}), determinaron que el daño que el erizo puede ocasionar sobre las comunidades coralinas de esta localidad será mucho menor que el que ocasiona en otras zonas del Pacífico.

Un gran aumento de las poblaciones de *Eucidaris thouarsii* puede ocasionar daños severos en el arrecife. En Galápagos después de El Niño de 1983 se observó un aumento de 5 a 30 indiv m^{-2} con el consecuente incremento en la tasa de erosión que conllevó a

que la erosión excediera las tasas de producción de carbonatos (Glynn, 1988). Los erizos, fueron los responsables de entre el 50 % y el 80 % del total de la pérdida del marco arrecifal.

De la misma manera, el aumento de las poblaciones de *Quoyula monodonta* también puede impactar significativamente en las colonias coralinas ya que, como midió Guzmán (1988) en Isla del Caño (Costa Rica), un individuo remueve hasta 0.64 cm² de tejido vivo al día. En este trabajo registraron densidades de 9.09 y 10.2 indiv m⁻² y hasta 7.6 individuos por colonia. Y concluyeron que era una gran amenaza para la supervivencia de *Pocillopora* en la isla.

Glynn *et al.* (1972) calcularon el promedio de coral que los cangrejos ermitaños *Aniculus elegans* y *Trizopagurus magnificus* remueven en un arrecife de Panamá, 1 g indiv día⁻¹ y 10 mg indiv día⁻¹ respectivamente. Con estos datos y los valores poblacionales de ambas especies estimaron que *Aniculus elegans* y *Trizopagurus magnificus* son responsables de generar entre 0.1 y 1 Tm ha año⁻¹ de sedimento coralino, valores a tener en cuenta para cuantificar la pérdida de coral en cualquier ecosistema arrecifal.

Capítulo 3. Justificación

En Baja California Sur tan sólo el trabajo realizado por Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1999) se centra en el análisis del efecto que tres importantes depredadores provocan en Cabo Pulmo. Sin embargo, no evaluaron el resto de potenciales depredadores de esta localidad. Además en esta zona del Pacífico Este Tropical no existen trabajos que comparen el efecto que las categorías de protección tienen en las comunidades de peces e invertebrados con respecto a las zonas sin proteger.

Es importante analizar si la depredación como factor ecológico causa un impacto significativo en el ecosistema arrecifal, ya que afecta directamente al género de coral más abundante (*Pocillopora*) y en consecuencia a la base estructural y funcional del ecosistema. La depredación es un proceso natural que contribuye a debilitar las estructuras coralinas. Puede afectar, no sólo a la colonia que es atacada, sino también influir en la salud del ecosistema y en la capacidad de recuperación tanto del coral como del ecosistema. En consecuencia, resulta importante analizar los daños que causan, así como la cantidad y frecuencia de lesiones que se infringen en las colonias.

Asimismo, adquiere una importante relevancia el análisis temporal de la variación de la biodiversidad de peces e invertebrados depredadores de coral en Cabo Pulmo desde la declaratoria de área natural protegida como Parque Nacional en 1995, el comienzo del manejo del parque tras la aplicación del plan de manejo en 2006 y la actualidad. De forma que se puede analizar cómo ha variado el ecosistema a lo largo de los años, en términos de riqueza y abundancia de organismos. Analizar en estos términos los beneficios que ha traído la declaratoria y si estos cambios también se ven reflejados entre los individuos depredadores de coral.

Capítulo 4. Objetivos e Hipótesis

4.1. Objetivos

1. Elaborar un listado de especies potencialmente depredadoras de *Pocillopora* para Baja California Sur.
2. Estimar la abundancia de los depredadores y evaluar su relación con la cantidad de presas (*Pocillopora*).
3. Evaluar si existen diferencias entre los distintos estados de protección (protección estricta, protección media y sin protección) tanto en la abundancia de depredadores como en la cantidad y tipos de lesiones.
4. Evaluar las diferencias de la comunidad de individuos potencialmente depredadores de coral en Cabo Pulmo, desde la declaratoria de Parque Nacional en 1995 a la actualidad.

4.2. Hipótesis

Desde 1995 Cabo Pulmo fue declarado como área natural protegida y, en consecuencia, se restringió la pesca y otras actividades. Este estatus de protección podría favorecer el aumento en la abundancia y número de especies, entre ellas las depredadoras del coral *Pocillopora*. Por otro lado, en una comunidad arrecifal con estado de protección menor o sin ningún tipo de protección, como La Paz o Los Cabos BCS, la abundancia de depredadores de coral será menor. En consecuencia, se espera encontrar mayor número de colonias lesionadas por depredación así como mayor número de depredadores en Cabo Pulmo que en el resto de localidades.

Capítulo 5. Materiales y Métodos

5.1. Área de Estudio

En el Golfo de California sólo hay tres verdaderos arrecifes: Cabo Pulmo, San Gabriel (en la Isla Espíritu Santo, La Paz) y Bahía Chileno (Cabo San Lucas, Los Cabos) constituidos en su mayor parte por pocilloporidos (Reyes-Bonilla, 2003). El trabajo se llevó a cabo en tres localidades de Baja California Sur (Figura 3): el Parque Nacional de Cabo Pulmo ($23^{\circ} 25' N$, $109^{\circ} 25' W$), la localidad de La Paz ($24^{\circ} 25' N$, $110^{\circ} 21' W$) y Cabo San Lucas en Los Cabos ($22^{\circ} 52' N$, $109^{\circ} 53' W$); durante los meses de mayo y noviembre de 2013.

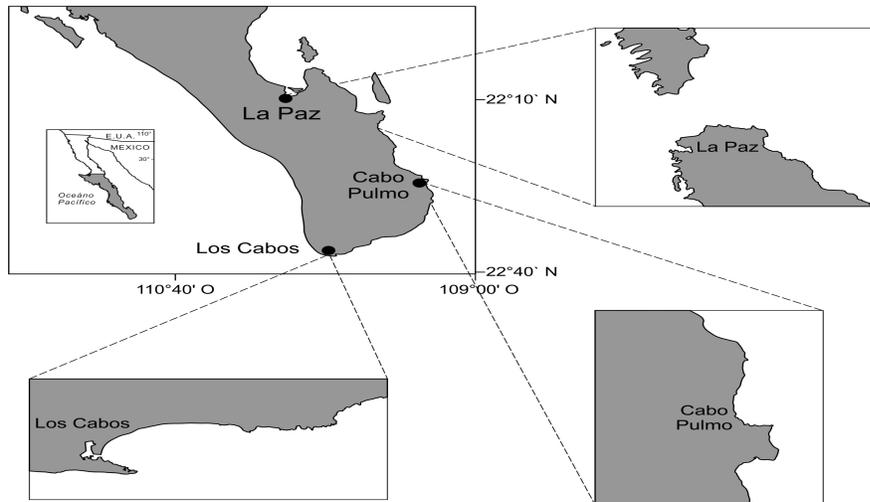


Figura 3: Área de estudio

5.1.1. Cabo Pulmo

Se cree que el arrecife de Cabo Pulmo es muy joven con una edad que puede ser menor a 20,000 años e incluso estar por debajo de 5,000 años (Brusca y Thomson, 1975). Tiene un área arrecifal de 2,476 ha (CONANP, 2006). Esta conformado por una serie de barras rocosas sobre las que se asienta la comunidad coralina y toda la biodiversidad asociada a esta (Brusca y Thomson, 1975). Las barras tienen profundidades que van desde 2-3 m en su extremo sur y parte central a 20 m en su parte norte.

Este enclave es el lugar donde habitan una gran cantidad de especies, muchas de ellas endémicas y donde otras vienen a alimentarse y reproducirse. Se encuentran 11

de las 14 especies de corales hermatípicos encontradas en el Pacífico. La zona arrecifal está más desarrollada a profundidades entre 0 y 15 m. Por debajo de estas profundidades se pueden encontrar colonias aisladas de coral no mayores a 1 m desde su base (Reyes-Bonilla, 1993a).

Cabo Pulmo ha sido el objeto principal de estudio en muchos trabajos debido a su disposición geográfica por ser el arrecife coralino que se encuentra más al norte del Pacífico Este (Brusca y Thomson, 1975; Reyes-Bonilla, 1993b; Robinson y Thomson, 1992). Fue decretado Área Natural Protegida bajo la categoría de Parque Marino Nacional el 6 de junio de 1995. Categoría que se modificó a Parque Nacional en el año 2000, aunque no se llegó a implementar un plan de manejo hasta diciembre de 2006.

Antes de la declaratoria de Parque Nacional la actividad más frecuente en la zona era la pesca artesanal en zonas arrecifales o cercanas al arrecife, sin ningún tipo de limitación en cuanto a la cantidad de captura. La localidad vivía de la pesca en su mayoría y extraían especies para comerciar, además de para consumo propio. A partir de la declaratoria de Parque Nacional esta actividad quedó totalmente prohibida (CONANP, 2006).

Como dicta el plan de manejo (CONANP, 2006), el objetivo principal es mantener la estructura y los procesos ecológicos que permitan una calidad ambiental adecuada, así como proteger la mayor riqueza biológica de sus ecosistemas. Con base en esto, se prohibió el anclaje de embarcaciones, la captura de carnada, la instalación de arrecifes artificiales y cualquier tipo de pesca (consumo doméstico, comercio o deportiva), entre otras actividades.

La temperatura media superficial en esta zona es de 25⁰ C. Esta temperatura tiene grandes fluctuaciones en temporadas de tormentas, eventos de El Niño o debido a surgencias que provienen del cañón de Los Frailes. La salinidad es más constante y suele encontrarse entre 34 y 35 unidades, pudiendo alcanzar 38 en junio por la mayor cantidad de evaporación de esta época (CONANP, 2006).

Los muestreos en esta localidad se llevaron a cabo en mayo y noviembre de 2013. Se monitorearon siete sitios dentro del área protegida (La Barra, Cantil I, Cantil II, Chopitos, Islote, Tachuelas y El Bajo) y uno fuera de la zona protegida (El Bledito) en ambas fechas.

Además, en mayo se realizó un buceo nocturno el cual se llevó a cabo en La Barra.

5.1.2. La Paz

La localidad de La Paz presenta varios parches coralinos con altas coberturas de coral ya que se encuentran en sitios poco profundos y bastante protegidos (Reyes-Bonilla *et al.*, 2007). El Archipiélago Espíritu Santo está situado frente a esta localidad. Su ubicación la hace ser una zona muy vulnerable al impacto antropogénico. En esta zona se dan como principales actividades de aprovechamiento: la pesca (artesanal, recreativa y comercial, principalmente) y el turismo. Asimismo, al otro lado del Canal de San Lorenzo, ya en la costa de La Paz hay varios parches coralinos.

La Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo fue declarada Parque Nacional el 10 de mayo de 2007. Se tuvo en cuenta la necesidad de proteger este archipiélago con el fin de conservar la gran variedad de ecosistemas que lo componen. Esto lleva implícito la protección de la gran biodiversidad faunística que contiene ya que es uno de los sitios más biodiversos y productivos del sur del Golfo de California, con un gran número de especies endémicas, amenazadas y en peligro de extinción, así como otras de valor comercial, cultural o recreativa.

El área protegida tiene una extensión de 48,654 ha, con tres zonas núcleo, una de ellas es la Bahía de San Gabriel (349 ha). Esta bahía tiene parches coralinos con altas coberturas de coral donde se pueden encontrar cinco especies de corales hermatípicos. Tras el calentamiento del agua en los eventos de El Niño de 1983 y 1998 se registró un importante blanqueamiento coralino en la bahía (Iglesias-Prieto *et al.*, 2003) originando cambios en las comunidades ícticas (Muhlía-Melo *et al.*, 2003).

La temperatura superficial del agua en esta localidad fluctúa entre temporadas llegando a alcanzar mínimas de 20⁰ C a finales de invierno (febrero) y máximas de 30⁰ C a mediados de verano (agosto) (CONANP, 2007). Esta zona también está influenciada por huracanes y fuertes tormentas, y en menor medida, por eventos como El Niño (CONANP, 2007). Los valores de salinidad varían entre 34.9 y 35.7 de forma general, aunque localmente pueden aumentar dependiendo de la cantidad de evaporación entre sitios y temporadas.

Se realizaron monitoreos en mayo en un sitio dentro del parque (Bahía San Gabriel) donde se monitoreó durante el día y en la noche, y dos sitios fuera de la zona protegida (Isla Gaviota y San Rafaelito). En noviembre se monitorearon cuatro sitios dentro del área protegida (Bahía San Gabriel, Swany, Punta Princesa y Las Navajas), y cuatro fuera (Isla Gaviota, San Rafaelito, Punta Diablo y Corralito). Cabe destacar las distintas directrices de manejo dentro de la zona núcleo de la Bahía de San Gabriel, donde no está permitida la pesca en ninguna de sus modalidades, mientras que en los otros tres sitios muestreados dentro del parque sí. Además, en los cuatro sitios se permite el fondeo de embarcaciones, características que los difieren de las directrices de manejo del Parque Nacional de Cabo Pulmo. Debido a estas características diferenciales y, a efectos prácticos, en este trabajo se le asignó la categoría de protección media a los cuatro sitios protegidos de esta localidad, frente a la protección estricta de los sitios monitoreados en Cabo Pulmo.

5.1.3. Los Cabos

El Área de Protección de Flora y Fauna de Cabo San Lucas fue decretada como área no protegida el 29 de noviembre de 1973 y recalificada el 7 de junio del 2000 con una extensión de 3,996 ha (el 95 % pertenece a la zona marina) (Arizpe y Bermúdez, 2013). Esta área no tiene todavía un programa de manejo y conservación. La zona marina de la localidad de Cabo San Lucas, en el municipio de Los Cabos, presenta parches de corales, algunos de ellos de poco menos de 5 ha como el Chileno. Se caracteriza por tener un profundo cañón submarino donde se dan cascadas de arena.

Esta zona se caracteriza por darse procesos ecológicos marinos típicos de aguas frías y ricas en nutrientes de la corriente de California y también está afectada por aguas cálidas de la corriente Ecuatoriana (Arizpe y Bermúdez, 2013). Esto, junto a las surgencias que se dan en la zona y que traen aguas ricas en nutrientes de zonas profundas hace que sea una gran zona de mezcla (Arizpe y Bermúdez, 2013). Esta localidad, al igual que La Paz y Cabo Pulmo, se encuentra afectada por fenómenos naturales que afectan las condiciones físicas de la misma, como tormentas tropicales, huracanes y eventos de El Niño. Como resultado de éstos fenómenos se han dado periodos de blanqueamiento de corales.

El principal problema de esta zona es la fuerte presión antropogénica proveniente de las actividades turísticas que tiene un importante crecimiento en el número de embarcaciones que ofrecen viajes a las zonas protegidas y sus proximidades (Arizpe y Bermúdez, 2013). También existe un aumento de actividades recreativas de snorkel y buceo que ejercen un impacto negativo sobre las especies marinas (Arizpe y Bermúdez, 2013). En esta zona hay especies amenazadas que se encuentran dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2004. Debido a las características que presenta es lugar de alimentación, refugio, reproducción, desarrollo y crecimiento de muchas especies.

Sólo se realizó un muestreo, en el mes de mayo en siete sitios: dos dentro de la zona protegida (Pared Norte y Piedra Pelicano) y cinco fuera (Chileno, Santa María, Cabeza de Ballena, Palmilla y Soplador). Los sitios de la zona protegida se consideraron protección media debido a que no cumplían con las estrictas restricciones que se dan en Cabo Pulmo. Se realizó el monitoreo nocturno en Chileno.

5.2. Trabajo de Campo

Mediante buceo autónomo se realizaron transectos de 25 m paralelos a la línea de costa, separados al menos 5 m entre ellos y a la misma profundidad, dentro de lo posible. Se llevaron a cabo censos de peces, invertebrados, estimación de cobertura de coral, conteo de lesiones y de eventos de depredación. Además se hicieron censos de peces mediante cilindros estacionarios (Bannerot y Bohnsack, 1986) para observar depredación *in situ* y grabación de videos para registrar posibles eventos de depredación.

El número de transectos y la superficie abarcada en este trabajo para cada localidad y en cada temporada se refleja en la siguiente Tabla 1:

Tabla 1: Número de sitios monitoreados en cada localidad y temporada. Número de transectos realizados para cada factor de medición, entre paréntesis la superficie que se abarca. La última columna indica el número de videos realizados y, entre paréntesis el tiempo de grabación total

Localidad	Temporada	Sitios	Coral	Peces	Invertebrados	Lesiones	Depredación	Videos (Núm. y Tpo.)
Cabo Pulmo	Mayo	8	28 (87.5 m ²)	32 (3200 m ²)	32 (1600 m ²)	32 (1600 m ²)	32 (1600 m ²)	9 (5h 23' 27")
	Noviembre	8	32 (134 m ²)	32 (3200 m ²)	32 (1600 m ²)	32 (1600 m ²)	32 (1600 m ²)	
La Paz	Mayo	3	10 (31.25 m ²)	12 (1200 m ²)	12 (600 m ²)	12 (600 m ²)	12 (600 m ²)	3 (1h 57' 49")
	Noviembre	8	32 (179 m ²)	32 (3200 m ²)	30 (1500 m ²)	32 (1600 m ²)	28 (1400 m ²)	
Los Cabos	Mayo	7	33 (103.25 m ²)	31 (3100 m ²)	33 (1650 m ²)	33 (1650 m ²)	33 (1650 m ²)	

5.2.1. Cobertura de Coral

La cobertura de coral fue estimada utilizando cuadrantes de 0.25 x 0.25 m (625 cm²) y de 0.5 x 0.5 m (2,500 cm²) sobre el transecto de 25 m (Figura 4). En el primer caso se realizaron dos cuadrantes por cada metro de transecto de manera intercalada (50 valores de porcentaje estimado de coral para cada transecto). En el segundo, se hizo un cuadrante en cada metro (25 valores de porcentaje estimado en cada transecto). Se estimó el porcentaje de coral que cada especie ocupa dentro del cuadrante.

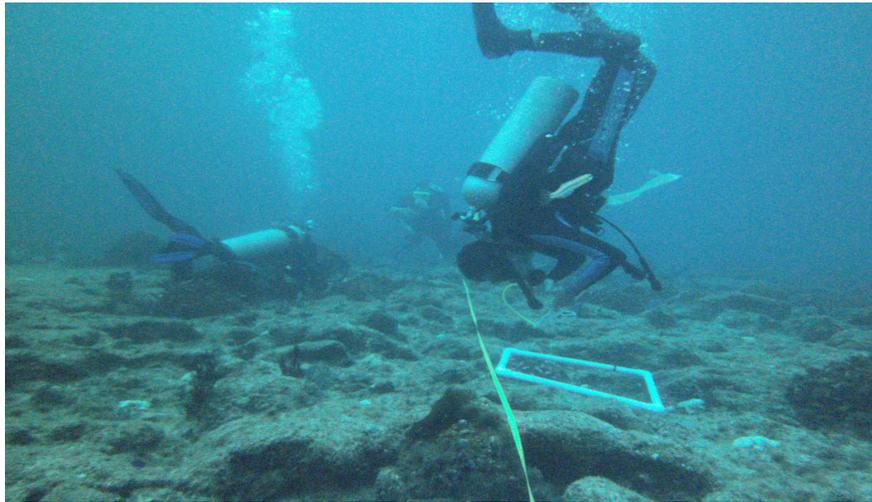


Figura 4: Estimación del porcentaje de cobertura coralina en campo con el cuadrante posado junto al transecto

5.2.2. Censos de Depredadores Potenciales

Se realizaron censos visuales de potenciales depredadores debido a que proveen una buena base de estudio para la comparación entre zonas (Chabanet *et al.*, 1997). Los censos de peces se llevaron a cabo sobre transectos de banda de 25 m de largo y 4 m de ancho (100 m²), 2 m a cada lado del transecto. Se anotaron las cantidades de peces observados a lo largo del transecto, tanto en la columna de agua como los peces de fondo, distinguiéndolos a nivel de especie. Para invertebrados se realizaron censos sobre el mismo transecto de 25 m de largo pero con un ancho de 2 m (50 m²), 1 m a cada lado del transecto.

5.2.3. Muestreo Nocturno

Para observar la cantidad de depredadores invertebrados con hábitos nocturnos y si había diferencias en las abundancias de éstos entre el día y la noche se realizan censos al menos una hora después de meterse el sol. Se repitió la metodología (transectos de banda de 25 m x 2 m) aproximadamente en el mismo sitio donde se realizaron los transectos diurnos. Los muestreos nocturnos se realizan en mayo en un sitio de cada localidad (La Barra en Cabo Pulmo, Bahía de San Gabriel en La Paz y Chileno en Los Cabos).

5.2.4. Lesiones

En el análisis y conteo de lesiones se siguieron los transectos de banda de 25 m x 2 m (50 m²). Se contaron la cantidad de colonias observadas y cuáles de éstas están lesionadas, así cómo la cantidad de lesiones que hay en cada colonia. Para el estudio de la depredación se observó el tipo de lesión pérdida de tejido. La pérdida de tejido podía estar ocasionada por peces (pérdida de tejido multifocal asociada con esqueleto desnudo erosionado), invertebrados (pérdida de tejido multifocal o difusa con esqueleto expuesto sin patrón aparente de depredación y con la presencia de invertebrados potencialmente depredadores cerca) o se dejó como “indefinida” en los casos en los que no se pudo distinguir el causante de la lesión (pérdida de tejido multifocal o difusa aguda o subaguda con esqueleto desnudo sin evidencia de depredadores) (Rodríguez-Villalobos *et al.*, 2014).

5.2.5. Depredación Potencial

La depredación potencial se estudió a lo largo del transecto de 25 m x 2 m (50 m²). En el caso de los peces se anotó el número de “aproximaciones” definidas como la cantidad de observaciones en las que los individuos golpeaban al coral con las mandíbulas abiertas haya ingesta o no (Longo y Floeter, 2012). Para los invertebrados se anotó la cantidad de individuos que se encontraron sobre el coral debido a la dificultad de observarlos alimentándose. Con el propósito de ver las preferencias de los depredadores sobre las presas se hicieron cilindros estacionarios de 5 metros de radio durante 20 minutos,

y se anotaron todas las observaciones de “aproximaciones” de peces y cuáles eran las especies de coral atacadas.

Para registrar el ataque de los depredadores sobre las colonias de *Pocillopora*, en los buceos de noviembre se colocaron cámaras INTOVA 1080p HD Sport sobre el sustrato enfocadas hacia el coral, a no más de 2 m de distancia del mismo, y abarcando al menos una colonia de coral. Las cámaras estaban separadas entre sí por, al menos, 7 metros con el objetivo de que las grabaciones fueran en dos zonas lo suficientemente distanciadas para dificultar la interacción de los organismos entre ambas cámaras. El tiempo de grabación fue variable debido a que no afectaba al método de análisis de los datos.

5.3. Análisis de Datos

5.3.1. Caracterización de los Depredadores Potenciales

Se realizó una búsqueda exhaustiva de información bibliográfica acerca de cuáles eran los depredadores de *Pocillopora* y junto a las observaciones realizadas en campo, tanto de forma directa (cilindros estacionarios y transectos), como indirecta (videos), se realizó un listado de especies potencialmente depredadoras de coral en Baja California Sur.

5.3.2. Cobertura de Coral

Con los valores de cobertura que se tomaron en campo se calcula el porcentaje de las especies de *Pocillopora* en cada transecto. Con estos valores se calcula el promedio de cobertura de coral en las localidad de muestreo para cada época del año.

5.3.3. Censos de Depredadores Potenciales

Del trabajo de campo se obtuvo el número de depredadores potenciales que se encontraron en cada transecto. Con estos datos se calculó el valor de la densidad (individuos m^{-2}) de la siguiente forma:

$$\text{densidad} = \frac{\text{número de individuos}}{\text{superficie}}$$

5.3.3.1. Muestreo de Depredadores Invertebrados Nocturno

Para realizar la comparación entre las diferencias de densidades de los invertebrados depredadores entre el día y la noche se analizaron los datos obtenidos en los buceos nocturnos y se compararon con los que se obtuvieron durante el día en los mismos sitios. Se realizaron las pruebas *a priori* de Shapiro-Wilks y Levene, para comprobar normalidad y homogeneidad de varianzas. Al no cumplir con estos supuestos se realizó una prueba de Wilcoxon para saber si las diferencias entre las densidades encontradas entre el día y la noche eran estadísticamente significativas (Zar, 1984).

5.3.3.2. Muestreo de Potenciales Depredadores

Se calculó la densidad de los depredadores (tanto para peces como para invertebrados), teniendo en cuenta que varía el valor de la superficie cubierta por transecto, ya que en el caso de los peces fue de 100 m² y para invertebrados de 50 m². Los datos se trataron por transecto. No se aplicó ninguna transformación a los datos ya que la aplicación de transformaciones no cumplía el objetivo de obtener normalidad y homogeneidad de varianzas, por tanto, como indican O'Hara y Kotze (2010) es más aconsejable tratar los datos sin transformar.

Se realizaron correlaciones lineales entre la cantidad de coral y el número de individuos potencialmente depredadores de coral (tanto para peces como para invertebrados).

Además se realizó un análisis de varianza anidando al factor localidad, los factores estado de protección y temporada con el fin de determinar más explícitamente dónde se encontraban las diferencias.

$$Y_{ijkl} = \mu + A_i + \beta_{ij} + C_{ijk} + \epsilon_{ijkl}$$

Donde Y_{ijkl} es la l observación del subsubgrupo k , en el subgrupo j del grupo i . i, j, k son los factores localidad, estado de protección y temporada, μ es el parámetro de la media poblacional, A, β y C son los niveles de anidación (A y C son niveles fijos y β es aleatorio de forma que el ANOVA anidado es mixto), y ϵ es el error.

La hipótesis bajo prueba fue:

H_0 : No hay diferencias entre las densidades de depredadores indistintamente de la localidad, estado de protección y temporada

H_a : Si hay diferencias entre las densidades de depredadores dependiendo de la localidad, estado de protección y temporada

5.3.4. Lesiones

5.3.4.1. Correlación lineal

Para analizar si hay correlación entre la cantidad de lesiones ponderada con la cobertura de coral (i.e. > 0%) y la densidad de los depredadores que hay en cada zona se estandarizan los datos. Para ello se realizó el siguiente calculo:

$$\frac{\text{número de lesiones / superficie}}{\text{porcentaje de cobertura / 100}}$$

5.3.4.2. Prevalencia

El estudio de las lesiones de forma cuantitativa nos permite calcular la prevalencia, entendida como la proporción de individuos lesionados dentro de una población (Sutherland *et al.*, 2004; Haapkylä *et al.*, 2007), en este caso como el porcentaje de colonias de *Pocillopora* que tienen un tipo de lesión particular (Rodríguez-Villalobos *et al.*, 2014). El cálculo de la misma se realizó a nivel comunitario:

$$\text{prevalencia (por localidad)} = \left(\frac{\text{número colonias lesionadas (por especie)}}{\text{número total de colonias en la localidad}} \right) 100$$

a nivel general de las localidades estudiadas de Baja California Sur:

$$\text{prevalencia total} = \left(\frac{\text{número colonias totales lesionadas}}{\text{número de colonias totales}} \right) 100$$

y también a nivel de especie:

$$\text{prevalencia (por especie)} = \left(\frac{\text{número colonias lesionadas (por especie)}}{\text{número de colonias totales (por especie)}} \right) 100$$

5.3.4.3. Frecuencia de Ocurrencia

Las lesiones pueden estar producidas por peces o invertebrados. Se considera, además de esto, lesiones “indefinidas” a aquellas que no se ha podido distinguir en campo quien fue el causante de la misma. Hay que tener en cuenta que una misma colonia puede estar lesionada varias veces y a su vez, distintos individuos pueden provocar esas lesiones. Por tanto, puede ser mayor el número de observaciones de lesiones que el de colonias lesionadas.

Se calculó la frecuencia de ocurrencia de las lesiones a dos niveles: de forma específica para observar qué individuos atacan más a cada especie de *Pocillopora*

$$\text{frec. ocurrencia (por especie)} = \left(\frac{\text{núm. observaciones de lesión (por especie)}}{\text{núm. total de observaciones de lesión (por especie)}} \right) 100$$

Y de forma local, para ver si hay diferencias en la ocurrencia de lesiones en las localidades estudiadas:

$$\text{frec. ocurrencia (por localidad)} = \left(\frac{\text{núm. observaciones de lesión (por localidad)}}{\text{núm. total observaciones de lesión (por localidad)}} \right) 100$$

Para el análisis estadístico los datos fueron previamente transformados con arco seno de la raíz cuadrada del porcentaje obtenido (Zar, 1984). Se realizaron las pruebas de Shapiro-Wilk para comprobar si había normalidad y Levene para homogeneidad de varianzas. Al no cumplir con los supuestos se realizó el análisis de Kruskal Wallis, tanto para peces como para invertebrados para observar si había diferencias en la cantidad de individuos lesionados entre las especies. Para la comparación entre localidades se realizaron los análisis estadísticos correspondientes (Wilcoxon para peces, t de Student para invertebrados) para comprobar si las diferencias de los tipos de lesiones eran significativas.

5.3.5. Depredación Potencial

Se realizaron gráficas de puntos para observar si existe algún tipo de correlación entre la cobertura de coral (i.e. > 0%) y la cantidad de “aproximaciones” o potenciales eventos de depredación observados a lo largo de los transectos. Las aproximaciones se trataron como número de aproximaciones por unidad de superficie:

$$\frac{\text{número de aproximaciones}}{\text{superficie}}$$

5.3.5.1. Videos

Se colocaron cámaras que fueron temporalmente fijadas al fondo grabando colonias de coral. Se observan las grabaciones y se contó el número de aproximaciones de los peces sobre el coral. Siguiendo la metodología de Longo y Floeter (2012) se eliminó del análisis los primeros y últimos 5 minutos de grabación para evitar la interacción de los buzos con las especies potencialmente depredadoras.

Se contó el número de aproximaciones que realiza cada especie en cada video. Se calcula el número de aproximaciones que realiza cada especie por unidad de tiempo (minuto^{-1}):

$$\text{frecuencia aproximaciones (por especie)} = \frac{\text{número de aproximaciones de la especie}}{\text{tiempo de video}}$$

También se calculó el número de aproximaciones que se observó en cada localidad para ver si hay diferencias entre las localidades de estudio. Para el cálculo del número de “aproximaciones” en cada localidad se analizó el total de aproximaciones de todas las especies observadas en cada localidad:

$$\text{frecuencia de aproximaciones (por localidad)} = \frac{\text{número de aproximaciones totales por video}}{\text{tiempo de video}}$$

Se realizaron las pruebas de Shapiro-Wilk y de Levene con el objetivo de detectar si hay normalidad y homogeneidad de varianzas en los datos obtenidos. Se realizó una t de

Student para ver si las diferencias entre las aproximaciones observadas en cada localidad fueron estadísticamente significativas.

5.3.6. Variación de poblaciones en Cabo Pulmo desde la declaratoria de Parque Nacional (1995) a la actualidad (2013)

Se llevó a cabo una recopilación de bases de datos de distintos trabajos realizados en Cabo Pulmo desde que se declaró Parque Nacional en 1995 (la primera base de datos obtenida databa de 1998) hasta los monitoreos realizados en 2013. El objetivo era observar cómo habían variado las comunidades coralinas y de depredadores potenciales en esta localidad tras la declaratoria. Las bases de datos fueron estandarizadas considerando toda la serie para trabajar con las mismas unidades (porcentaje de coral y densidad de individuos). Para poder comparar entre años se calculó la densidad promedio de los individuos depredadores, para peces e invertebrados.

Para observar la tendencia a lo largo de los años se calcularon las anomalías:

$$\text{Anomalía} = \frac{\bar{x} - \mu}{\sigma}$$

Donde \bar{x} es la media del dato en cada año de monitoreo, μ es la media total del periodo monitoreado y σ es la desviación estándar del periodo monitoreado. Las anomalías muestran cuántas desviaciones estándar por encima o por debajo de la media total se encuentran los datos. Los valores de media y desviación poblacional se obtienen del total de datos obtenidos de las bases de datos disponibles en el periodo comprendido entre septiembre de 1998 y noviembre de 2013.

Se representan las anomalías de la especie de *Pocillopora* más abundante, *P. verrucosa*, la cobertura de coral total de los pociloporidos. En los peces se representan las variaciones del conocido depredador *Arothron meleagris*, del balistido *Sufflamen verres*, además de las anomalías del total de peces depredadores. Finalmente, para los invertebrados se muestran las anomalías del invertebrado que más apareció en los censos *Eucidaris thouarsii* y también, de *Pharia pyramidata* por ser una de las especies que aparece más frecuentemente en los monitoreos, así como las anomalías de la densidad total de los invertebrados depredadores.

Los datos de porcentaje de cobertura se transformaron con arco seno de la raíz cuadrada del porcentaje de cobertura obtenido en cada ocasión. Las densidades de los depredadores no se transforman. Se comprobó si existía normalidad y homogeneidad de varianzas, y debido a que no se cumplieron los supuestos se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis con el fin de observar si existían diferencias entre los monitoreos. Se realizó un análisis post hoc para ver entre qué años existían diferencias.

Capítulo 6. Resultados

6.1. Caracterización Depredadores Potenciales

Con base en la bibliografía revisada y en las observaciones realizadas la comunidad de potenciales depredadores de los arrecifes de Baja California Sur está compuesta por nueve especies de peces y nueve de invertebrados (Tabla 2).

Tabla 2: Listado de individuos potencialmente depredadores de *Pocillopora* presentes en Baja California Sur. Se indica la familia, especie, si se observó en campo alimentándose (OCA) y las referencias encontradas para los distintos depredadores. Si fue observado alimentándose en video grabaciones se indica con un asterisco.

Familia	Especie	OCA	Referencias
Tetraodontidae	<i>Arothron hispidus</i>	No	Glynn <i>et al.</i> (1972)
	<i>Arothron meleagris</i>	Si*	Glynn <i>et al.</i> (1972)
Pomacentridae	<i>Stegastes acapulcoensis</i>	Si*	Wellington (1982)
Scaridae	<i>Scarus compressus</i>	No	Glynn <i>et al.</i> (1972)
	<i>Scarus ghobban</i>	Si*	Glynn <i>et al.</i> (1972)
	<i>Scarus perrico</i>	No	Glynn <i>et al.</i> (1972)
	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	Si	Moreno (2009)
Balistidae	<i>Sufflamen verres</i>	Si*	Glynn <i>et al.</i> (1972)
Zanclidae	<i>Zanclus cornutus</i>	Si*	McClanahan <i>et al.</i> (2005)
Acanthasteridae	<i>Acanthaster planci</i>	Si	Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1999)
Ophidiasteridae	<i>Pharia pyramidata</i>	No	Dana y Wolfson (1970)
Oreasteridae	<i>Culcita novaeguinae</i>	No	Glynn y Krupp (1986)
Diogenidae	<i>Aniculus elegans</i>	No	Glynn <i>et al.</i> (1972)
	<i>Trizopagurus magnificus</i>	No	Glynn <i>et al.</i> (1972)
Trapeziidae	<i>Trapezia bidentata</i>	No	Knudsen (1967)
Cidaridae	<i>Eucidaris thouarsii</i>	Si	Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1999)
Pediculariidae	<i>Jenneria pustulata</i>	No	Glynn <i>et al.</i> (1972)
Muricidae	<i>Quoyula monodonta</i>	Si	Guzmán (1988)

6.2. Cobertura de Coral

Se encontraron mayores valores de porcentaje de cobertura de *Pocillopora* en los parches coralinos de La Paz que en la zona arrecifal de Cabo Pulmo y Los Cabos (Figura 5).

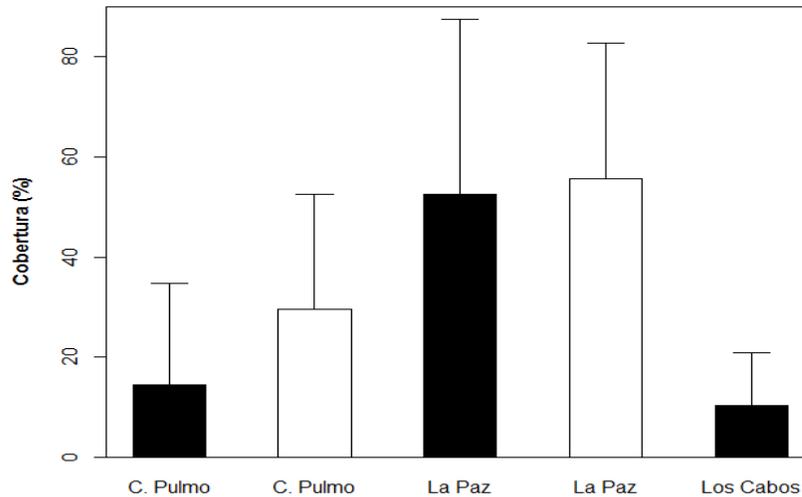


Figura 5: Promedio de cobertura de *Pocillopora* en las localidades de estudio. Barras negras datos de mayo, barras blancas datos de noviembre. Se indica la desviación estándar

6.3. Censos de Depredadores Potenciales

6.3.1. Muestreo de Depredadores Invertebrados Nocturno

No se encontraron diferencias significativas ($W(6) = 26$, $P = 0.12$) entre la densidad de individuos encontrados en el día (0.38 ± 0.37 individuos m^{-2}) y la noche (1.92 ± 2.04 individuos m^{-2}). Los individuos observados tanto en el día como en la noche fueron *Eucidaris thouarsii*, *Pharia pyramidata* y *Trapezia bidentata* (Figura 6).

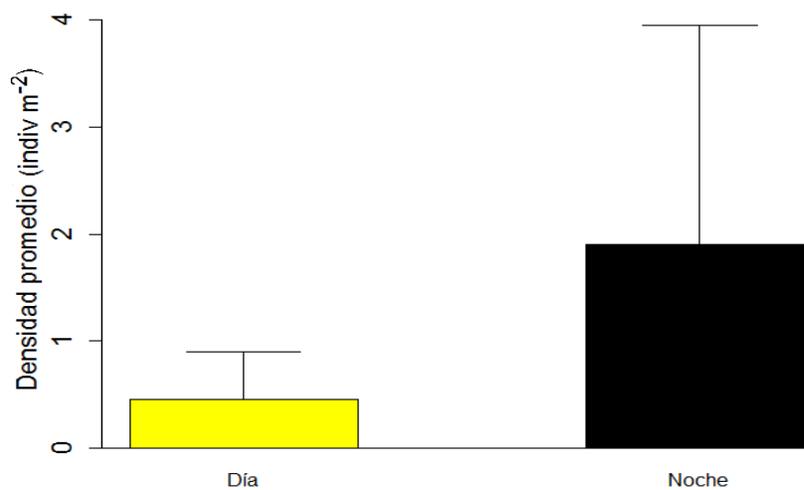


Figura 6: Comparación de la densidad promedio de potenciales depredadores invertebrados entre el día y la noche. Se indica la desviación estándar

6.3.2. Correlación lineal

Solamente se obtuvo significancia estadística para la correlación de invertebrados potencialmente depredadores en La Paz tanto en mayo ($n= 10$, $R= 0.90$, $P < 0.01$), como en noviembre ($n= 30$, $R= 0.48$, $P < 0.01$) (Figura 7d).

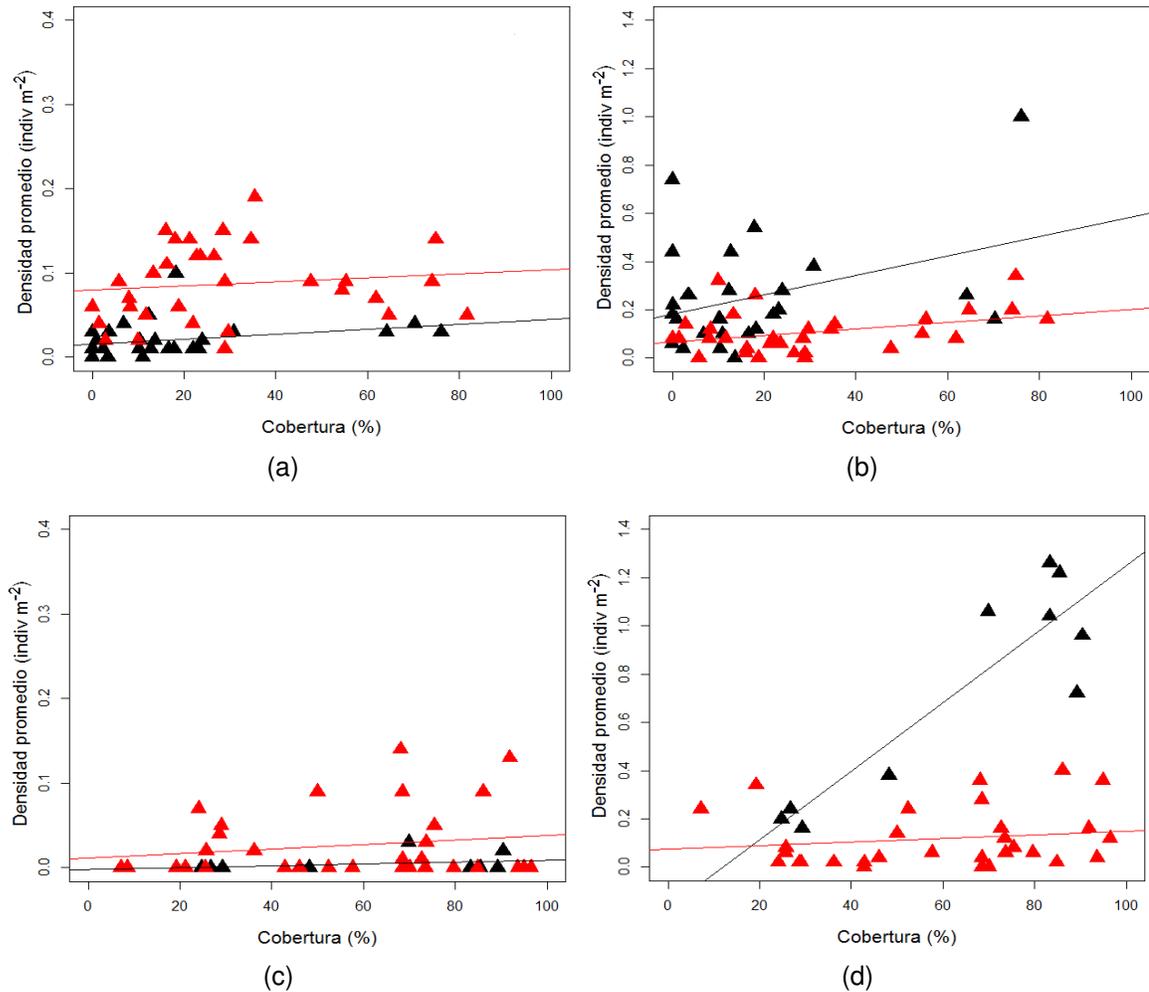


Figura 7: Relación entre la cobertura coralina y la densidad de (a) peces potencialmente depredadores, (b) invertebrados potencialmente depredadores en Cabo Pulmo en mayo (triángulos negros) y noviembre (triángulos rojos), (c) peces potencialmente depredadores y (d) invertebrados potencialmente depredadores en La Paz en mayo y noviembre. Se representa con línea negra la línea de tendencia de mayo y línea roja la línea de tendencia de noviembre.

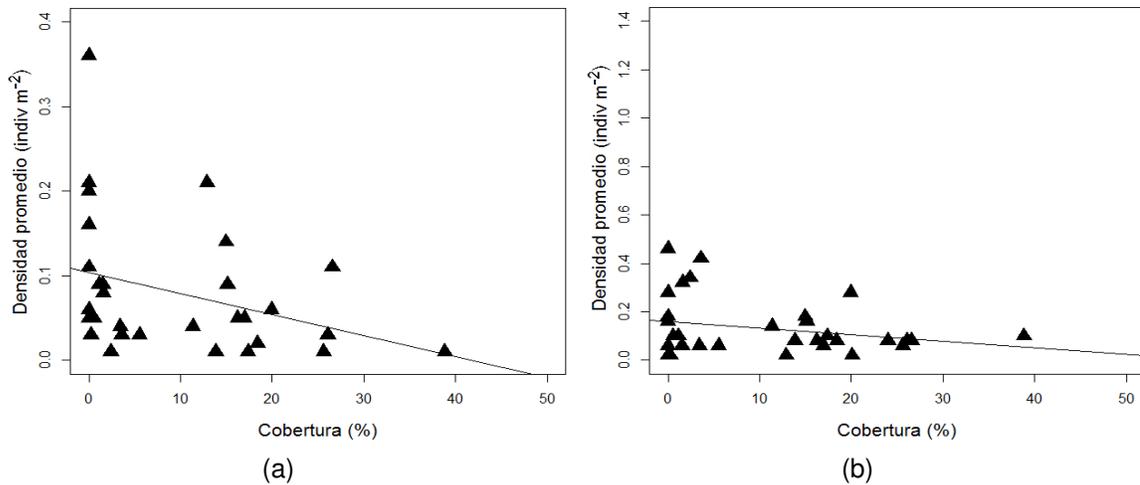


Figura 8: Relación entre la cobertura coralina y la densidad de (a) peces potencialmente depredadores y (b) invertebrados potencialmente depredadores en Los Cabos

Tabla 3: Correlación entre la cobertura de coral y densidad de peces e invertebrados potencialmente depredadores en las distintas localidades de estudio. Se muestra la localidad de estudio, potenciales depredadores, temporada, número de transectos, coeficiente de correlación y valor de significancia estadística obtenido (* $P < 0.05$).

Localidad	Depredadores	Temporada	n	R	P	Temporada	n	R	P
Cabo Pulmo	Peces	Mayo	28	0.20	0.31	Noviembre	32	0.14	0.43
	Invertebrados	Mayo	28	0.11	0.59				
La Paz	Peces	Mayo	10	0.28	0.44	Noviembre	32	0.18	0.31
	Invertebrados	Mayo	10	0.90	$< 0.01^*$				
Los Cabos	Peces	Mayo	31	0.34	0.06	Noviembre	30	0.48	$< 0.01^*$
	Invertebrados	Mayo	33	0.25	0.16				

6.3.3. ANOVA anidado

Los peces presentan variaciones significativas en el ANOVA anidado a partir del factor protección ($P < 0.01$) y el factor temporada ($P < 0.05$) (Tabla 4). El factor localidad no afecta a la densidad de los peces potencialmente depredadores. Las diferencias se presentaron en Los Cabos protección media en mayo con Cabo Pulmo protección estricta de mayo y las zonas sin proteger de ambos meses en La Paz (Tabla 5).

Tabla 4: Tabla de ANOVA anidado para densidades de peces potencialmente depredadores con los factores localidad, estado de protección y temporada.

Fuente de Variación	df	SS	MS	F _s	P
Localidades	2	0.042	0.021	2.434	0.092
Localidades:Protección	3	0.190	0.063	7.286	< 0.001*
Localidades:Protección:Temporada	4	0.114	0.028	3.272	0.014*
Residuales	131	1.137	0.009		

Tabla 5: Valores P obtenidos en el análisis estadístico del anova anidado de la densidad promedio de peces potencialmente depredadores. Se señalan con un asterisco aquellos valores que se encuentran por debajo del nivel de significancia de 0.05.

			Cabo Pulmo		La Paz		Los Cabos					
			Estricta Mayo	Nov.	Sin Prot. Mayo	Nov.	Media Mayo	Nov.			Sin Prot. Mayo	Nov.
CP	Estricta	Mayo		0.28	1	1	1	0.24	1	1	< 0.01*	1
		Nov.			0.92	1	0.99	1	0.41	0.19	0.55	0.99
	Sin Prot.	Mayo			1	1	0.84	1	1	0.12	1	1
		Nov.				1	1	0.97	0.98	0.96	1	1
LP	Media	Mayo					0.96	1	1	0.25	1	1
		Nov.						1	0.15	0.89	0.96	0.96
	Sin Prot.	Mayo							1	< 0.01*	0.97	0.97
		Nov.								< 0.01*	0.95	0.07
LC	Media	Mayo										
		Nov.										
	Sin Prot.	Mayo										
		Nov.										

La tabla del ANOVA anidado de los invertebrados muestra que las variaciones presentadas en las abundancias de invertebrados se van a deber por las diferencias en los tres factores (localidad, localidad y protección, y localidad, protección y temporada) (Tabla 6). La Tabla 7 muestra que las diferencias principales se muestran en La Paz con protección media monitoreada en mayo que presenta diferencias con el resto de zonas. Asimismo, la zona sin proteger de La Paz de mayo también presenta diferencias significativas con todas las demás excepto con la zona no protegida de Cabo Pulmo.

Tabla 6: Tabla de ANOVA anidado para densidades de invertebrados potencialmente depredadores con los factores localidad, estado de protección y temporada.

Fuente de Variación	df	SS	MS	F _s	P
Localidades	2	0.518	0.259	8.854	< 0.001*
Localidades:Protección	3	0.244	0.081	2.785	0.043*
Localidades:Protección:Temporada	4	4.290	1.072	36.653	< 0.001*
Residuales	131	3.833	0.029		

Tabla 7: Valores P obtenidos en el análisis estadístico del anova anidado de la densidad promedio de invertebrados potencialmente depredadores. Se señalan con un asterísco aquellos valores que se encuentran por debajo del nivel de significancia de 0.05.

			Cabo Pulmo			La Paz			Los Cabos			
			Estricta Mayo	Nov.	Sin Prot. Mayo	Nov.	Media Mayo	Nov.	Sin Prot. Mayo	Nov.	Media Mayo	Sin Prot. Mayo
CP	Estricta	Mayo	0.65	0.69	1	< 0.01*	1	< 0.01*	0.62	1	0.99	
		Nov.										0.07
	Sin Prot.	Mayo			0.83	< 0.01*	0.40	0.99	0.06	0.55	0.20	
		Nov.										< 0.01*
LP	Media	Mayo				< 0.01*	< 0.01*	< 0.01*	< 0.01*	< 0.01*	< 0.01*	
		Nov.										< 0.01*
	Sin Prot.	Mayo							< 0.01*	< 0.01*	< 0.01*	
		Nov.										1
LC	Media	Mayo								1	1	
		Nov.										1
	Sin Prot.	Mayo								1	1	
		Nov.										1

6.4. Lesiones

6.4.1. Correlación lineal

No se encontró correlación entre el número de lesiones ponderado con el porcentaje de cobertura coralina y la densidad de depredadores potenciales tanto peces como invertebrados (Figura 9 y Tabla 8) en ninguna de las localidades de estudio.

Tabla 8: Correlación entre las lesiones/cobertura de coral y densidad de peces e invertebrados potencialmente depredadores en las distintas localidades de estudio. Se muestra la localidad de estudio, potenciales depredadores, número de transectos, coeficiente de correlación y valor de significancia estadística obtenido (* $P < 0.05$).

Localidad	Depredadores	n	R	P
Cabo Pulmo	Peces	29	0.07	0.72
	Invertebrados	29	0.04	0.85
La Paz	Peces	30	0.11	0.53
	Invertebrados	28	0.36	0.05

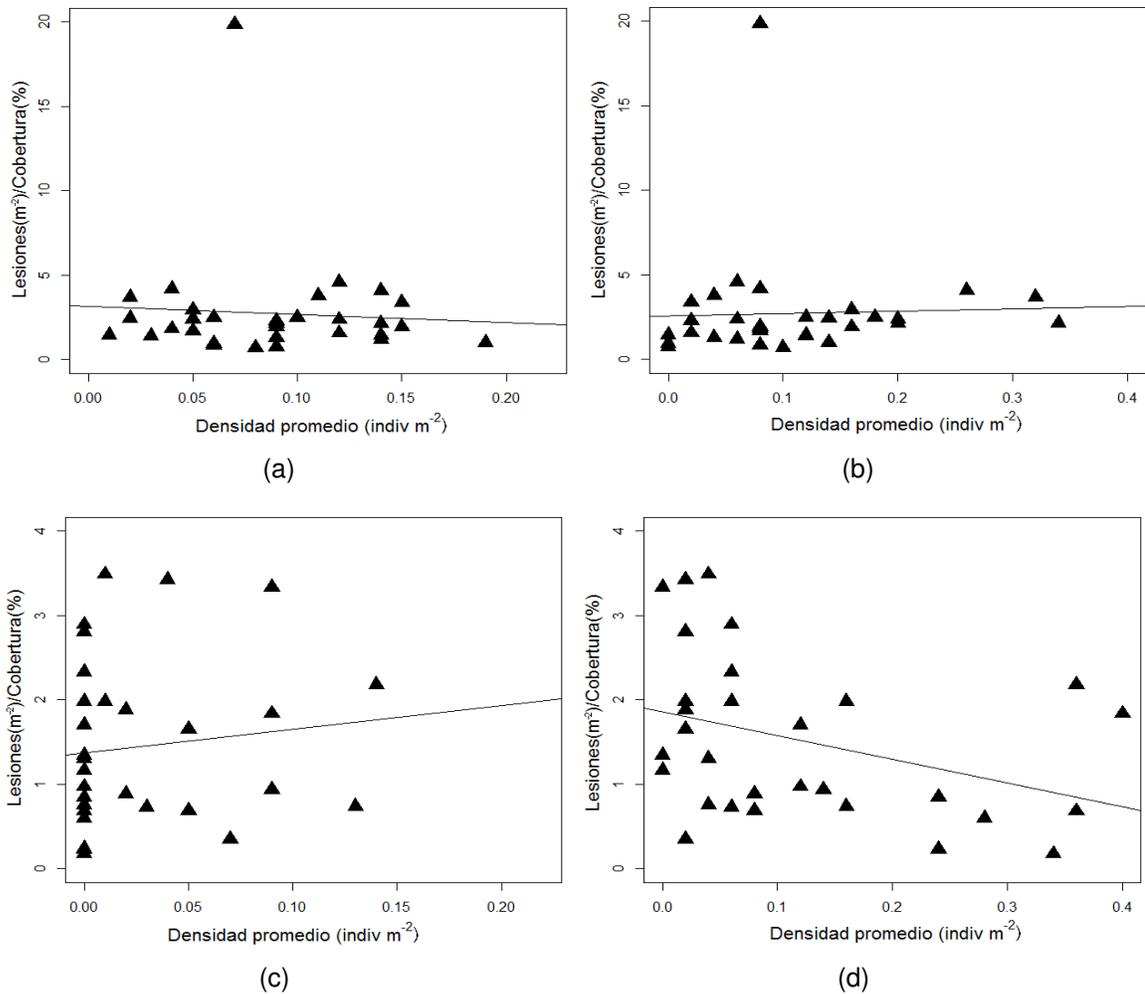


Figura 9: Relación entre el número de lesiones/porcentaje de cobertura coralina y la densidad de los depredadores en las localidades: (a) peces en Cabo Pulmo, (b) invertebrados en Cabo Pulmo, (c) peces en La Paz e (d) invertebrados en La Paz

6.4.2. Prevalencia

El número de colonias observadas en Cabo Pulmo durante el monitoreo de noviembre es de 2,007 de las cuales, 1,059 presentaban algún tipo de lesión y 949 se encontraban aparentemente sanas (prevalencia 52.8 %) (Figura 10a). En La Paz, de las 2,905 colonias registradas 1,087 estaban lesionadas mientras que 1,818 fueron señaladas como sanas (prevalencia 37.4 %). La prevalencia total de la comunidad de Baja California Sur fue de 43.7 %.

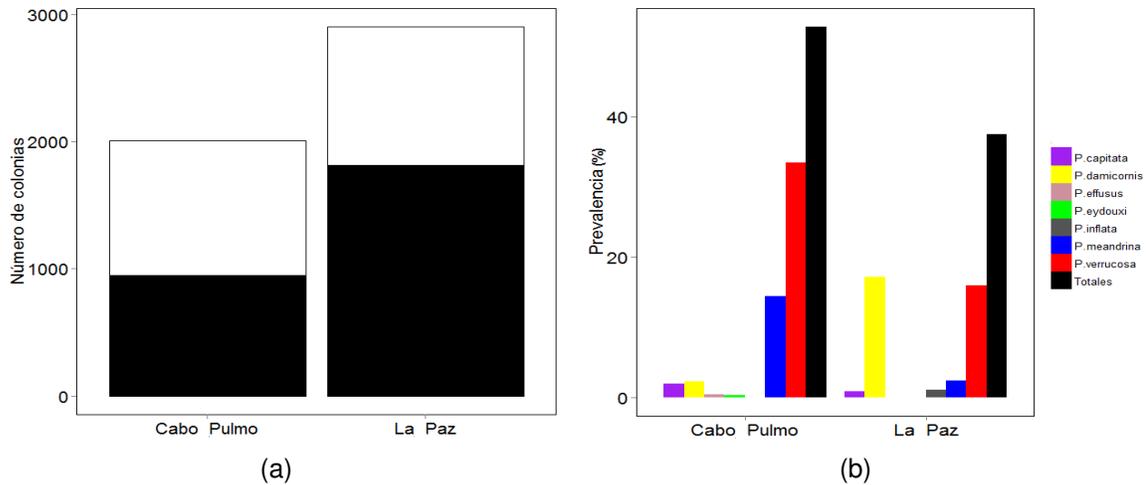


Figura 10: Prevalencia por localidad: (a) colonias sanas (barras negras), lesionadas (barras blancas) y totales en las localidades de estudio y, (b) porcentajes de prevalencia presentados para cada especie

6.4.3. Frecuencia de Ocurrencia

La ocurrencia de lesiones que los potenciales depredadores provocan sobre el coral difiere según las especies (Figura 12). Hay diferencias significativas entre la cantidad de “cicatrices” provocadas por peces en las diferentes especies de coral ($H_{(6,N=173)} = 34.64$, $P < 0.01$). El análisis *a posteriori* señala que estas diferencias se presentan entre *P. damicornis* (1.4 %) con *P. meandrina* (68.2 %) y *P. verrucosa* (33.4 %). La ocurrencia de lesiones provocadas por los invertebrados no presentan diferencias significativas ($H_{(6,N=173)} = 8.86$, $P = 0.18$) entre las distintas especies de coral dañadas.

La prueba Wilcoxon señala que existen diferencias significativas ($W(17) = 5442.5$, $P < 0.01$) entre la cantidad de lesiones ocasionadas por los peces en Cabo Pulmo (53.3 %) y las encontradas en La Paz (10.6 %) (Figura 13). No existen diferencias significativas ($t_{(178)} = 0.10$, $P = 0.92$) entre la cantidad de lesiones ocasionadas por los invertebrados en Cabo Pulmo (1.1 %) y La Paz (0.6 %).

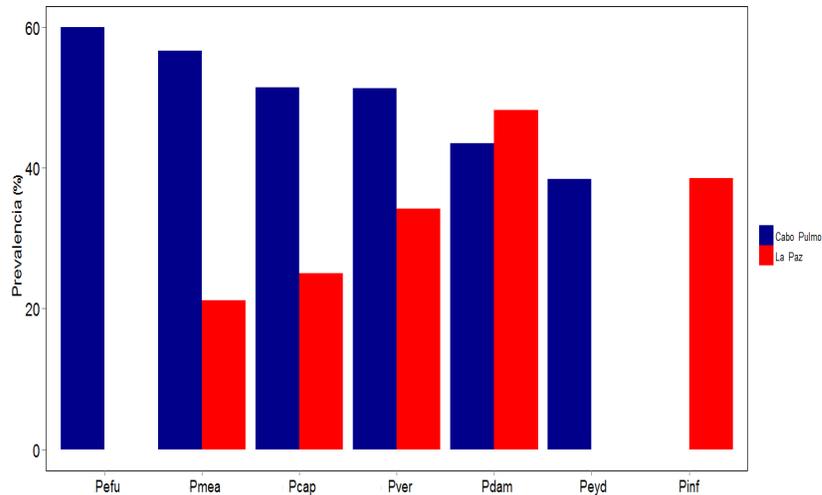


Figura 11: Prevalencia de lesiones de cada especie. Se muestra por orden descendente del porcentaje presentado para Cabo Pulmo (Pcap: *P. capitata*, Pdam: *P. damicornis*, Pefu: *P. effusus*, Peyd: *P. eydouxii*, Pinf: *P. inflata*, Pmea: *P. meandrina* y Pver: *P. verrucosa*)

6.5. Depredación Potencial

6.5.1. Correlación lineal

No se encontró correlación entre el número de aproximaciones y el porcentaje de cobertura coralina en los monitoreos de mayo pero sí en los de noviembre aunque el coeficiente de correlación es muy bajo en todos los casos (Figura 14 y Tabla 9).

Tabla 9: Correlación entre la cantidad de “aproximaciones” observadas a lo largo de los transectos y la cobertura de coral encontrada en las distintas localidades de estudio en ambos meses de monitoreo. Se muestra la localidad de estudio, temporada, número de transectos, coeficiente de correlación y valor de significancia estadística obtenido (* $P < 0.05$).

Localidad	Temporada	n	R	P	Temporada	n	R	P
Cabo Pulmo	Mayo	23	0.13	0.57	Noviembre	31	0.45	0.01*
La Paz	Mayo	10	0.59	0.07	Noviembre	28	0.47	0.01*
Los Cabos	Mayo	25	0.14	0.49				
Totales	Mayo	58	0.01	0.93	Noviembre	59	0.31	0.01*

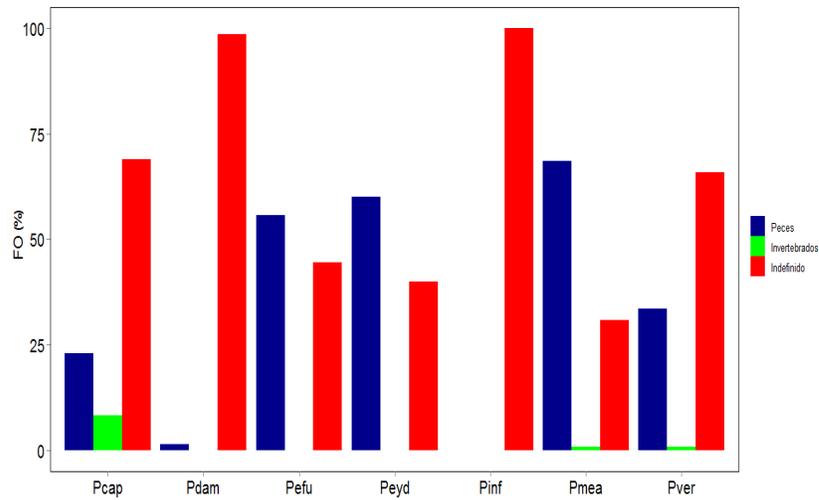


Figura 12: Ocurrencia relativa de las lesiones para cada especie

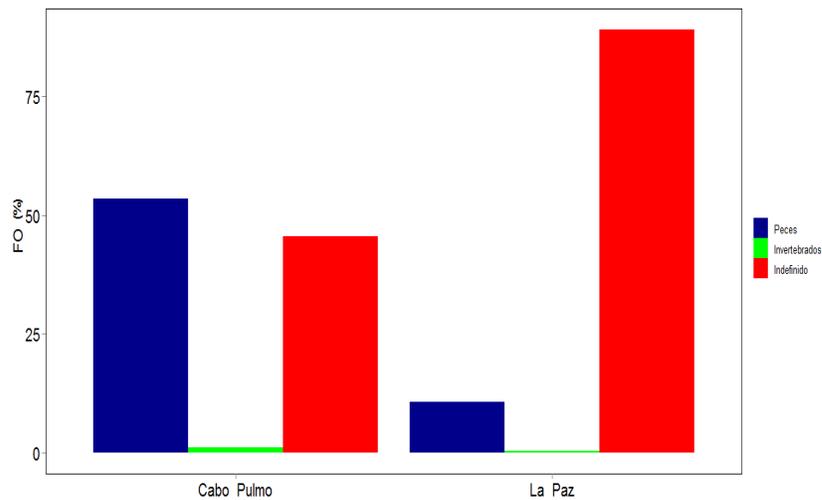


Figura 13: Ocurrencia relativa de las lesiones en las distintas localidades

6.5.2. Censos de peces mediante cilindros

En los cilindros realizados en mayo, tan sólo en Los Cabos se observaron eventos de aproximación de *Arothron meleagris* sobre *Pocillopora verrucosa* en 5 ocasiones y sobre *P. meandrina* en 1. En noviembre en Cabo Pulmo todos los registros de potenciales depredadores fueron sobre *P. verrucosa*, y se observó a *A. meleagris* en 3 ocasiones y *Scarus rubroviolaceus* en 1. En La Paz en noviembre se registraron eventos de aproximaciones del escárido *S. ghooban* sobre *P. verrucosa* en 10 ocasiones.

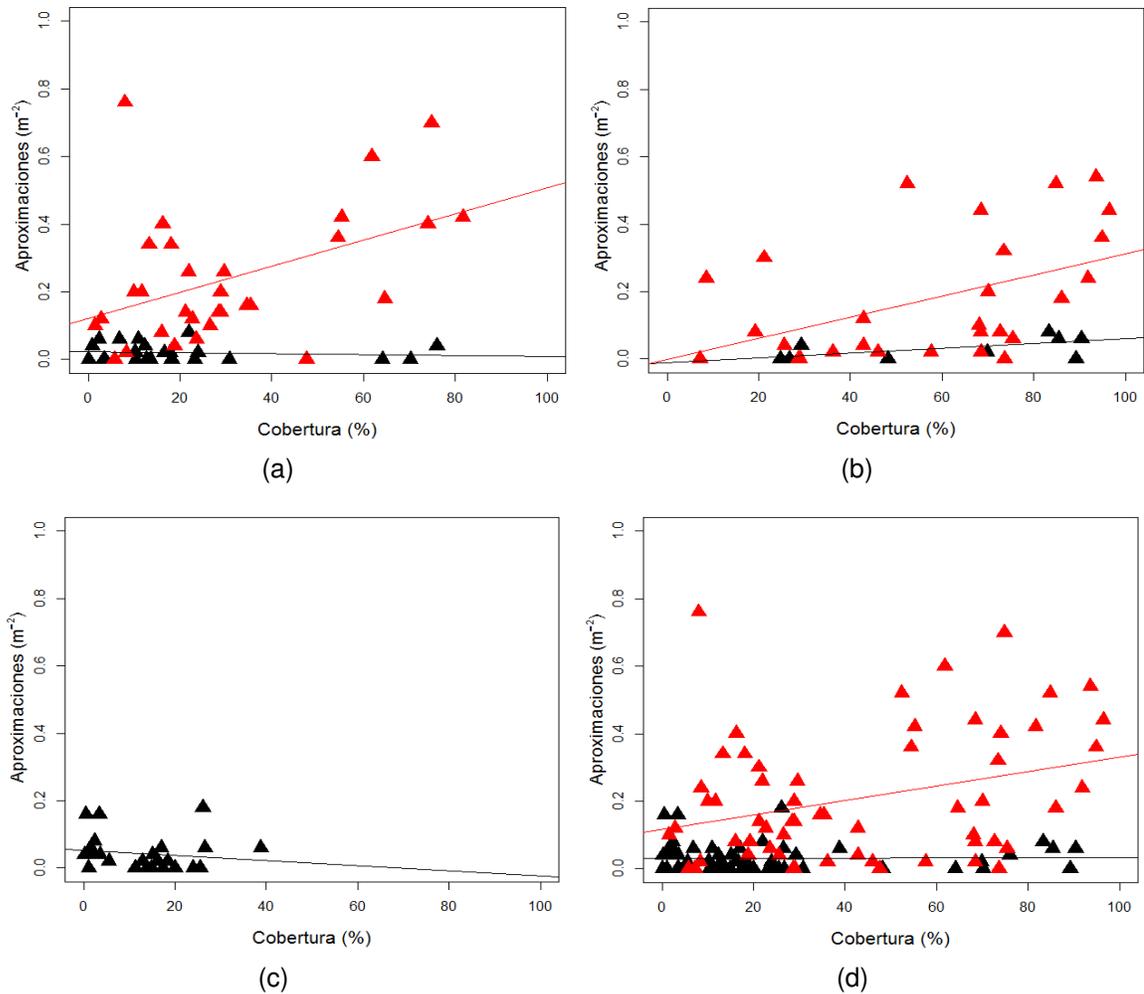


Figura 14: Relación entre la cobertura coralina y el número de “aproximaciones” (m^{-2}) en (a) Cabo Pulmo, (b) La Paz, (c) Los Cabos y (d) totales. Se representa con línea negra la línea de tendencia de mayo y línea roja la línea de tendencia de noviembre.

6.5.3. Videos

La especie con mayor número de aproximaciones observadas por minuto fue *Stegastes acapulcoensis* con un valor de 0.03 aproximaciones $minuto^{-1}$ (Figura 15), por lo general, las aproximaciones observadas para estas especies son realizadas por un sólo individuo en cada video debido a su carácter territorial.

Cabo Pulmo presenta 0.12 aproximaciones $minuto^{-1}$ y La Paz registra datos más altos 0.23 aproximaciones $minuto^{-1}$ (Figura 16). La prueba estadística t señala que no existen diferencias significativas entre el número de aproximaciones observadas en Cabo Pulmo y las observadas en La Paz ($t_{(10)} = -1.26$, $P = 0.23$).

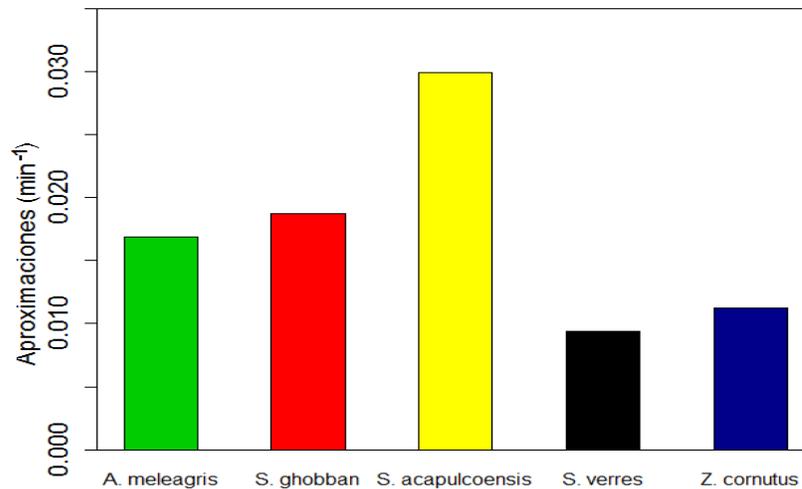


Figura 15: Número de aproximaciones por minuto de cada especie

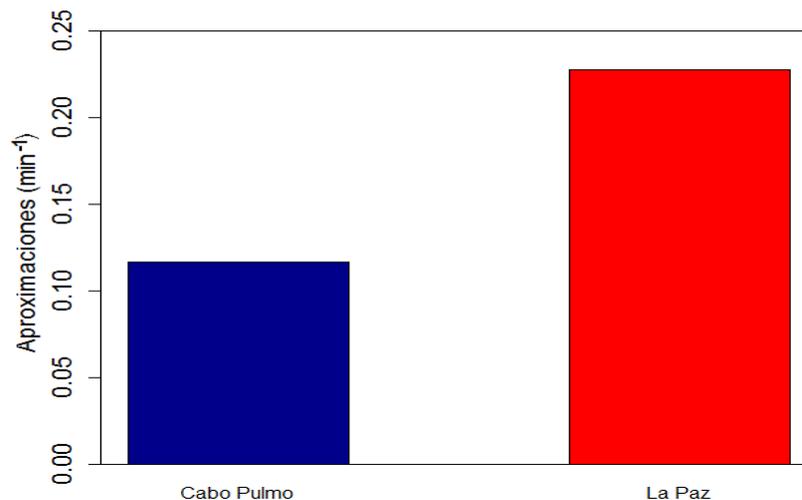


Figura 16: Número de aproximaciones de cada especie en cada localidad

6.6. Variación de poblaciones en Cabo Pulmo desde la declaratoria de Parque Nacional (1995) a la actualidad (2013)

6.6.1. Corales

Los datos obtenidos en la bibliografía señalan que existen diferencias significativas ($H_{(6,N=2940)} = 750.98$, $P < 0.01$) entre las coberturas de coral de los distintos años (Figura 17). El análisis *a posteriori* mostró variaciones de cobertura de coral entre casi todos los monitoreos realizados entre 2008 y 2013. En este análisis no se pueden comparar estadísticamente los primeros cuatro años mostrados debido a que sólo se posee el valor

de porcentaje total sin ninguna medida de dispersión.

No existen anomalías a lo largo de este periodo en la cobertura de *Pocillopora verrucosa*. Sin embargo, si se presenta en la cobertura total de *Pocillopora* en el último monitoreo de noviembre del 2013. No parece que las gráficas de las anomalías presente ningún tipo de tendencia sino que parecen mantener una variación normal.

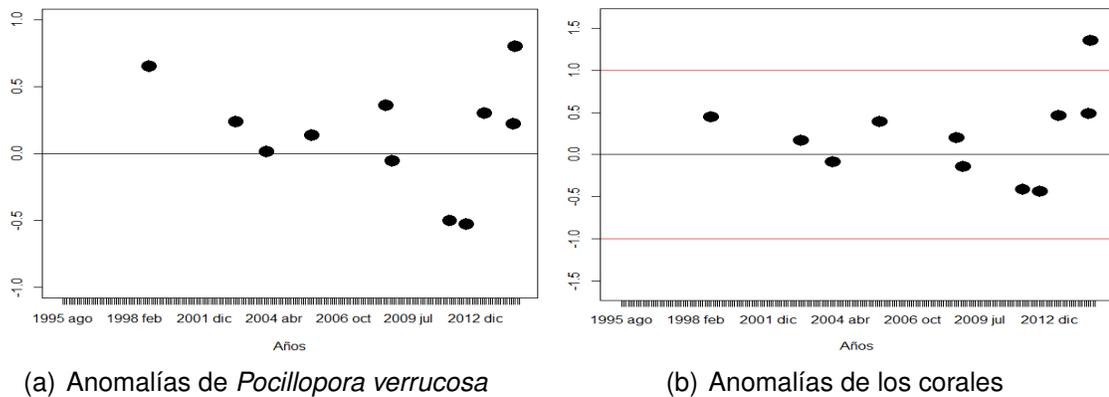


Figura 17: Variación de las anomalías de los porcentajes de cobertura coralina desde la declaración de Parque Nacional hasta noviembre de 2013 para: (a) *Pocillopora verrucosa* y (b) cobertura total de coral. Se representa con líneas rojas el límite de una desviación estándar tanto positiva como negativa.

6.6.2. Peces

No se encontraron diferencias significativas ($F_{(11,3075)} = 1.69$, $P = 0.07$) entre las densidades de peces potencialmente depredadores para cada año estudiado (Figura 18). Solamente el último monitoreo se encuentra por encima de los datos del resto de la serie, tres desviaciones estándar por encima.

Arothron meleagris presenta dos anomalías negativas, ambas antes de la declaratoria de Parque Nacional y dos anomalías positivas en 2012 y 2013. *Sufflamen verres* tan sólo presenta una anomalía negativa antes de la declaratoria y dos después de la misma.

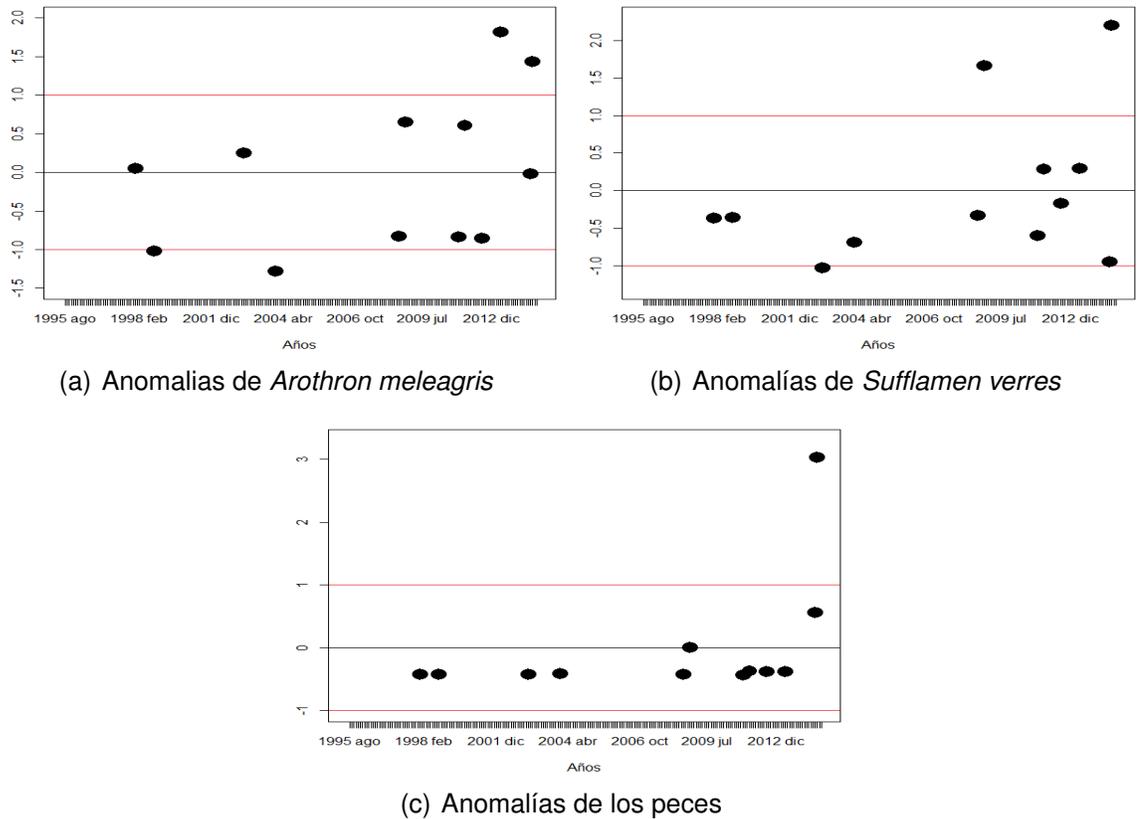
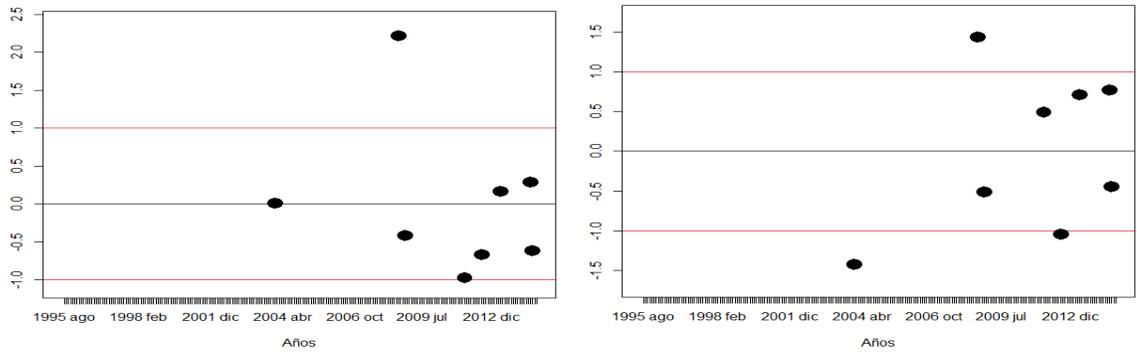
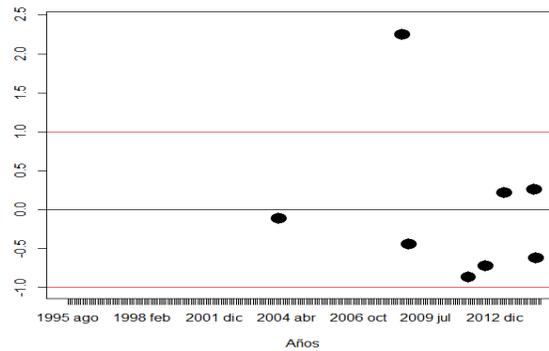


Figura 18: Variación de las anomalías de las densidades de peces desde la declaración de Parque Nacional hasta noviembre de 2013 para: (a) *Arothron meleagris*, (b) *Sufflamen verres* y (c) densidad total de peces. Se representa con líneas rojas el límite de una desviación estándar tanto positiva como negativa.

6.6.3. Invertebrados

Se encontraron diferencias significativas ($H_{(7, N=2225)} = 19.97$, $P < 0.01$) entre las densidades de invertebrados potencialmente depredadores en los años monitoreados (Figura 19). No parece observarse ningún patrón, las anomalías se mantienen dentro de los parámetros normales (excepto el monitoreo de 2008).

Eucidaris thouarsii tan sólo presenta una anomalía por encima de los datos poblacionales pero el resto se mantienen en valores normales. *Pharia pyramidata* presenta una anomalía negativa en el monitoreo de 2003 y también una positiva en 2008 igual que el erizo puntas de lápiz.

(a) Anomalías de *Eucidaris thouarsii*(b) Anomalías de *Pharia pyramidata*

(c) Anomalías de los invertebrados

Figura 19: Variación de las anomalías de las densidades de invertebrados desde la declaración de Parque Nacional hasta noviembre de 2013 para: (a) *Eucidaris thouarsii*, (b) *Pharia pyramidata* y (c) densidad total de invertebrados. Se representa con líneas rojas el límite de una desviación estándar tanto positiva como negativa.

Capítulo 7. Discusiones

En términos generales se rechaza la hipótesis de estudio debido a que los datos obtenidos no permitieron confirmar que los depredadores de coral hayan aumentado su abundancia relativa por el estatus de protección. Las densidades encontradas no presentaron mayor cantidad significativa de depredadores en las zonas con mayor estado de protección. Además el análisis de las bases de datos desde 1995 mostró que los valores de los depredadores apenas presentaron anomalías, por tanto, se han mantenido en valores promedio desde la declaratoria. Sin embargo, se observó mayor cantidad de lesiones y colonias lesionadas en Cabo Pulmo aunque no se presentaron diferencias entre las cantidades de eventos de depredación observados.

El estudio de la depredación tiene una gran complejidad a la hora de su evaluación y cuantificación por la dificultad que conlleva registrar individuos alimentándose activamente (Jayewardene *et al.*, 2009). La bibliografía sirve para definir previamente cuáles son los potenciales depredadores de *Pocillopora* pero, debido a la falta de trabajos de contenido estomacal, no se conoce con exactitud la alimentación de todos ellos. También se presenta la dificultad de cuantificar la depredación si no es en experimentos controlados.

El efecto de los buzos y la interacción con las especies dificultó las observaciones de eventos de depredación en el caso de los peces. Las videograbaciones eliminaban en parte este problema aunque no registraron ataques de todas las especies consideradas como depredadoras de coral. Además, en algunos casos, las bajas densidades poblacionales y la poca frecuencia de alimentación observada hacía que las especies estuvieran presentes en la zona pero nunca fueran observadas depredando.

En el caso de los invertebrados el registro de depredación fue aún menor ya que la observación visual de ésta es muy compleja en campo y tan sólo fue posible observar las "cicatrices" que dejaban en su alimentación. Otros autores lograron observar la alimentación de estos depredadores (tanto peces como invertebrados) debido a los distintos métodos de estudio realizados. Algunos analizaron el contenido estomacal (Glynn *et al.*, 1972; Moreno, 2009), otros realizaron experimentos controlados midiendo distintos parámetros de la alimentación o hábitos de comportamiento alimenticio que los permitía

corroborar la alimentación de las especies (Glynn *et al.*, 1972, 1979; Glynn, 1983, 1988, 1997; Guzmán, 1988; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999; Pratchett, 2001; Stewart *et al.*, 2006).

Algunos autores como Bellwood y Pratchett (2013) no consideran coralívoros a los individuos que su dieta no consta de al menos 80 % de coral, dejando fuera de esta clasificación a muchos otros depredadores de coral, de alimentación más generalista. Sin embargo sus efectos en las estructuras comunitarias coralinas pueden tener gran importancia por distintos factores como frecuencia de alimentación, lesiones ocasionadas o incluso la abundancia poblacional. Individuos que se alimentan de coral ocasionalmente pero con poblaciones muy abundantes pueden causar globalmente más daño que aquellos coralívoros estrictos cuyas poblaciones sean muy escasas.

En la caracterización de los potenciales depredadores realizada para Baja California Sur se tuvo en cuenta a todos los individuos que dañan la estructura coralina al alimentarse. En este estudio se consideró tanto a coralívoros estrictos, como a depredadores específicos, generalistas, ocasionales e individuos que son considerados bioerosionadores (principalmente erizos y estrellas de mar). Se realizó de esta manera porque se consideró la importancia de analizar a todo tipo de individuos que dañaban el coral en su alimentación sin tener en cuenta el porcentaje de los corales en su dieta. El análisis bibliográfico y las observaciones de campo permitieron llevar a cabo el objetivo de realizar un listado de potenciales depredadores de *Pocillopora* (Tabla 2) que refleja el elenco sistemático de las especies depredadoras del coral más abundante de Baja California Sur.

Otra dificultad en la evaluación de las densidades de invertebrados potencialmente depredadores radica en que su actividad es distinta entre el día y la noche (Carpenter, 1997). Algunos salen en la noche a forrajear y durante el día permanecen en cuevas que los mantienen a salvo de depredadores. En este trabajo los materiales utilizados para los buceos nocturnos no permitieron observar el comportamiento de los peces durante la noche, por ello no se evaluaron las diferencias de éstos y sólo se realizaron los monitoreos nocturnos para el estudio de los invertebrados.

Se asume cierta subestimación tanto de la cantidad de especies observadas como de la cantidad de individuos que aparecen en la noche debido a la dificultad de registrar a las especies de invertebrados potencialmente depredadoras con las que se está trabajando por su pequeño tamaño y por la reducida visibilidad que se tiene en los monitoreos nocturnos. Ésto, junto al pequeño tamaño de muestra, puede ser un impedimento para la observación de posibles diferencias reales entre el día y la noche. Al sólo poder registrar tres especies, dos de ellas de gran tamaño (*Eucidaris thouarsii* y *Phraria pyramidata*), fáciles de observar tanto en el día como en la noche, y debido a que los monitoreos se realizaron en los mismos sitios las poblaciones que se registraron en los distintos periodos del día no son estadísticamente significativas.

La cantidad de alimento no es un factor limitante para los potenciales depredadores de *Pocillopora* (Guzman y Robertson, 1989). Este género es el más abundante y dominante en todas las comunidades coralinas del Pacífico Oriental Tropical (Reyes-Bonilla, 2003), así como, de Baja California Sur. Los parches coralinos de La Paz presentan mayores porcentajes de cobertura que arrecifes de similares características en Cabo Pulmo (CONANP, 2007) y Los Cabos (Figura 5).

Los corales proveen mayor capacidad de albergar individuos por el aumento de hábitats, alimento, zona de reclutamiento y refugio para las especies (Stella *et al.*, 2011). Por tanto, la mayor cobertura encontrada en los parches coralinos de La Paz proporciona mayor cantidad de hábitat para los invertebrados depredadores. Además la densidad de peces potencialmente depredadores de coral en esta localidad fueron entre 4 y 5 veces menores que en Cabo Pulmo, habiendo incluso, especies como *Arothron meleagris*, *Scarus perrico* y *Scarus rubroviolaceus* que no aparecieron en los censos de La Paz. Las especies de peces depredadoras de coral también se alimentan de los invertebrados estudiados en esta tesis (Glynn *et al.*, 1972).

Además, la escasez de invertebrados encontrados en Cabo Pulmo hace que los corales no encuentren oposición para compactarse más disminuyendo así el espacio disponible para el refugio de estos organismos. Por tanto, los invertebrados de La Paz encontraron menor amenaza de depredadores y mayor cantidad de hábitat disponible que los de Cabo Pulmo. Por todo ello, La Paz fue la única localidad que presentó correlación sig-

nificativa entre las densidades de invertebrados y la cobertura de coral (Figura 7 y Tabla 3). Los Cabos tiene valores similares a los encontrados en Cabo Pulmo en cuanto a densidad de depredadores y cobertura coralina, de forma que tampoco presentó correlación entre estos factores siguiendo los patrones anteriormente señalados para Cabo Pulmo (Figura 8 y Tabla 3).

Fuchs (2013) señala que no existe correlación entre la abundancia y riqueza de invertebrados con la cobertura de coral vivo. Esto se cumplió en el caso de Cabo Pulmo y Los Cabos, sin embargo si existió correlación en La Paz. Esto pudo deberse a que este autor no encontró correlación en la localidad de estudio impactada debido a que esta localidad tenía muy poco coral vivo, al contrario que en la zona monitoreada de La Paz (zona con menor protección) donde el porcentaje de cobertura coralina es mayor que en la localidad de mayor protección, Cabo Pulmo. El propio autor admitió que si hubiera algún tipo de correlación podría encontrarse oculta por la baja cantidad de coral vivo que observó.

En el caso de la comunidad íctica no se encontró correlación entre la cantidad de peces potencialmente depredadores y la cobertura coralina en ninguna de las localidades. Como ya se ha señalado anteriormente la alimentación de los peces depredadores de coral es muy amplia e incluye otros organismos como invertebrados y macroalgas. Por ejemplo *Arothron meleagris* uno de los depredadores de coral más activos y estudiados, presentó en un análisis de contenido estomacal tan sólo un 14 % de coral (Moreno, 2009). La mayoría de ellos no son coralívoros estrictos, por tanto también pueden vivir en zonas con bajas densidades de coral o incluso en zonas sin cobertura coralina, es decir no viven estrechamente ligados al coral y por ello, no hubo correlación entre la cantidad de peces y la cobertura de coral, el porcentaje de cobertura de coral vivo no es un buen indicador de la riqueza o abundancia de peces (Gratwicke y Speight, 2005).

Estos mismos resultados obtuvieron Luckhurst y Luckhurst (1978); Bouchon *et al.* (1987) y Roberts (1987). Sin embargo Chabanet *et al.* (1997) señala que hay mayor correlación en ambientes perturbados o con menor protección que en ambientes protegidos. La inconsistencia en la búsqueda de la relación entre el sustrato y la comunidad íctica que se presenta en la literatura es debida principalmente a las diversas metodologías que se usan, tanto de muestreo como los distintos sitios de estudio o métodos de evaluación

(Chabanet *et al.*, 1997). Además, estas relaciones pueden variar de acuerdo al comportamiento de los peces estudiados y al grupo de peces que se estudia, que estén más o menos asociados al coral.

Esta falta de correlación explica que después de eventos de blanqueamiento masivo de coral las poblaciones de peces depredadores de coral mantengan sus poblaciones y su presión sobre el ecosistema de forma constante a pesar de la mortalidad parcial del coral (Guzmán y Cortés-Núñez, 1992; Glynn, 1994; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999) y consecuente disminución de la cobertura coralina. Se ha observado que las comunidades ícticas se ven influenciadas por la naturaleza del sustrato (cobertura coralina, diversidad coralina, rugosidad) (Luckhurst y Luckhurst, 1978), pero la correlación entre sustrato y composición de la comunidad (abundancia, riqueza, diversidad, biomasa) va a depender de otros factores como la profundidad, la competencia entre individuos, la depredación (Chabanet *et al.*, 1997) y el tamaño de los individuos (Luckhurst y Luckhurst, 1978).

De acuerdo con el ANOVA anidado el estado de protección es el factor principal que marcó las diferencias en la cantidad de peces potencialmente depredadores de Baja California Sur (Tabla 4). El mes de muestreo también se presentó como un factor importante de variación. Por el contrario, las localidades no son un factor que por sí mismo presentara variación en las densidades de peces potencialmente depredadores.

Los datos de Cabo Pulmo no variaron significativamente a lo largo de los monitoreos (Tabla 5), de forma que no se mostró estacionalidad en esta localidad (Villarreal-Cavazos, 1988; Alvarez-Filip *et al.*, 2006). No se puede confirmar que no exista estacionalidad debido a que sólo se monitoreó un mes en cada temporada y esto no permite extrapolar el resultado obtenido. Por tanto, puede que exista estacionalidad y no se observe por estar enmascarada entre meses que pueden no ser lo suficientemente diferentes.

Probablemente, como señalan Alvarez-Filip *et al.* (2006) tanto las variables oceanográficas como la temperatura pudieran ser la razón de que la composición íctica de Cabo Pulmo fuese más estable. Además, Cabo Pulmo es relativamente independiente de las variaciones de productividad primaria, no se ve afectada por el aumento de clorofila *a* y planctón característico en el sur del Golfo de California en los meses de invierno (Alvarez-

Borrego y Lara-Lara, 1991) ni por el bloom béntico de macroalgas en primavera e invierno (Huerta-Múzquiz y Mendoza-González, 1985).

A pesar de esto, según Villarreal-Cavazos *et al.* (2000) el carácter transicional de la localidad hace que la abundancia de peces varíe según la época del año, siendo más abundantes en invierno y menos en verano . Nuestros datos mostraron abundancias algo más de cuatro veces mayores en noviembre que en mayo. Sin embargo, como ocurre en esta tesis, estas variaciones no siempre son detectadas estadísticamente (Alvarez-Filip, 2004; Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006).

La Paz tampoco presenta variabilidad ni en las zonas de protección ni en los meses monitoreados. Sin embargo, se ha estudiado que en el Golfo de California y en La Paz existe estacionalidad de la comunidad íctica en arrecifes rocosos y coralinos , con mayor abundancia de individuos en los meses fríos que en los cálidos (Pérez-España *et al.*, 1996; Aburto-Oropeza y Balart, 2001). Aunque, en muchos casos las especies no presentan variaciones en sus densidades entre temporadas (Talbot *et al.*, 1978).

En los monitoreos tan sólo se registró una especie en mayo (*Scarus ghobban*) y dos en noviembre (*S. compressus* y *S. ghobban*). Ambas especies han sido observadas en distintos hábitats (Aburto-Oropeza y Balart, 2001). Además, su alimentación herbívora hace que los *blooms* algales antes mencionados les permitan tener alimento asegurado en primavera e invierno. Asimismo la longevidad de estas especies (longevidad máxima de 18-20 años) (Choat y Robertson, 2002) es otro factor que indica que son poco susceptibles a variar sus poblaciones de forma estacional. Por tanto, los cambios en las densidades de estas especies pudieron deberse más a la migración entre hábitats por la disponibilidad de alimento y refugio, que a variación poblacional.

La zona de protección media de Los Cabos marca las diferencias en el ANOVA anidado con respeto al resto del conjunto de datos. La categoría de protección aplicada en Los Cabos junto a las diferentes características físicas y geográficas, al compararse principalmente con La Paz y más concretamente con la zona no protegida hace que las mayores diferencias se obtuvieran entre estas zonas. La influencia de la corriente de California rica en nutrientes y su mezcla con las aguas cálidas de la corriente Ecuatoriana, junto a las

surgencias que aquí se dan hace que sea una gran zona de mezcla (Arizpe y Bermúdez, 2013) y una zona de transición entre aguas o ecotono con las características que esto conlleva. Debido a estas características se presentó mayor riqueza y abundancia de especies de peces potencialmente depredadoras de coral que en la zona de protección estricta de Cabo Pulmo.

En la zona de protección media de Los Cabos se da la particularidad de presentar las mayores abundancias promedio de peces depredadores de coral, pero también los menores porcentaje de cobertura coralina (<1%). La protección en esta localidad se centra en las cascadas de arena submarinas y no en los ecosistemas coralinos. La gran abundancia de potenciales depredadores de coral en zonas arenosas con baja cobertura coralina indica la movilidad de estas especies entre ecosistemas coralinos y ecosistemas arenoso y rocosos.

Las distintas zonas monitoreadas dentro de cada localidad se encontraban a distancias relativamente cercanas, por lo cual se espera que exista una importante aportación de individuos de la zona protegida a la zona no protegida. Por ello, en el ANOVA anidado no se presentaron diferencias dentro de las localidades. No había ningún tipo de barrera que impidiese el flujo entre zonas y se tiene evidencia de que las zonas protegidas no sólo protegen los organismos marinos *in situ*, sino que también incrementan la productividad en un amplio área (Alcala, 1988).

Por otro lado, se esperaba encontrar mayores diferencias en las densidades de peces potencialmente depredadores entre los distintos estados de protección, ya que la implementación de reservas marinas generalmente implica un aumento en las características poblacionales (abundancia, diversidad, biomasa y tamaño de los individuos) de la comunidad íctica (Russ y Alcala, 1996; Wantiez *et al.*, 1997; Russ y Alcala, 1998; Friedlander *et al.*, 2003; Halpern, 2003; Lester *et al.*, 2009). Aunque, se ha observado que la abundancia, en algunos casos, puede no presentar cambios significativos a lo largo del tiempo (Roberts, 1995) o aumentar al principio sus valores y luego disminuir a niveles normales (Conan, 1986), e incluso, disminuir con el tiempo (Dufour *et al.*, 1995).

El ciclo de vida y el grado de explotación de cada especie va a afectar a la respuesta

ante la protección (Halpern y Warner, 2002). Especies de crecimiento lento y maduración tardía con problemas en el reclutamiento de larvas van a dar respuestas más lentas ante los estados de protección que aquellos individuos de crecimiento y maduración rápida. Asimismo, aquellos individuos que estén altamente afectados por la pesca, al prohibirla o restringirla van a tener la facilidad de aumentar rápidamente sus densidades si se dan las condiciones para ello.

En el caso de los invertebrados, el ANOVA anidado presentó variaciones en todos los factores considerados (localidad, estado de protección y temporada) (Tabla 6). Las diferencias se presentaron en los monitoreos realizados en La Paz en mayo (tanto para protección estricta como para protección media) con el resto de monitoreos (Tabla 7). Esto se debe al control que los peces tienen sobre los invertebrados en localidades como Cabo Pulmo y Los Cabos, mientras que en La Paz el control fue menor por la menor cantidad de depredadores de invertebrados como se ha señalado anteriormente. Aunque las diferencias estadísticas no son significativas, la magnitud de la variación de las poblaciones tanto en densidad como en riqueza fue lo suficientemente grande como para ocasionar cambios a nivel ecosistémico.

La cantidad de invertebrados en La Paz fue muy elevada comparada con el resto de localidades, tanto que además presentó correlación con la elevada cobertura coralina como ya se había señalado anteriormente. Los corales proporcionan refugio a los invertebrados y la escasez de depredadores en esta localidad les permite tener poblaciones muy elevadas. El aumento de depredadores impacta directamente en la abundancia de algunos invertebrados como estrellas de mar y erizos disminuyendo sus poblaciones (Reyes-Bonilla y Álvarez-Filip, 2008). Estos autores sugieren que el incremento de peces depredadores causan una sustancial modificación de la composición de todo el ecosistema.

En Cabo Pulmo, se ha observado que *Eucidaris thouarsii* no impacta de manera significativa al ecosistema por su bajo consumo de coral (<5%) (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1999). En esta tesis se obtiene una densidad promedio menor a 0.20 individuos m^{-2} , valores comparables a los obtenidos por Robinson y Thomson (1992) y por Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera (1999), los cuales señalan que el daño de estos individuos

es mucho menor que en otras comunidades del Pacífico. La baja abundancia del erizo puntas de lápiz evita la posibilidad de una rápida destrucción del sustrato arrecifal y pérdida de la estructura ecosistémica por bioerosión (Glynn, 1997). *E. thouarsii* afectará en mayor medida en La Paz, no solo por su mayor abundancia (densidad promedio tres veces mayor que en Cabo Pulmo), sino también por la baja abundancia de peces que se alimentan del erizo puntas de lápiz, el cual se alimenta de coral sólo en sitios donde no es depredado por peces (Glynn *et al.*, 1979; Glynn, 1983).

Las lesiones son un componente normal de las comunidades constructoras de arrecifes (Vargas-Ángel, 2009). Pero hay muchos inductores que pueden incrementar la prevalencia y comprometer la estabilidad del ecosistema (Rodríguez-Villalobos *et al.*, 2014). La pérdida de tejido ocasionada por la depredación de peces es una de las lesiones más comunes en el Pacífico mexicano (Rodríguez-Villalobos *et al.*, 2014).

Como se señala en la hipótesis, se obtuvo mayor porcentaje de colonias lesionadas y mayor cantidad de lesiones ocasionadas por peces en Cabo Pulmo que en La Paz (Figura 10 y Figura 13). Las lesiones provocadas por invertebrados no presentan diferencias estadísticas significativas entre las localidades de estudio. Los valores encontrados de prevalencia en Baja California Sur 43.7% se asemejan a los reportados por Rodríguez-Villalobos *et al.* (2014) para todo el Pacífico mexicano (42%).

Por tanto, las condiciones físico-geográficas y el mayor estado de protección de Cabo Pulmo favoreció la mayor cantidad de lesiones ocasionadas por peces. Sin embargo, no se observó que existiera correlación entre la cantidad de lesiones ponderada con el porcentaje de cobertura y la densidad de depredadores potenciales (Figura 9, Tabla 8). Jayewardene *et al.* (2009) señalaron que la densidad de lesiones es un reflejo de la abundancia de peces coralívoros, aunque posteriormente no observaron esta relación con dos depredadores de coral, al igual que ocurrió en este trabajo para la comunidad de peces e invertebrados depredadores de coral. Por ello, estos mismos autores indican que las poblaciones de estos peces no están reguladas por la abundancia de sus presas (el coral).

La presencia de un gran número de corales con mordeduras de peces puede implicar

un ecosistema muy saludable con grandes poblaciones de peces (Sandin *et al.*, 2008). Alternativamente, el exceso de mordidas de peces puede incrementar en ambientes marinos perturbados por sobrepesca, por ejemplo, la disminución de peces que se alimentan de coralívoros puede mejorar las poblaciones de coralívoros debido a que ya no hay un control sobre el crecimiento de la depredación y por ello se incrementa la depredación en los corales (Raymundo *et al.*, 2009).

El amplio rango alimenticio que tienen los peces depredadores de coral se presenta como uno de los motivos para que no se obtuviese correlación entre coral y densidad de depredadores. En el caso de los invertebrados la falta de correlación, así como los bajos registros de ocurrencia de lesiones podrían deberse a la complejidad de registrar lesiones de éstos. Algunos apenas dejan cicatrices visibles en el coral y se alimentan en las bases o las ramas, zonas poco visibles donde la observación mediante buceo autónomo es muy complejo.

Las distintas frecuencias de ocurrencia de lesiones para las especies de *Pocillopora* indican la posible preferencia de los peces potencialmente depredadores por unas especies antes que por otras (Figura 12). El análisis realizado, señala que los peces lesionan o se alimentan más de *P. meandrina* y *P. verrucosa* que de *P. damicornis* debido a que el porcentaje de lesiones encontradas en esta última especie es significativamente menor que las otras dos anteriores. Los depredadores de coral a menudo muestran preferencias por un tipo de presas y consumen sólo ciertas especies dentro de los corales disponibles (Cole *et al.*, 2008; Rotjan y Lewis, 2008).

Las lesiones presentadas por los invertebrados no presentan variaciones significativas entre las especies. La mayor preferencia de invertebrados sobre alguna especie de coral podría afectar de forma local e incluso poblacional a la especie afectada, debido a que las lesiones de éstos son más difíciles de recuperar, tienen el menor porcentaje de recuperación (Oren *et al.*, 1997). Además, la forma de las lesiones puede jugar un papel importante en la recuperación del coral, lesiones de tamaños distintos reciben distinta cantidad de energía para recuperar la zona dañada (Oren *et al.*, 1997). La capacidad total de recuperar una lesión es un factor fundamental en la supervivencia de los corales (Oren *et al.*, 1997).

La gran cantidad de lesiones registradas en las cuales no se pudo identificar el causante o cuya pérdida de tejido no se debe a la depredación por algún organismo, provoca gran incertidumbre en los análisis de frecuencia de ocurrencia de lesiones. Estos datos pueden hacer que cambie la tendencia observada hasta el momento, sobre todo en especies cuya determinación de las lesiones es altamente complicada y el porcentaje de lesiones identificadas como indefinidas es muy elevado. Asimismo, la falta de evidencia de depredación conlleva el supuesto de que un agente infeccioso puede ser responsable del daño en el tejido coralino (Work y Aeby, 2011), de modo que la incertidumbre es menor debido a que no todas las lesiones identificadas como “indefinidas” se deben a depredación.

No se encontró correlación en mayo y fue bajo el coeficiente de correlación encontrado en noviembre entre la cantidad de “aproximaciones” y la cobertura de coral. La observación de las interacciones de los depredadores podría estar afectada por el efecto del buzo y hacer que esa relación estuviera enmascarada o sesgada. Aunque, como ya se ha señalado anteriormente, la amplia dieta de los depredadores aquí considerados hace que el registro de eventos de depredación fueran realmente escasos y tan sólo se pudieran registrar mayores cantidades de invertebrados sobre el coral, sin poder observar alimentación en muchos de ellos. Además, las bajas observaciones pueden deberse al comportamiento prudente de los depredadores de coral, logrando de esta forma, no acabar con las poblaciones del recurso.

En los videos no se observan diferencias significativas en el número de aproximaciones promedio de las localidades. En La Paz tan sólo se registraron dos especies que dañan el tejido coralino: juveniles de *Scarus ghobban* y el territorial *Stegastes acapulcoensis*. La gran presencia en videos de individuos de la familia Scaridae y la escasez de grabaciones de éstos en eventos de aproximación señala que estos peces son importantes herbívoros y mantienen alta resiliencia de los ecosistemas arrecifales ya que no dejan que las algas crezcan y compitan con los corales por la luz y el espacio. Estas observaciones confirman que su efecto depredador sobre los corales es mucho menor que el beneficio que aportan a estos ecosistemas.

La observación de eventos de depredación se ha mostrado muy escasa en campo

(cilindros y observaciones en transectos). La alimentación generalista de la mayoría de los depredadores de coral hace que el registro de eventos de depredación sea bastante difícil, además de verse afectada la interacción de las especies tanto por el buzo como por la cámara. Debido a esto, las grabaciones de eventos de aproximación en los videos también han sido mínimas a pesar de registrar la presencia de muchos de los depredadores de Baja California Sur.

Las declaratorias de protección tienen como objetivo principal la conservación de ciertas zonas para conseguir la recuperación del hábitat y mantener las poblaciones y ecosistemas en su estado natural (Russ y Alcalá, 2004). Limitar o prohibir la pesca conlleva una respuesta, más o menos rápida, de recuperación de especies anteriormente amenazadas por el efecto antropogénico de esta actividad. También implicará una respuesta indirecta en aquellas especies que sean competidoras o presas de las demandadas por pesca (McClanahan *et al.*, 2007), haciendo que aumente la competencia y depredación en el ecosistema y se den las variaciones poblacionales debido a las relaciones tróficas que esto implica.

Se ha señalado que en Cabo Pulmo se observó el aumento significativo de la abundancia de especies de peces a partir del año 2003, ocho años después de la declaratoria (Saldivar-Lucio, 2010). Aburto-Oropeza *et al.* (2011) muestra que esta reserva, después de 15 años de protección, ha sido efectiva en términos de riqueza y biomasa principalmente. Sin embargo, los peces potencialmente depredadores de coral apenas presentan alguna anomalía en los últimos monitoreos realizados y no se observa ningún patrón de crecimiento en los datos.

Las familias de los depredadores aquí estudiados no estuvieron afectadas por la pesca (tan sólo los escáridos son objetivos de pesca en algunas localidades), por ello la protección les va a afectar en base al aumento de especies depredadoras de los coralívoros. La abundancia de depredadores tope y carnívoros en Cabo Pulmo se aproxima a invertir la pirámide trófica de los peces arrecifales debido a la falta de presión por pesca (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011).

La falta de datos de los primeros años de protección en Cabo Pulmo (de 1995 a 1998)

impiden observar si existe un aumento en la cantidad de individuos en este corto periodo de tiempo. Halpern y Warner (2002) observan que las respuestas biológicas son muy rápidas en el tiempo ya que ocurren en los primeros años de protección (1-3 años) y que la respuesta es independiente del tamaño de la reserva. También señalan que los patrones observados en las distintas reservas no son similares entre todas ellas de forma que no se puede extrapolar el comportamiento de una reserva a otra.

La mayoría de los estudios realizados en zonas protegidas no exceden de los 20 años, tiempo insuficiente para detectar la trayectoria completa del cambio en las poblaciones (McClanahan, 2000; Russ y Alcala, 2004). Russ y Alcala (2004) y McClanahan *et al.* (2007) contradicen lo señalado por Halpern y Warner (2002) ya que en sus trabajos no encuentran una respuesta tan rápida y señalan que esa velocidad de respuesta no es biológicamente realista debido a que va a necesitar de tasas de reclutamiento de individuos (tanto por larvas como por migración) muy rápidas. Sugieren que la recuperación de las poblaciones y el estado de equilibrio se alcanzan después de, al menos, 15 años de protección (McClanahan *et al.* (2007) señalan que incluso más de 37 años), aunque estos datos varían entre familias.

Se ha observado que uno de los efectos más comunes que provocan los peces en el ecosistema cuando alcanzan poblaciones estables después de la declaratoria de un estado de protección, es la disminución de erizos de mar (McClanahan *et al.*, 2001, 2007). Las poblaciones de invertebrados pueden presentar respuestas positivas, negativas o no presentar respuesta, ante la declaración de una zona como protegida (Halpern, 2003). En nuestro caso, al igual que ocurre en otros trabajos, no se observaron cambios significativos a lo largo del tiempo, las características poblacionales se mantienen estables durante el periodo de estudio. Por tanto, las condiciones que se presentan en Cabo Pulmo (alta cantidad de depredadores y pocos refugios) han mantenido constantes las poblaciones de invertebrados desde la declaratoria de Parque Nacional.

La cobertura coralina mantiene valores no anómalos a lo largo del tiempo. La falta de perturbación antropogénica haría pensar que la cobertura tendería a aumentar ya que en Cabo Pulmo hay sustrato disponible para que los corales se expandan a zonas no ocupadas. Sin embargo, eventos como huracanes y El Niño evitan que esto ocurra

(Reyes-Bonilla, 2001; Alvarez-Filip *et al.*, 2006). A pesar de ser un coral de rápida y fácil propagación y crecimiento relativamente rápido, la escala de tiempo observada no es lo suficientemente amplia como para observar valores anómalos a lo largo de tan corto periodo de tiempo. Las bases de datos analizadas comprenden distintos sitios dentro de Cabo Pulmo lo que podría conllevar que se obtuviera mayor variabilidad por las diferentes coberturas existentes entre sitios, sin embargo como se observa en la Figura 17 esto no ocurre.

Las reservas marinas han sido propuestas como el camino más eficiente para mantener las pesquerías y la biodiversidad principalmente (Bohnsack, 1996). Estas áreas con una estrategia de dirección efectiva y un plan de manejo adecuado, pueden ayudar a mantener la complejidad y calidad del hábitat, así como mitigar el efecto directo de la pesca (Bohnsack, 1996; Bohnsack y Ault, 1996; Auster y Shackell, 1997). Sin embargo, un área protegida puede verse afectada si los eventos que ocurren en su entorno (tanto físicos como biológicos) son lo suficientemente negativos como para que la zona protegida no sea capaz de mantener su estado resiliente.

Capítulo 8. Conclusiones

1. Las densidades de invertebrados potencialmente depredadores no variaron entre el día y la noche, además el elenco taxonómico observado fue el mismo.
2. No hubo correlación entre el porcentaje de cobertura de coral y la densidad de peces potencialmente depredadores en ninguna de las localidades.
3. Si existió correlación entre el porcentaje de cobertura de coral y la densidad de invertebrados potencialmente depredadores en la localidad de La Paz, no así en Cabo Pulmo y Los Cabos.
4. Los peces potencialmente depredadores presentaron diferencias estadísticas significativas en la densidad de individuos al anidar el estado de protección y la temporada a la localidad en el análisis estadístico, el nivel localidad por sí sólo no presentó diferencias significativas.
5. La densidad de invertebrados potencialmente depredadores presentó diferencias estadísticas significativas en los factores localidad y también al anidar a ésta el estado de protección y la temporada.
6. La cantidad de lesiones ponderada por el porcentaje de cobertura y la densidad de individuos potencialmente depredadores no presentaron correlación.
7. Cabo Pulmo (52.8 %) tuvo mayor prevalencia de lesiones que La Paz (37.5 %) tanto a nivel local como a nivel específico.
8. Los peces mostraron preferencia de alimentación por *P. meandrina* y *P. verrucosa* antes que por *P. damicornis*.
9. La correlación entre los eventos de depredación estimados como aproximaciones observadas del depredador al coral y el porcentaje de cobertura coralina sólo fue estadísticamente significativa en noviembre aunque con coeficientes de correlación muy bajos.
10. La frecuencia de ocurrencia de lesiones no presentó diferencias significativas en

el número de eventos de depredación grabados entre Cabo Pulmo y La Paz.

11. No se observaron diferencias desde la declaratoria de Parque Nacional a la actualidad en la cobertura de *Pocillopora*, ni en la densidad de peces potencialmente depredadores, ni tampoco en la densidad de invertebrados potencialmente depredadores.

8.1. Recomendaciones

Hacer un estudio cualitativo y cuantitativo del consumo alimenticio de cada depredador para poder cuantificar con mayor precisión el efecto que la depredación tiene en las localidades de estudio.

Aumentar el tamaño de muestra en la comparación día-noche para poder observar si realmente no hay diferencias significativas en la cantidad de depredadores observados o si no se pudieron observar por el pequeño tamaño de muestra.

Estudiar a mayor detalle la comunidad de invertebrados en La Paz con el fin de corroborar que existe correlación entre la abundancia de invertebrados potencialmente depredadores y la cobertura de coral.

Monitorear todo un año en las distintas localidades de forma que se abarque la totalidad de las temporadas y así poder observar si existen patrones estacionales en las densidades de depredadores de coral.

Lista de referencias

- Aburto-Oropeza, O. y Balart, E. F. (2001). Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology*, **22**(4): 283–305.
- Aburto-Oropeza, O., Erisman, B., Galland, G. R., Mascareñas-Osorio, I., Sala, E., y Ezcurrea, E. (2011). Large recovery of fish biomass in a no-take marine reserve. *PLoS One*, **6**(8): e23601.
- Agardy, M. (1994). Advances in marine conservation: the role of marine protected areas. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**(7): 267–270.
- Alcala, A. C. (1988). Effects of marine reserves on coral fish abundances and yields of Philippine coral reefs. *Ambio*, pp. 194–199.
- Alvarez-Borrego, S. y Lara-Lara, J. R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. *The gulf and peninsular province of the Californias*, **47**: 555–567.
- Alvarez-Filip, L. (2004). *Influencia del hábitat sobre la asociación de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo, BCS, México*. Tesis de doctorado, Tesis de Maestría en Ciencias, Centro Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada.
- Álvarez-Filip, L. y Reyes-Bonilla, H. (2006). Comparison of community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, Western Mexico between 1987 and 2003. En: *Proc. 10th Int. Coral Reef Symp.* pp. 216–225.
- Alvarez-Filip, L., Reyes-Bonilla, H., y Calderon-Aguilera, L. E. (2006). Community structure of fishes in Cabo Pulmo reef, Gulf of California. *Marine ecology*, **27**(3): 253–262.
- Arias-González, J. E., Nuñez-Lara, E., González-Salas, C., y Galzin, R. (2004). Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. *Ecological Modelling*, **172**(2): 197–212.
- Arizpe, O. y Bermúdez, B. (2013). Prospective of Natural Protected Areas in Los Cabos. *Los Cabos: Prospective for a Natural and Tourism Paradise*, p. 125.
- Auster, P. J. y Shackell, N. L. (1997). Fishery reserves. *Northwest Atlantic groundfish: perspectives on a fishery collapse*, pp. 159–66.
- Bak, R. P. y Steward-Van Es, Y. (1980). Regeneration of superficial damage in the scleractinian corals *Agaricia agaricites* f. *purpurea* and *Porites astreoides*. *Bulletin of Marine Science*, **30**(4): 883–887.
- Bannerot, S. P. y Bohnsack, J. (1986). *A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes*. NOAA.
- Baumgartner, T. R. y Christensen, N. (1985). Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. *Journal of Marine Research*, **43**(4): 825–848.
- Bell, J. y Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **15**(3): 265–274.

- Bellwood, D. R. y Choat, J. H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes*, **28**(1-4): 189–214.
- Bellwood, D. R. y Fulton, C. J. (2008). Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: decreasing resilience to rising sea levels and climate change. *Limnology and Oceanography*, **53**: 2695–2701.
- Bellwood, D. R. y Pratchett, M. S. (2013). The Origins and Diversification of Coral Reef Butterflyfishes. *Biology of Butterflyfishes*, p. 1.
- Birkeland, C. (1989). The influence of echinoderms on coral-reef communities. *Echinoderm studies*, **3**: 1–79.
- Birkeland, C. y Neudecker, S. (1981). Foraging behavior of two Caribbean chaetodontids: *Chaetodon capistratus* and *C. aculeatus*. *Copeia*, pp. 169–178.
- Bohnsack, J. A. (1996). Maintenance and recovery of reef fishery productivity. En: *Reef fisheries*. Springer, pp. 283–313.
- Bohnsack, J. A. y Ault, J. S. (1996). Management strategies to conserve marine biodiversity. *Oceanography-Washington DC-Oceanography Society*, **9**: 73–82.
- Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., Louis, M., y Laborel, J. (1987). Influence of the degradation of coral assemblages on the fish communities of Martinique (French West Indies). *Proc 38th Congr Gulf and Carib Fish Inst*, pp. 453–468.
- Bruno, J. F. y Selig, E. R. (2007). Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS one*, **2**(8): e711.
- Brusca, R. y Thomson, D. (1975). Pulmo Reef: The only “coral reef” in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, **2**(2): 37–53.
- Burkepile, D. y Hay, M. (2011). Feeding complementarity versus redundancy among herbivorous fishes on a Caribbean reef. *Coral Reefs*, **30**(2): 351–362.
- Carpenter, R. C. (1997). Invertebrate predators and grazers. *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York, pp. 198–229.
- Chabanet, P., Ralambondrainy, H., Amanieu, M., Faure, G., y Galzin, R. (1997). Relationships between coral reef substrata and fish. *Coral reefs*, **16**(2): 93–102.
- Cheal, A., Coleman, G., Delean, S., Miller, I., Osborne, K., y Sweatman, H. (2002). Responses of coral and fish assemblages to a severe but short-lived tropical cyclone on the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, **21**(2): 131–142.
- Choat, J. H. y Robertson, D. R. (2002). Age-based studies on coral reef fishes. *Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem* (San Diego: Academic Press, 2002).
- Clarke, K. R. y Gorley, R. (2006). User manual/tutorial. *PRIMER-E Ltd., Plymouth*.

- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. (2001). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation.
- Cole, A. J., Pratchett, M. S., y Jones, G. P. (2008). Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish and Fisheries*, **9**(3): 286–307.
- Conan, G. Y. (1986). Summary of session 5: recruitment enhancement. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, **43**(11): 2384–2388.
- CONANP (2006). Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Cabo Pulmo, Recuperado el 3 de Junio de 2014, www.conanp.gob.mx/.
- CONANP (2007). Programa de Manejo del Parque Nacional exclusivamente la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo, Recuperado el 3 de Junio de 2014, www.conanp.gob.mx/.
- Corado-Nava, N., Rodríguez, D., y Rivas, G. (2014). Efecto de la colonización de los céspedes algales en el crecimiento de *Pocillopora capitata* (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico tropical mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **85**: 1086–1092.
- Cortés, J. (1997). Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, **16**(1): S39–S46.
- Dana, T. y Wolfson, A. A. (1970). Eastern Pacific crown-of-thorns starfish populations in the lower Gulf of California. San Diego Society of Natural History.
- DeMartini, E. E., Friedlander, A. M., Sandin, S. A., Sala, E., *et al.* (2008). Differences in fish-assemblage structure between fished and unfished atolls in the northern Line Islands, central Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **365**: 199–215.
- Dufour, V., Jouvenel, J.-Y., y Galzin, R. (1995). Study of a Mediterranean reef fish assemblage. Comparisons of population distributions between depths in protected and unprotected areas over one decade. *Aquatic Living Resources*, **8**(01): 17–25.
- Dunlap, M. y Pawlik, J. (1996). Video-monitored predation by Caribbean reef fishes on an array of mangrove and reef sponges. *Marine Biology*, **126**(1): 117–123.
- Ferrario, F., Beck, M. W., Storlazzi, C. D., Micheli, F., Shepard, C. C., y Airoidi, L. (2014). The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nature communications*, **5**.
- Friedlander, A., Brown, E., Jokiel, P., Smith, W., y Rodgers, K. (2003). Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs*, **22**(3): 291–305.
- Friedlander, A. M., Sandin, S. A., DeMartini, E. E., y Sala, E. (2010). Spatial patterns of the structure of reef fish assemblages at a pristine atoll in the central Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **410**: 219–231.
- Fuchs, T. (2013). Effects of habitat complexity on invertebrate biodiversity. *Immediate Science Ecology*, **2**.

- Glynn, P. W. (1974). The impact of *Acanthaster* on corals and coral reefs in the eastern Pacific. *Environmental Conservation*, **1**(04): 295–304.
- Glynn, P. W. (1976). Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological monographs*, pp. 431–456.
- Glynn, P. W. (1980). Defense by symbiotic crustacea of host corals elicited by chemical cues from predator. *Oecologia*, **47**(3): 287–290.
- Glynn, P. W. (1983). Increased survivorship in corals harboring crustacean symbionts. *Mar. Biol. Lett.*, **4**(2): 105–111.
- Glynn, P. W. (1987). Some ecological consequences of coral-crustacean guard mutualisms in the Indian and Pacific Oceans. *Symbiosis*, **4**(1-3): 301–323.
- Glynn, P. W. (1988). El Niño-Southern Oscillation 1982-1983: nearshore population, community, and ecosystem responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**(1): 309–346.
- Glynn, P. W. (1990). Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. *Elsevier oceanography series*, **52**: 55–126.
- Glynn, P. W. (1993). Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral reefs*, **12**(1): 1–17.
- Glynn, P. W. (1994). State of coral reefs in the Galápagos Islands: natural vs anthropogenic impacts. *Marine Pollution Bulletin*, **29**(1): 131–140.
- Glynn, P. W. (1997). Bioerosion and coral-reef growth: a dynamic balance. *Life and death of coral reefs*, pp. 68–95.
- Glynn, P. W. (2004). High complexity food webs in low-diversity Eastern Pacific reef–coral communities. *Ecosystems*, **7**(4): 358–367.
- Glynn, P. W. y Ault, J. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*, **19**(1): 1–23.
- Glynn, P. W. y Krupp, D. A. (1986). Feeding biology of a Hawaiian sea star corallivore, *Culcita novaeguineae* Muller & Troschel. *Journal of experimental marine biology and ecology*, **96**(1): 75–96.
- Glynn, P. W. y Wellington, G. M. (1983). *Corals and coral reefs of the Galápagos Islands*. Univ of California Press.
- Glynn, P. W., Stewart, R. H., y McCosker, J. E. (1972). Pacific coral reefs of Panama: structure, distribution and predators. *Geologische Rundschau*, **61**(2): 483–519.
- Glynn, P. W., Wellington, G. M., y Birkeland, C. (1979). Coral reef growth in the Galápagos: limitation by sea urchins. *Science*, **203**(4375): 47–49.
- Glynn, P. W., Prahl, H. v., y Guhl, F. (1982). Coral reefs of Gorgona Island, Colombia, with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development.

- Glynn, P. W., Gassman, N., Eakin, C., Cortes, J., Smith, D., y Guzman, H. (1991). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). *Marine Biology*, **109**(3): 355–368.
- Graham, N. A., Evans, R., y Russ, G. (2003). The effects of marine reserve protection on the trophic relationships of reef fishes on the Great Barrier Reef. *Environmental Conservation*, **30**(02): 200–208.
- Graham, N. A., McClanahan, T. R., Letourneur, Y., y Galzin, R. (2007). Anthropogenic stressors, inter-specific competition and ENSO effects on a Mauritian coral reef. *Environmental Biology of Fishes*, **78**(1): 57–69.
- Gratwicke, B. y Speight, M. (2005). The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, **66**(3): 650–667.
- Guzmán, H. y Cortés, J. (1993). Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: revisión y perspectivas. *Revista de biología tropical*, **41**(3A): 535–557.
- Guzmán, H. M. (1988). Feeding activity of the corallivorous gastropod *Quoyula monodonta* (Blainville). Actividad alimentaria del gastrópodo coralívoro *Quoyula monodonta* (Blainville). *Revista de Biología Tropical.*, **36**(2A): 209–212.
- Guzmán, H. M. y Cortés-Núñez, J. (1992). Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. Arrecifes de coral de la Isla del Coco (Pacífico de Costa Rica) después del disturbio del fenómeno del Niño 1982-83. *Revista de Biología Tropical.*, **40**(3): 309–324.
- Guzmán, H. M. y López, J. (1991). Diet of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Pisces: Tetraodontidae) at Gorgona Island, Colombia. *Revista de biología tropical*, **39**(2): 203–206.
- Guzman, H. M. y Robertson, D. R. (1989). Population and feeding responses of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* to coral mortality in the eastern Pacific. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, **55**(2): 121–131.
- Haapkylä, J., Seymour, A., Trebilco, J., y Smith, D. (2007). Coral disease prevalence and coral health in the Wakatobi Marine Park, south-east Sulawesi, Indonesia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **87**(02): 403–414.
- Halpern, B. S. (2003). The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological applications*, **13**(sp1): 117–137.
- Halpern, B. S. y Warner, R. R. (2002). Marine reserves have rapid and lasting effects. *Ecology letters*, **5**(3): 361–366.
- Highsmith, R. C. (1982). Reproduction by fragmentation in corals. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, **7**(2): 207–226.
- Huerta-Múzquiz, L. y Mendoza-González, C. (1985). Algas marinas de la parte sur de la Bahía de La Paz, Baja California Sur. *Phytologia*, **59**: 35–57.

- Iglesias-Prieto, R., Bonilla, H. R., y Rodríguez, R. R. (2003). Effects of 1997-1998 ENSO on coral reef communities in the Gulf of California, Mexico. *Geofísica Internacional-México*, **42**(3): 467–472.
- Jayewardene, D. y Birkeland, C. (2006). Fish predation on Hawaiian corals. *Coral Reefs*, **25**(3): 328–328.
- Jayewardene, D., Donahue, M., y Birkeland, C. (2009). Effects of frequent fish predation on corals in Hawaii. *Coral Reefs*, **28**(2): 499–506.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, pp. 373–386.
- Jones, G. P., McCormick, M. I., Srinivasan, M., y Eagle, J. V. (2004). Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**(21): 8251–8253.
- Kayal, M., Vercelloni, J., De Loma, T. L., Bosserelle, P., Chancerelle, Y., Geoffroy, S., Stievenart, C., Michonneau, F., Penin, L., Planes, S., *et al.* (2012). Predator crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*) outbreak, mass mortality of corals, and cascading effects on reef fish and benthic communities. *PloS one*, **7**(10).
- Knowlton, N., Lang, J. C., y Keller, B. D. (1990). Case study of natural population collapse: post-hurricane predation on Jamaican staghorn corals. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*.
- Knudsen, J. W. (1967). *Trapezia* and *Tetralia* (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) as obligate ectoparasites of pocilloporid and acroporid corals.
- Lester, S. E., Halpern, B. S., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B. I., Gaines, S. D., Airamé, S., y Warner, R. R. (2009). Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, **384**(2): 33–46.
- Lewis, S. M. (1986). The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*, pp. 184–200.
- Lirman, D. (2001). Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, **19**(4): 392–399.
- Longo, G. y Floeter, S. (2012). Comparison of remote video and diver's direct observations to quantify reef fishes feeding on benthos in coral and rocky reefs. *Journal of fish biology*, **81**(5): 1773–1780.
- Luckhurst, B. y Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, **49**(4): 317–323.
- MacArthur, R. H. y Connell, J. H. (1966). *The biology of populations*. Wiley New York.
- Maguire, L. A. y Porter, J. W. (1977). A spatial model of growth and competition strategies in coral communities. *Ecological Modelling*, **3**(4): 249–271.

- McClanahan, T., Maina, J., Starger, C., Herron-Perez, P., y Dusek, E. (2005). Detriments to post-bleaching recovery of corals. *Coral Reefs*, **24**(2): 230–246.
- McClanahan, T. R. (2000). Recovery of a coral reef keystone predator, *Balistapus undulatus*, in East African marine parks. *Biological Conservation*, **94**(2): 191–198.
- McClanahan, T. R. y Muthiga, N. A. (1988). Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*, **166**(3): 269–276.
- McClanahan, T. R. y Obura, D. (1997). Sedimentation effects on shallow coral communities in Kenya. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **209**(1): 103–122.
- McClanahan, T. R., Muthiga, N., y Mangi, S. (2001). Coral and algal changes after the 1998 coral bleaching: interaction with reef management and herbivores on Kenyan reefs. *Coral reefs*, **19**(4): 380–391.
- McClanahan, T. R., Graham, N. A., Calnan, J. M., y MacNeil, M. A. (2007). Toward pristine biomass: reef fish recovery in coral reef marine protected areas in Kenya. *Ecological Applications*, **17**(4): 1055–1067.
- McCook, L., Jompa, J., y Diaz-Pulido, G. (2001). Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, **19**(4): 400–417.
- Meesters, H., Noordeloos, M., y Bak, R. (1994). Damage and regeneration links to coral growth in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Marine Ecology Progress Series*, (112): 119–128.
- Moreno, X. (2009). *Estructura y organización trófica de la ictiofauna del arrecife de Los Frailes, BCS Mexico*. Tesis de doctorado, Tesis de Doctorado, CICIMAR, La Paz, BCS, Mexico.[Links].
- Moreno, X. G., Abitia, L. A., Favila, A., Gutiérrez, F. J., y Palacios, D. S. (2009). Ecología trófica del pez *Arothron meleagris* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el arrecife de Los Frailes, Baja California Sur, México. *Revista de biología tropical*, **57**(1-2): 113–123.
- Muhlía-Melo, A., Klimley, P., Gonzalez-Armas, R., Jorgensen, S., Trasvina-Castro, A., Rodriguez-Romero, J., y Buenrostro, A. A. (2003). Pelagic fish assemblages at the Espíritu Santo seamount in the Gulf of California during El Niño 1997-1998 and non-El Niño conditions. *Geofísica Internacional-México*, **42**(3): 473–482.
- Mumby, P. J., Dahlgren, C. P., Harborne, A. R., Kappel, C. V., Micheli, F., Brumbaugh, D. R., Holmes, K. E., Mendes, J. M., Broad, K., Sanchirico, J. N., *et al.* (2006). Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *science*, **311**(5757): 98–101.
- Munday, P. L. (2004). Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biology*, **10**(10): 1642–1647.
- Neudecker, S. (1979). Effects of grazing and browsing fishes on the zonation of corals in Guam. *Ecology*, **60**(4): 666–672.

- Nicolet, K., Hoogenboom, M., Gardiner, N., Pratchett, M., y Willis, B. (2013). The corallivorous invertebrate *Drupella* aids in transmission of brown band disease on the Great Barrier Reef. *Coral reefs*, **32**(2): 585–595.
- O'Hara, R. B. y Kotze, D. J. (2010). Do not log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**(2): 118–122.
- Oren, U., Benayahu, Y., y Loya, Y. (1997). Effect of lesion size and shape on regeneration of the Red Sea coral *Favia fava*. *Marine Ecology Progress Series*, **146**(1): 101–107.
- Osborne, K., Dolman, A. M., Burgess, S. C., y Johns, K. A. (2011). Disturbance and the dynamics of coral cover on the Great Barrier Reef (1995–2009). *PLoS One*, **6**(3): e17516.
- Pinzon, J. H. y LaJeunesse, T. (2011). Species delimitation of common reef corals in the genus *Pocillopora* using nucleotide sequence phylogenies, population genetics and symbiosis ecology. *Molecular Ecology*, **20**(2): 311–325.
- Polis, G. A. y Strong, D. R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, pp. 813–846.
- Pratchett, M. S. (2001). Influence of coral symbionts on feeding preferences of crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* in the western Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **214**: 111–119.
- Pérez-España, H., Galván-Magaña, F., y Abitia-Cárdenas, L. (1996). Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces arrecifales rocosos del suroeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*, pp. 273–294.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., y Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, pp. 137–154.
- Randall, J. E. (1967). *Food habits of reef fishes of the West Indies*. Institute of Marine Sciences, University of Miami.
- Randall, J. E. (2005). *Reef and shore fishes of the South Pacific: New Caledonia to Tahiti and the Pitcairn Islands*, Vol. 1. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Raymundo, L. J., Halford, A. R., Maypa, A. P., y Kerr, A. M. (2009). Functionally diverse reef-fish communities ameliorate coral disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(40): 17067–17070.
- Reaka-Kudla, M. L., Wilson, D. E., Wilson, E. O., et al. (1996). *Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press.
- Reyes-Bonilla, H. (1993a). Estructura de la comunidad, influencia de la depredación y biología poblacional de corales hermatípicos en el arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur. *BCS MSc Thesis, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Departamento de Ecología*, **169**.
- Reyes-Bonilla, H. (1993b). 1987 Coral Reef Bleaching at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Bulletin of marine science*, **52**(2): 832–837.

- Reyes-Bonilla, H. (2001). Effects of the 1997–1998 El Niño–Southern Oscillation on coral communities of the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, **69**(1): 251–266.
- Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of Mexico. *Latin American coral reefs*, p. 331.
- Reyes-Bonilla, H. y Álvarez-Filip, L. (2008). Long-term changes in taxonomic distinctness and trophic structure of the reef fishes at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. En: *Proc. 11th Coral Reef Int. Symp.* pp. 790–794.
- Reyes-Bonilla, H. y Calderón-Aguilera, L. E. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology*, **20**(3-4): 347–357.
- Reyes-Bonilla, H., Herrero-Pérezrul, D., Weaver, A., y Sánchez-Alcántara, I. (2007). Capítulo III. Línea base de información biofísica de Espíritu Santo. *Pescando Información en Espíritu Santo: Generación de información socioeconómica, de gobernabilidad y biofísica*, **10**.
- Rinkevich, B., Wolodarsky, Z., y Loya, Y. (1991). Coral-crab association: a compact domain of a multilevel trophic system. *Hydrobiologia*, **216**(1): 279–284.
- Roberts, C. M. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Mar Ecol Prog Ser*, **41**: 1–8.
- Roberts, C. M. (1995). Rapid build-up of fish biomass in a Caribbean marine reserve. *Conservation Biology*, **9**(4): 815–826.
- Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., Mittermeier, C. G., Schueler, F. W., Spalding, M., Wells, F., *et al.* (2002). Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, **295**(5558): 1280–1284.
- Robinson, J. A. y Thomson, D. A. (1992). Status of the Pulmo Coral Reefs in the lower Gulf of California. *Environmental conservation*, **19**(03): 261–264.
- Rodríguez-Villalobos, J. C., Rocha-Olivares, A., Work, T. M., Calderon-Aguilera, L. E., y Cáceres-Martínez, J. A. (2014). Gross and microscopic pathology of lesions in *Pocillopora* spp. from the subtropical eastern Pacific. *Journal of invertebrate pathology*, **120**: 9–17.
- Rotjan, R. D. y Lewis, S. M. (2008). Impact of coral predators on tropical reefs. *Marine Ecology Progress Series*, **367**: 73–91.
- Russ, G. R. y Alcala, A. C. (1996). Marine reserves: rates and patterns of recovery and decline of large predatory fish. *Ecological applications*, pp. 947–961.
- Russ, G. R. y Alcala, A. C. (1998). Natural fishing experiments in marine reserves 1983–1993: community and trophic responses. *Coral Reefs*, **17**(4): 383–397.

- Russ, G. R. y Alcala, A. C. (2004). Marine reserves: long-term protection is required for full recovery of predatory fish populations. *Oecologia*, **138**(4): 622–627.
- Sala, E., Ribes, M., Hereu, B., Zabala, M., Alvà, V., Coma, R., y Garrabou, J. (1998). Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Marine Ecology Progress Series*, **168**: 135–145.
- Saldivar-Lucio, R. (2010). *Cambios a largo plazo en la ictiofauna arrecifal del parque nacional Cabo Pulmo, Baja California Sur, México*. Tesis de doctorado, Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. La Paz BCS: 146.
- Sandin, S. A., Smith, J. E., DeMartini, E. E., Dinsdale, E. A., Donner, S. D., Friedlander, A. M., Konotchick, T., Malay, M., Maragos, J. E., Obura, D., *et al.* (2008). Baselines and degradation of coral reefs in the northern Line Islands. *PLoS One*, **3**(2): e1548.
- Sano, M., Shimizu, M., y Nose, Y. (1984). Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: observational and experimental views.
- Sano, M., Shimizu, M., y Nose, Y. (1987). Long-term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Iriomote Island, Japan. *Mar Ecol Prog Ser*, **37**: 191–199.
- Sih, A., Englund, G., y Wooster, D. (1998). Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**(9): 350–355.
- Sokal, R. y Rohlf, F. (1995). *Biometry*. NY: *WH Freeman*.
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, pp. 353–391.
- Spalding, M. D. y Jarvis, G. E. (2002). The impact of the 1998 coral mortality on reef fish communities in the Seychelles. *Marine Pollution Bulletin*, **44**(4): 309–321.
- Spalding, M. D., Ravilious, C., y Green, E. P. (2001). *World atlas of coral reefs*. Univ of California Press.
- Stella, J., Pratchett, M., Hutchings, P., y Jones, G. (2011). Coral-associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance. *Oceanography and marine biology: an annual review*, **49**: 43–104.
- Steneck, R. S. (1998). Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends in Ecology & Evolution*, **13**(11): 429–430.
- Stewart, H. L., Holbrook, S. J., Schmitt, R. J., y Brooks, A. J. (2006). Symbiotic crabs maintain coral health by clearing sediments. *Coral Reefs*, **25**(4): 609–615.
- Stimson, J. (1990). Stimulation of fat-body production in the polyps of the coral *Pocillopora damicornis* by the presence of mutualistic crabs of the genus *Trapezia*. *Marine Biology*, **106**(2): 211–218.

- Stoddart, J., Black, R., *et al.* (1985). Cycles of gametogenesis and planulation in the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, **23**(2): 153–164.
- Sutherland, K. P., Porter, J. W., y Torres, C. (2004). Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Marine ecology progress series*, **266**: 265–272.
- Talbot, F. H., Russell, B. C., y Anderson, G. R. (1978). Coral reef fish communities: unstable, high-diversity systems? *Ecological Monographs*, pp. 425–440.
- Tilman, D. (1981). Resource competition and community structure. *Monographs in population biology*, **17**: 1–296.
- Tricas, T. (1985). The economics of foraging in coral-feeding butterflyfishes of Hawaii. En: *Proc. 5th Int. Symp. Coral Reefs*. Vol. 5, pp. 409–414.
- Uthicke, S., Schaffelke, B., y Byrne, M. (2009). A boom-bust phylum? Ecological and evolutionary consequences of density variations in echinoderms. *Ecological Monographs*, **79**(1): 3–24.
- Vargas-Ángel, B. (2009). Coral health and disease assessment in the US Pacific Remote Island Areas. *Bulletin of Marine Science*, **84**(2): 211–227.
- Villarreal-Cavazos, A. (1988). Distribución y diversidad de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, BCS Tesis de Licenciatura. *Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz.[Links]*.
- Villarreal-Cavazos, A., Reyes-Bonilla, H., Bermúdez-Almada, B., y Arizpe-Covarrubias, O. (2000). Los peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, México: Lista sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. *Revista de Biología Tropical*, **48**: 413–424.
- Wantiez, L., Thollot, P., y Kulbicki, M. (1997). Effects of marine reserves on coral reef fish communities from five islands in New Caledonia. *Coral Reefs*, **16**(4): 215–224.
- Wellington, G. M. (1982). Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecological Monographs*, pp. 224–241.
- Witman, J. D. (1988). Effects of predation by the fireworm *Hermodice carunculata* on milleporid hydrocorals. *Bulletin of marine science*, **42**(3): 446–458.
- Work, T. M. y Aeby, G. S. (2011). Pathology of tissue loss (white syndrome) in *Acropora* sp. corals from the Central Pacific. *Journal of invertebrate pathology*, **107**(2): 127–131.
- Zar, J. (1984). Biostatistical analysis.