



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**RELACIÓN DE LOS PECES HERBÍVOROS Y DE LAS CONDICIONES AMBIENTALES CON
LA COBERTURA MACROALGAL DE ARRECIFES ROCOSOS Y CORALINOS DEL GOLFO
DE CALIFORNIA**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
PICENO RAMÍREZ LAZULI ALEJANDRA

TUTOR PRINCIPAL:
Dr., HÉCTOR REYES BONILLA
Universidad Autónoma de Baja California Sur.

COMITÉ TUTOR:
Dra., ELISA SEVIERE ZARAGOZA
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste SC.
Dra., HILDA LEÓN TEJERA
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
Dr., HORACIO PÉREZ ESPAÑA
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana.
Dr., LORENZO ÁLVAREZ FILIP
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM

MÉXICO, CD. MX., FEBRERO, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**RELACIÓN DE LOS PECES HERBÍVOROS Y DE LAS CONDICIONES
AMBIENTALES CON LA COBERTURA MACROALGAL DE ARRECIFES
ROCOSOS Y CORALINOS DEL GOLFO DE CALIFORNIA**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
PICENO RAMÍREZ LAZULI ALEJANDRA

TUTOR PRINCIPAL:

Dr., HÉCTOR REYES BONILLA
Universidad Autónoma de Baja California Sur.

COMITÉ TUTOR:

Dra., ELISA SEVIERE ZARAGOZA
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste SC.

Dra., HILDA LEÓN TEJERA
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
Dr., HORACIO PÉREZ ESPAÑA
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana.

Dr., LORENZO ÁLVAREZ FILIP
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM.

MÉXICO, CD. MX., FEBRERO, 2023

*“Al planeta Tierra y sus hábitats que dan refugio a todos los seres vivos,
gracias por darnos todo lo necesario para ser felices y vivir plenamente”*

AGRADECIMIENTOS

Al Laboratorio de Sistemas arrecifales de la Universidad Autónoma de Baja California Sur por abrirme sus puertas, sin duda trabajar allí ha sido una de las más gratas experiencias de mi vida.

Gracias a su creador el Dr. Héctor Reyes Bonilla; gracias por la confianza, la compañía durante este proceso, la paciencia, el apoyo, las invaluable enseñanzas, las risas, y todas las oportunidades que me brindaste, estoy feliz de haberte conocido.

A todos los integrantes de LAVISA por los buenos buceos, el intercambio de conocimientos y el apoyo sin condiciones.

A la Dra. Elisa Serviere Zaragoza por su hermosa amabilidad, por el conocimiento compartido, y por siempre mostrar confianza en mí.

Al Dr. Horacio Pérez España por su atención genuina, por buscar la perfección en mi trabajo y por hacerme estudiar duro.

A la Dra. Hilda Tejera de León y el Dr. Lorenzo Álvarez Filip, por formar parte de este trabajo, por estar presentes durante su proceso y por compartir sus conocimientos

Al golfo de California por su basta y maravillosa existencia que hizo posible éste y muchos trabajos mas

Agradezco enormemente el apoyo y el amor de mis padres, que a pesar de la distancia siempre los siento aquí conmigo y me dan fuerza para vivir y seguir adelante

A mis tres hermanos, más Fayete y Shortis por ser los mejores compañeros de vida

A Jan y Tuni por su amor, su compañía y su hermosa presencia cada día

A mis maestros de vida y a la montaña, por enseñarme y ayudarme a vivir relajada, en el presente y feliz

Finalmente agradezco inmensamente a mi casa de estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México, por seguirme dando la oportunidad de mostrar que puedo ser alguien de valor para este planeta.

CONTENIDO

RESUMEN	11
INTRODUCCIÓN	12
ANTECEDENTES	16
Efecto de los peces herbívoros sobre la comunidad macroalgal	16
Efecto de los nutrientes sobre la cobertura macroalgal	17
Efecto de otros factores sobre la cobertura macroalgal	17
OBJETIVOS	18
General.....	18
Particulares	18
MATERIALES Y MÉTODOS	19
Área de estudio	19
Trabajo de campo	19
<i>Evaluación de la comunidad de peces herbívoros</i>	21
<i>Evaluación de la comunidad macroalgal</i>	21
ANÁLISIS DE LOS DATOS	21
Comunidad macroalgal.....	21
Comunidad de peces herbívoros.....	21
Parámetros ambientales	22
<i>Nutrientes</i>	22
<i>Temperatura y luz</i>	22
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	23
Relación entre la cobertura de la comunidad macroalgal con los peces herbívoros y los parámetros ambientales.	23
RESULTADOS	24
Estructura de la comunidad macroalgal.....	24
<i>Cobertura de grupos funcionales</i>	24
Comparación de la cobertura de grupos funcionales entre sitios	27
Estructura de la comunidad de peces herbívoros.....	30
<i>Riqueza y abundancia de peces herbívoros</i>	30
<i>Riqueza y abundancia de grupos funcionales</i>	30
<i>Densidad de peces herbívoros</i>	33
<i>Densidad de grupos funcionales</i>	33
<i>Biomasa de peces herbívoros</i>	35
<i>Biomasa de grupos funcionales</i>	35

Comparación de los parámetros biológicos de los grupos funcionales de peces herbívoros entre sitios.....	38
<i>Biomasa de grupos funcionales entre sitios</i>	39
<i>Abundancia y densidad de grupos funcionales entre sitios</i>	41
<i>Riqueza de grupos funcionales entre sitios</i>	44
Parámetros ambientales	46
<i>Nutrientes</i>	46
<i>Temperatura y luz</i>	46
Análisis de regresión lineal múltiple	49
DISCUSIÓN	53
Grupos funcionales macroalgales en el golfo de California.....	53
Grupos funcionales de peces herbívoros en el golfo de California	54
<i>Riqueza y abundancia de grupos funcionales</i>	54
<i>Biomasa y densidad de grupos funcionales</i>	55
Factores de influencia en la cobertura de los grupos macroalgales.....	56
LITERATURA CITADA	59
ANEXOS	66

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. SITIOS DE MUESTREO	20
FIGURA 2. COBERTURA PROMEDIO DE GRUPOS FUNCIONALES MACROALGALES DEL GOLFO DE CALIFORNIA. CI= CORALINAS INCRUSTANTES. CA= CORALINAS ARTICULADAS. AF= ALGAS FILAMENTOSAS. MC= MACROALGAS CARNOSAS. LAS BARRAS DE ERROR INDICAN EL ERROR ESTÁNDAR.	25
FIGURA 3. COBERTURA DE GRUPOS FUNCIONALES MACROALGALES EN ARRECIFES DEL GOLFO DE CALIFORNIA. CI= CORALINAS INCRUSTANTES. CA= CORALINAS ARTICULADAS. AF= ALGAS FILAMENTOSAS. MC= MACROALGAS CARNOSAS.....	26
FIGURA 4. COMPARACIÓN DE LAS MEDIAS DE LA COBERTURA DE LOS GRUPOS MACROALGALES EN LOS SITIOS DE MUESTREO. A) CI=CORALINA INCRUSTANTE (P >0.05). B) CA=CORALINA ARTICULADA (P >0.05).	28
FIGURA 5. COMPARACIÓN DE LAS MEDIAS DE LA COBERTURA DE LOS GRUPOS MACROALGALES EN LOS SITIOS DE MUESTREO. A) AF=ALGAS FILAMENTOSAS (P =.0001). B) MC=MACROALGAS CARNOSAS (P >0.05).	29
FIGURA 6. RIQUEZA ESPECÍFICA DE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE PECES EN LOS SITIOS DE MUESTREO DEL GOLFO DE CALIFORNIA. R/D=RAMONEADORES/DETRITÍVOROS. P=PODADORES. R/E=RASPADORES/EXCAVADORES. T=HERBÍVORO TERRITORIAL.	32
FIGURA 7. DENSIDAD (IND/M ²) DE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE PECES HERBÍVOROS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA. R/E= RASPADOR/EXCAVADOR. R/D= RAMONEADOR/DETRITÍVORO. P= PODADOR. T= TERRITORIAL.	35
FIGURA 8. BIOMASA (KG/M ²) DE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE PECES HERBÍVOROS DEL GOLFO DE CALIFORNIA. R/E= RASPADOR/EXCAVADOR. R/D= RAMONEADOR/DETRITÍVORO. P= PODADOR. T= TERRITORIAL.	36
FIGURA 9. COMPARACIÓN DE LA BIOMASA (KG/M ²) ENTRE SITIOS DE MUESTREO DEL GRUPO FUNCIONAL DE HERBÍVOROS R/E=RASPADORES EXCAVADORES (P < 0.05).....	39
FIGURA 10. COMPARACIÓN DE LA BIOMASA (KG/M ²) ENTRE SITIOS DE MUESTREO DEL GRUPO FUNCIONAL DE HERBÍVOROS P=PODADORES (P < 0.05).....	40
FIGURA 11. COMPARACIÓN DE LA BIOMASA (KG/M ²) ENTRE SITIOS DE MUESTREO DEL GRUPO FUNCIONAL DE HERBÍVOROS T=TERRITORIALES (P < 0.05).....	40

FIGURA 12. COMPARACIÓN DE LA BIOMASA (KG/M ²) ENTRE SITIOS DE MUESTREO DEL GRUPO FUNCIONAL DE HERBÍVOROS R/D= RAMONEADORES DETRITÍVOROS (P=0.5).....	41
FIGURA 13. COMPARACIÓN DE A) ABUNDANCIA (NO. DE INDIVIDUOS) Y B) DENSIDAD (IND/M ²) ENTRE SITIOS DE MUESTREO DEL GRUPO FUNCIONAL DE HERBÍVOROS R/E=RASPADORES EXCAVADORES (P < 0.05).....	42
FIGURA 14. COMPARACIÓN DE A) ABUNDANCIA (NO. DE INDIVIDUOS) Y B) DENSIDAD (IND/M ²) ENTRE SITIOS DE MUESTREO DEL GRUPO FUNCIONAL DE HERBÍVOROS P=PODADORES (P < 0.05).....	43
FIGURA 15. COMPARACIÓN DE A) ABUNDANCIA (NO. DE INDIVIDUOS) Y B) DENSIDAD (IND/M ²) ENTRE SITIOS DE MUESTREO DEL GRUPO FUNCIONAL DE HERBÍVOROS T=TERRITORIALES (P < 0.05).....	44
FIGURA 16. COMPARACIÓN DE A) ABUNDANCIA (NO. DE INDIVIDUOS) Y B) DENSIDAD (IND/M ²) ENTRE SITIOS DE MUESTREO DEL GRUPO FUNCIONAL DE HERBÍVOROS R/D=RAMONEADORES DETRITÍVOROS (P < 0.05).....	45

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. ANOVA DE KRUSKAL-WALLIS	27
TABLA 2. LISTADO TAXONÓMICO Y CARACTERIZACIÓN DE ESPECIES DE PECES HERBÍVOROS POR GRUPO FUNCIONAL. R/E=RASPADORES/EXCAVADORES. R/D=RAMONEADORES/DETRITÍVOROS. P=PODADORES. T=HERBÍVORO TERRITORIAL.	31
TABLA 3. DENSIDAD IND/M ² DE GRUPOS FUNCIONALES DE PECES HERBÍVOROS DEL GOLFO DE CALIFORNIA. R/E= RASPADOR/EXCAVADOR. R/D= RAMONEADOR/DETRITÍVORO. P= PODADOR. T= HERBÍVORO TERRITORIAL. - =AUSENTE.....	34
TABLA 4. BIOMASA PROMEDIO (KG/M ²) DE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE PECES HERBÍVOROS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA. R/E=RASPADOR/EXCAVADOR. R/D=RAMONEADOR/DETRITÍVORO. P=PODADOR. T=TERRITORIAL.	37
TABLA 5. ANÁLISIS DE LA VARIANZA (ANOVA DE KRUSKAL-WALLIS). R/E=RASPADOR/EXCAVADOR. R/D=RAMONEADOR/DETRITÍVORO. P=PODADOR. T=TERRITORIAL. *VALOR MENOR QUE 0.05	38
TABLA 6. PARÁMETROS AMBIENTALES DE LOS SITIOS DE MUESTREO EN MG/M ³ . MÁX = MÁXIMA CONCENTRACIÓN; MIN = MÍNIMA CONCENTRACIÓN; PROM = CONCENTRACIÓN PROMEDIO. *= VALOR >0.01.....	47
TABLA 7. PARÁMETROS AMBIENTALES DE LOS SITIOS DE MUESTREO. MÁX= MÁXIMA; MIN= MÍNIMA; PROM= PROMEDIO	48
TABLA 8. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE PARA LAS VARIABLES QUE DESCRIBEN AL GRUPO DE LAS CORALINAS INCRUSTANTES= CI. BIO= BIOMASA, RIQ= RIQUEZA, ABU=ABUNDANCIA, DEN=DENSIDAD, PHO=FOSFATOS; SIL=SILICATOS; NIT=NITRATOS; RAD=RADIACIÓN; ATE =ATENUACIÓN LUMÍNICA; TEMP=TEMPERATURA, MAX/MIN/PROM= MÁXIMOS/MÍNIMOS/PROMEDIO, R/E=RASPADOR/EXCAVADOR, R/D=RAMONEADOR/DETRITÍVORO, P=PODADOR, T=TERRITORIAL.	50
TABLA 9. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE PARA LAS VARIABLES QUE DESCRIBEN A LA COMUNIDAD DE ALGAS CORALINAS ARTICULADAS =CA. PHO=FOSFATOS; SIL=SILICATOS; NIT=NITRATOS; RAD=RADIACIÓN; ATE =ATENUACIÓN LUMÍNICA; TEMP=TEMPERATURA; MAX/MIN/PROM= MÁXIMOS/MÍNIMOS/PROMEDIOS. ABU_P=ABUNDANCIA DE PODADORES.	51

TABLA 10. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE PARA LAS
 VARIABLES QUE DESCRIBEN A LA COMUNIDAD DE ALGAS FILAMENTOSAS= AF.
 PHO=FOSFATOS; SIL=SILICATOS; NIT=NITRATOS; RAD=RADIACIÓN; ATE
 =ATENUACIÓN LUMÍNICA; TEMP=TEMPERATURA; MAX/MIN/PROM=
 MÁXIMOS/MÍNIMOS/PROMEDIO. BIO= BIOMASA. RIQ= RIQUEZA. ABU=ABUNDANCIA.
 DEN=DENSIDAD, R/E=RASPADOR/EXCAVADOR, P=PODADOR, T=TERRITORIAL. 51

TABLA 11. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE PARA LAS
 VARIABLES QUE DESCRIBEN A LA COMUNIDAD DE MACROALGAS CARNOSAS=MC.
 PHO=FOSFATOS; SIL=SILICATOS; NIT=NITRATOS; RAD=RADIACIÓN; ATE
 =ATENUACIÓN LUMÍNICA; TEMP=TEMPERATURA; MAX/MIN/PROM=
 MÁXIMOS/MÍNIMOS/PROMEDIO. BIO= BIOMASA. RIQ= RIQUEZA. ABU=ABUNDANCIA.
 DEN=DENSIDAD, R/E=RASPADOR/EXCAVADOR, R/D=RAMONEADOR/DETRITÍVORO,
 P=PODADOR, T=TERRITORIAL. 52

TABLA 12. RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE PARA LAS
 VARIABLES QUE DESCRIBEN A LA COMUNIDAD MACROALGAL TOTAL. NIT=NITRATOS;
 RAD=RADIACIÓN; ATE =ATENUACIÓN LUMÍNICA; TEMP=TEMPERATURA;
 MAX/MIN/PROM= MÁXIMOS/MÍNIMOS/PROMEDIO, BIO= BIOMASA, RIQ= RIQUEZA,
 ABU=ABUNDANCIA, DEN=DENSIDAD, R/E=RASPADOR/EXCAVADOR,
 R/D=RAMONEADOR/DETRITÍVORO, P=PODADOR, T=TERRITORIAL. 52

RESUMEN

A nivel mundial se ha observado en un gran número de arrecifes que las macroalgas se vuelven los organismos más abundantes del bentos. Esto ha provocado cambios importantes como la disminución en el aporte de carbonatos, la reducción de la heterogeneidad ambiental y la pérdida de la diversidad biológica. Por lo anterior, se reconoce que las macroalgas pueden funcionar como indicadores de la condición arrecifal, sin embargo, existen otros factores que regulan su abundancia y ocurrencia y son poco comprendidos. En el golfo de California los esfuerzos por entender el comportamiento algal se reducen a evaluaciones sobre factores bióticos, como la herbivoría, o abióticos como la concentración de nutrientes, pero nunca se han analizado en conjunto. Por dicha razón este trabajo tuvo como objetivo determinar la relación de factores ambientales como; la concentración de nutrientes, temperatura y luz, y factores biológicos como la herbívora, con la cobertura de algas coralinas incrustantes, algas coralinas articuladas, filamentosas y carnosas. Se realizó un muestreo en 32 sitios del golfo de California para evaluar la cobertura macroalgal y la riqueza y abundancia de peces herbívoros, y se obtuvieron datos sobre la temperatura superficial, radiación y atenuación de la luz mediante imágenes satelitales de la NASA, así mismo se obtuvo información sobre concentración de nitratos, fosfatos y silicatos del Atlas Mundial de los Océanos. Como resultados se tiene que el 26.6% de la cobertura del golfo son macroalgas carnosas, seguido de filamentosas con el 15%, y el grupo con menor cobertura es el de las coralinas articuladas. El modelo de regresión lineal múltiple indicó que la abundancia de algas coralinas y filamentosas se explica principalmente por factores ambientales como la temperatura y la concentración de fosfatos respectivamente, mientras que la cobertura de macroalgas carnosas depende de la radiación fotosintéticamente activa. En resumen, los factores ambientales fueron los agentes principales que definen la cobertura de los diferentes grupos algales en el golfo de California.

Palabras clave: peces herbívoros, grupos funcionales macroalgales, nutrientes, temperatura y luz.

INTRODUCCIÓN

Alrededor del mundo los océanos han sufrido cambios importantes en la estructura de sus comunidades. En la actualidad los ambientes arrecifales resultan uno de los más impactados, y es posible apreciar que la cobertura coralina ha disminuido sensiblemente (Bruno et al., 2009). Un patrón que se ha observado es que a medida que se degradan los arrecifes y disminuye la cobertura coralina las macroalgas se vuelven más abundantes (Birrell 2008, Suchley et al., 2016). Las macroalgas son consideradas un componente de suma importancia en los ambientes marinos ya que, además de ser productores primarios y dar inicio al transporte de energía y materia, representan un grupo muy diverso capaz de modificar el ecosistema, pues llegan a superar la biomasa conjunta de otros organismos a un punto de no retorno (Adey 1998).

Como ejemplo tenemos a los arrecifes de zonas tropicales, donde la cobertura coralina ha sido sustituida por abundantes algas bentónicas, este cambio puede traer consecuencias importantes en el ecosistema arrecifal, ya que cuando las algas logran desplazar a los corales puede disminuir el aporte de carbonatos al sistema, con ello se reduce la heterogeneidad ambiental y se pierde la diversidad biológica (Jompa et al., 2002, Kuffner et al., 2013). En este caso el predominio de ciertas especies o grupos de especies como las algas filamentosas o las macroalgas carnosas representa una condición de cambio poco favorable para el ecosistema, sin embargo, la presencia en el arrecife de otros grupos algales como las algas coralinas puede sugerir una condición saludable, donde la concentración de nutrientes es baja y la actividad de los herbívoros es alta (Littler y Littler 2007).

De esta manera, se reconoce que las macroalgas pueden actuar como indicadores de la condición en la que se encuentra el ecosistema arrecifal (Steneck y Sala 2005), y su estudio a nivel de grupos funcionales, basado en atributos físicos que les confieren una función específica en el arrecife (Steneck 1982), ha resultado ser un enfoque útil para el análisis de interacciones ecológicas entre algas y otros organismos (Littler y Littler 2007). Se reconoce la existencia de al menos cuatro grandes grupos con funciones bien definidas en el arrecife: el primer grupo es el de las algas coralinas incrustantes (CI), son todas aquellas formas muy calcificadas que se adhieren principalmente a las rocas formando costras de hasta un cm de grosor, estas algas representan un sustrato adecuado para el asentamiento de larvas de

diferentes invertebrados, incluyendo a reclutas coralinos, además de consolidar sedimentos y proporcionar una barrera contra la erosión (McCoy y Kamenos 2015, Williams et al., 2008). Tal es el caso de los géneros *Lithothamnion* o *Lithophyllum* en las costas del atlántico y pacífico de México (Foster et al., 2007).

El segundo grupo es el de las algas coralinas articuladas (CA), son todas aquellas que presentan talos bien desarrollados con estructuras calcificadas, las cuales en su mayoría muestran cierta resistencia al pastoreo y juegan un papel muy importante ya que contribuyen en la construcción del arrecife con el aporte de carbonatos, como el género *Amphiroa* en las costas de México (Mateo-Cid et al., 2000).

El tercer grupo es el de las algas filamentosas (AF) formado por especies que se caracterizan por desarrollar praderas de pequeños filamentos de entre 1 y 3 cm que componen el césped algal, presentan un crecimiento rápido, una alta productividad y altas tasas de colonización, como los géneros *Ceramium* y *Polysiphonia* en el caso de las costas mexicanas (Espinoza-Avalos 1993, Baynes 1999).

Finalmente, el cuarto grupo es el de las macroalgas carnosas (MC) las cuales presentan un talo anatómicamente más grande y complejo que los otros grupos, son capaces de formar abundantes mantos ya sea adheridos al sustrato, libres flotantes, e incluso bosques marinos que representan todo un hábitat para cientos y miles de especies (Teagle et al., 2017). Sin embargo, dada su gran variedad de formas también son capaces de inhibir el desarrollo de otros organismos, como los corales en las costas tropicales, ya sea por sombreado, sobre crecimiento, competencia por sustrato, o nutrientes (Venera-Ponton et al., 2011).

Estos cuatro grupos funcionales representan la mayor parte de la productividad primaria en los sistemas arrecifales (Littler y Littler 2007), sin embargo, a pesar de su importancia no son bien comprendidos los factores que impulsan su crecimiento y distribución, ya que son muy diversos (Burkepile y Hay 2006). Se han reconocido varios factores ambientales asociados al crecimiento algal, de los cuales el aumento de la concentración de nutrientes en la columna de agua resulta uno de los más comunes y alarmantes, ya que este es un mecanismo que propicia el crecimiento algal excesivo (Worm et al., 2006).

Además de las variables ambientales, existen variables biológicas como la actividad de los organismos herbívoros, la cual representa también un factor determinante en la estructura y dinámica de la comunidad macroalgal, ya que el ramoneo por parte de estos animales resulta un proceso clave que puede determinar la abundancia de las algas (Green y Bellwood 2009).

Dentro de los herbívoros los peces representan un grupo muy importante, ya que son capaces de evitar directamente la transformación de los arrecifes, pues al alimentarse de las macroalgas proporcionan áreas de sustrato libre para el asentamiento de otros organismos, como los constructores arrecifales, por otra parte, dado que las algas coralinas no forman parte de la dieta de los peces, al evitarlas ayudan a mantener las tasas de calcificación en el arrecife (Hughes et al., 2007).

Los peces herbívoros pueden determinar el crecimiento macroalgal, sin embargo, es importante tomar en cuenta que dada la gran diversidad que representan no constituyen un grupo ecológicamente uniforme, sino que comprenden varios grupos funcionales que difieren en términos de su forma de alimentación, y tanto en arrecifes coralinos como rocosos se observan grupos de herbívoros con diferente comportamiento alimenticio (Green y Bellwood 2009).

Es posible diferenciar al menos cuatro grupos de peces herbívoros (Edwards et al., 2014) el primero es el de los raspadores/excavadores (scraper/excavators), que son conocidos por ramonear principalmente sobre las algas filamentosas que forman el césped algal y durante este proceso suelen remover porciones del sustrato, lo que contribuye con la bioerosión, también juegan un importante papel en el cambio de fase de los arrecifes al remover algas filamentosas y macroalgas carnosas. La mayoría de los individuos de la familia Scaridae (peces loro o parrotfishes) pertenecen a este grupo.

El segundo grupo es el de los ramoneadores/detrítívoros (grazer/detritivores); caracterizados por ejercer una fuerte presión de ramoneo sobre el césped algal pero sin alterar el sustrato, en la práctica son capaces de consumir otros organismos o alimentarse de materia orgánica presente en los sedimentos, suelen alimentarse solos o formando cardúmenes que

pueden consumir grandes cantidades algales, este grupo incluye varias especies de peces cirujanos (surgeonfishes) pertenecientes a la familia Acanthuridae.

El tercer grupo lo conforman los herbívoros podadores (browsers), los cuales se alimentan casi únicamente de macroalgas carnosas y algunos organismos epífitos asociados a ellas, como las chopas de las familias Kyphosidae, la importancia de este grupo radica en que se alimentan de algas como el Sargasso que resulta de difícil digestión para otros peces (Green y Bellwood 2009).

Por último, el cuarto grupo es el de los herbívoros territoriales (territorial damselfishes), conformado por pequeñas especies principalmente de la familia Pomacentridae, los cuales se conocen por defender territorios menores a 2 m² donde cultivan algas filamentosas de las que se alimentan (Steneck 1994, Edwards et al., 2014).

Si bien la actividad de los peces herbívoros resulta un factor de importancia que interviene en la dinámica de la comunidad macroalgal, actualmente gracias al acelerado desarrollo humano en la costa y la contaminación por nutrientes asociada a este es posible observar un aumento exponencial en la cobertura algal (Duprey et al., 2016). De manera que las interacciones entre la alta concentración de silicatos, nitratos y fosfatos por efecto de la contaminación antrópica, aunado a la disminución en la actividad de los peces herbívoros por la sobrepesca, pueden provocar la transformación y el deterioro de todo un sistema arrecifal (Thacker et al., 2001).

Por lo tanto, comprender la relación que existe entre los factores ambientales y la actividad de los diferentes grupos de peces herbívoros con la cobertura de los grupos funcionales macroalgales nos puede proporcionar una valiosa perspectiva para evaluar y gestionar las actividades humanas que están afectando los mecanismos interactivos que controlan la estabilidad del ecosistema arrecifal.

Dentro de este contexto, la intención del presente trabajo es reconocer la relación que existe entre los factores biológicos y ambientales con la comunidad macroalgal en arrecifes del golfo de California en México.

ANTECEDENTES

Efecto de los peces herbívoros sobre la comunidad macroalgal

En las últimas décadas, como resultado de los cambios dramáticos que han sufrido las comunidades arrecifales de todo el mundo, se han realizado un gran número de investigaciones donde se considera que los peces herbívoros desempeñan un papel muy importante sobre el control del crecimiento macroalgal (Adam et al., 2015; Bellwood 2004; Bonaldo et al., 2014; McClanahan y Muthiga 1988; Montgomery 1980; O'Leary y McClanahan 2010; Sotka y Hay 2009; Steneck 1983).

Como ejemplo, Hata y Kato (2006); Hixon (1997); Gordon et al., (2015); Moreno-Sánchez et al., (2011); Schopmeyer y Lirman (2015) han demostrado que los peces damisela del grupo de los herbívoros territoriales tienen un efecto muy peculiar sobre las macroalgas, ya que estos pequeños agricultores defienden activamente a las algas filamentosas (AF) de las cuales se alimentan, lo que le brinda una ventaja a este grupo algal y promueve su desarrollo. Mientras que Mantyka y Bellwood (2007) demostraron que el resto de los peces herbívoros, como miembros del grupo de los raspadores/excavadores y ramoneadores/detritivoros, pertenecientes a las familias Scaridae y Acanthuridae respectivamente, son capaces de eliminar gran parte de la producción algal diaria ya sea de algas filamentosas o macroalgas carnosas. Por lo tanto, algunos autores, como Green y Bellwood (2009) reconocen que la gran variedad de especies de peces herbívoros presenta gran número de diferencias con respecto a su conducta alimenticia, y no todos se alimentan de las mismas algas, por lo tanto, se forman grupos funcionales que es importante tomar en cuenta ya que tendrán un efecto diferente sobre la comunidad macroalgal.

De igual manera se ha observado que la sobrepesca de los grupos funcionales de peces herbívoros puede alterar su eficiencia para regular la cobertura de macroalgas (Edwards et al., 2014), destacando la importancia que tienen los peces en el control del crecimiento de los grupos algales, y se ha declarado que algunas comunidades arrecifales se encuentran en un proceso de cambio, en donde las macroalgas resultan los organismos más abundantes. Así mismo, Suchley y Álvarez-Filip (2017) confirman que los peces herbívoros juegan un papel clave dentro de los ecosistemas arrecifales, y mencionan que las macroalgas carnosas son

capaces de incrementar su cobertura hasta un 50 % cuando los peces herbívoros se encuentran ausentes.

En el caso del golfo de California también se han observado patrones similares, como ejemplo se tiene a Aburto-Oropeza et al. (2015) quienes proponen que mientras la presión pesquera aumenta y disminuyen las poblaciones de peces herbívoros, la abundancia de macroalgas bentónicas tiende a aumentar, dando como resultado cambios en la estructura de la comunidad y en la dinámica del sistema de arrecifes.

Efecto de los nutrientes sobre la cobertura macroalgal

Sin embargo, en algunos casos la actividad de los peces herbívoros no explica la distribución y abundancia de las macroalgas bentónicas en los arrecifes, y autores como Suchley et al. (2016) sugieren la existencia de factores externos que puedan estar regulando el crecimiento algal, como las condiciones ambientales. Tal es el caso de Rioja-Nieto y Álvarez-Filip (2018) quienes proponen que los cambios en la biomasa de peces herbívoros podrían no estar relacionados con el incremento en la cobertura macroalgal, y reconocen que la eutrofización causada por el desarrollo urbano y turístico resultan factores que pueden provocar el desmedido crecimiento de algas bentónicas. En el caso del golfo de California se han realizado unos cuantos estudios como los de Águila-Ramírez et al. (2005); Pacheco-Ruiz et al. (2002) y Piñón-Gimate et al. (2008) sobre el aumento de la biomasa macroalgal en relación con el incremento de nutrientes, los cuales demuestran que la biomasa de macroalgas carnosas aumenta cuando el medio es enriquecido con nutrientes. No obstante, es común que los estudios realizados en el golfo de California para entender el comportamiento algal se enfoquen en evaluaciones sobre uno u otro factor, de manera que aquellos trabajos que cuentan con datos de nutrientes carecen de información sobre herbivoría, o viceversa. Este vacío en el conocimiento representa una seria barrera para poder comprender la dinámica de las macroalgas bentónicas dentro de los sistemas arrecifales del golfo de California, así como los posibles factores que potencialmente determinan la variabilidad en su cobertura.

Efecto de otros factores sobre la cobertura macroalgal

Cuando la herbivoría causada por los peces y las concentraciones de nutrientes en la columna de agua no pueden explicar la dinámica de la comunidad macroalgal, se cita el papel

que juega la temperatura y la luz en el desarrollo de estos organismos. Vásquez-Elizondo y Enríquez (2016), mencionan que el grupo de las algas coralinas, ya sean incrustantes o articuladas, presentan alteraciones importantes en su actividad fotosintética y de calcificación cuando se encuentran expuestas a temperaturas elevadas, lo que puede afectar su crecimiento y con ello su cobertura. Otros autores como Comeau et al. (2014), observaron que la baja incidencia de luz puede provocar una disminución significativa en las tasas de calcificación de especies pertenecientes al mismo grupo. De igual manera, tanto algas del grupo de las filamentosas como macroalgas carnosas se ven afectadas por la temperatura o la cantidad de luz que reciben. Harley et al., (2012) proponen que el aumento de la temperatura tiene efectos negativos en la producción de esporas, en la germinación, y en el reclutamiento de las macroalgas.

OBJETIVOS

General:

Determinar la relación entre los peces herbívoros y las condiciones ambientales clave (nutrientes, temperatura y luz) con la cobertura de los principales grupos funcionales macroalgales (coralinas incrustantes, coralinas articuladas, algas filamentosas y macroalgas carnosas) en arrecifes rocosos y coralinos del golfo de California.

Particulares:

1. Determinar la cobertura promedio de cada grupo funcional macroalgal: coralinas incrustantes, coralinas articuladas, algas filamentosas y macroalgas carnosas, en 32 sitios del golfo de California.
2. Determinar la riqueza específica, abundancia, densidad y biomasa de cuatro grupos funcionales de peces herbívoros: raspadores/excavadores, ramoneadores/detrítivos, podadores y herbívoros territoriales, en 32 sitios del golfo de California.
3. Estimar la concentración de tres nutrientes clave (fosfatos, nitratos y silicatos) en las zonas de estudio, a partir de información de cruceros oceanográficos incorporada a bases de datos internacionales.
4. Obtener datos sobre temperatura y luz en las zonas de estudio, a partir de información de cruceros oceanográficos incorporada a bases de datos internacionales.
5. Determinar cuál factor (abundancia, densidad y biomasa de los grupos funcionales de peces herbívoros y ambiente, de manera general) presenta mayor relación con la

cobertura de la comunidad macroalgal en total, y por grupo funcional, mediante el uso de técnicas multivariadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Ubicado en el noroeste de México se encuentra el golfo de California, un mar parcialmente cerrado, con una longitud promedio aproximada de 1,400 km y 150 km de ancho, se extiende a lo largo de más de nueve grados de latitud y se encuentra delimitado por la península de Baja California hacia el Oeste y por los estados de Sonora, Sinaloa y Nayarit hacia el Este (Thomson et al., 2000). Tiene características topográficas y batimétricas que producen una gran variedad de hábitats y una diversidad biológica reconocida como una de las más altas en el mundo (Brusca et al., 2005). Esta región presenta costas rocosas o planicies costeras y cuenta con alrededor de 900 islas e islotes que forman parte de una red mundial de Reservas de la Biosfera de la UNESCO. El valor asociado a esta región es elevado ya que se observan formaciones arrecifales rocosas, con excepción de Cabo Pulmo, donde se aprecia un arrecife coralino bien desarrollado (Reyes-Bonilla, 1997). Estos arrecifes se encuentran ampliamente distribuidos a lo largo de la costa oeste del golfo, presentan gran heterogeneidad estructural y albergan una gran variedad de organismos como peces, corales y algas (Álvarez-Filip, 2004). Se considera que la ictiofauna arrecifal es muy diversa y por lo tanto la zona presenta gran importancia comercial, no solo local sino para todo el país (De la Cruz-Agüero et al., 1997). Sin embargo, a pesar de la gran riqueza que presenta este mar, en la actualidad la explotación pesquera rebasa los niveles sustentables de la región, mientras que la contaminación, las descargas de aguas residuales, la agricultura y acuicultura no sostenibles, así como la destrucción del hábitat por parte del desarrollo turístico, son factores de gran impacto que pueden provocar cambios drásticos en la estructura de las comunidades, y la potencial degradación del sistema arrecifal en esta región de México (Sarabia-Trejo, 2015).

Trabajo de campo

A bordo de un crucero de investigación se visitaron 31 sitios arrecifales ubicados a lo largo del golfo de California (Fig. 1), del 28 de octubre al 16 de noviembre del 2016, los

cuales fueron seleccionados por estar dentro de áreas naturales protegidas. Suman un total de 32 sitios de muestreo incluyendo los datos de una localidad del Parque Nacional Cabo Pulmo.

El trabajo de campo se organizó en dos partes; 1) la realización de censos visuales para la comunidad de peces herbívoros y 2) la caracterización del fondo para evaluar a la comunidad macroalgal. Ambos procedimientos se realizaron sobre transectos paralelos a la línea de costa entre 2 y 30 m de profundidad, dependiendo las condiciones de cada arrecife, el esfuerzo de muestreo para todo el golfo de California resultó en un promedio de 10 transectos por sitio, haciendo un total de 348 transectos.

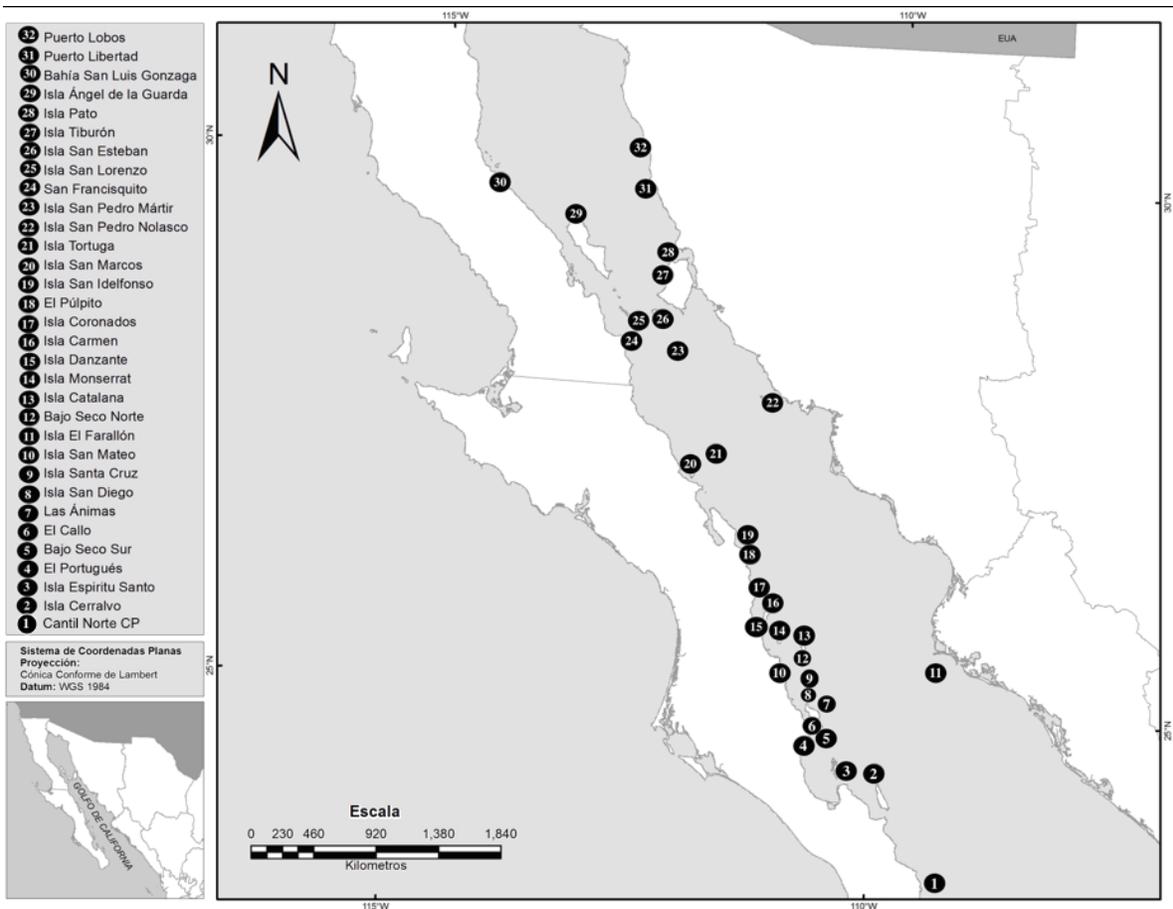


Figura 1. Sitios de muestreo

Evaluación de la comunidad de peces herbívoros

Por sitio de muestreo se colocaron un promedio de 10 transectos de 25x4 m cada uno, mediante censos de peces, el buzo monitor que colocó el transecto tomó registro de la abundancia de los peces herbívoros, e identificó en el sitio la especie y la talla (en cm).

Evaluación de la comunidad macroalgal

Un segundo monitor utilizando el transecto de 25 m usado para la evaluación de la comunidad de peces, el cual contaba con 100 marcas a lo largo del transecto hechas con plumón indeleble localizadas cada 25cm, tomó registro de manera general de los componentes del fondo; arena, roca, coral y grupos funcionales macroalgales que interceptaban cada marca del transecto. Posteriormente para el análisis del presente trabajo se utilizó únicamente la información que respecta a la comunidad macroalgal; (CI) coralinas incrustantes, (CA) coralinas articuladas, (AF) algas filamentosas y (MC) macroalgas carnosas. Mientras que el resto de los componentes del sustrato se incluyeron en la categoría de otros y no fueron incluidos al momento del análisis.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Comunidad macroalgal

Para obtener el porcentaje de la cobertura macroalgal, se estimó el número de puntos que interceptaba cada grupo algal y se dividió entre el número total de puntos del transecto.

$$\text{Cobertura}_{\text{grupo } i} = \frac{\text{Número de puntos interceptados por el grupo } i}{\text{Total de puntos del transecto}} \times 100$$

Comunidad de peces herbívoros

Se obtuvieron datos como la abundancia relativa, a partir del número de individuos que se contaron en campo, se calculó la densidad dividiendo el número de organismos observados entre el área total de la unidad muestral (100 m²), y posteriormente se obtuvo la biomasa, calculando el peso de cada individuo a partir de la estimación de la talla en el campo y usando el algoritmo que relaciona ambos parámetros para cada especie:

$$P=aL^b$$

Donde: P= peso en gramos; L= longitud o talla en cm de cada individuo; a y b= constantes de la relación peso-longitud obtenidas de Froese y Pauly (2017) (Anexo 1).

Con base en la clasificación propuesta por Green y Bellwood (2009) y Edwards et al., (2014) quienes distinguen familias de peces herbívoros por su comportamiento alimenticio, se asignaron a los 4 grupos funcionales 1) raspadores/excavadores, 2) ramoneadores/detritivoros, 3) podadores y 4) herbívoros territoriales.

Parámetros ambientales

Nutrientes

De la base de datos de World Ocean Atlas se obtuvieron los datos de la concentración máxima, mínima y promedio de tres nutrientes clave; fosfatos, nitratos y silicatos en mg/m^3 durante el periodo 2004-2013. Se extrajeron los valores de las variables ubicando las celdas correspondientes a las coordenadas de los 32 sitios de muestreo, con un tamaño de píxel de 4km.

Temperatura y luz

Se obtuvo la temperatura superficial máxima, mínima y promedio de las 32 localidades, así como la información correspondiente a la atenuación y radiación lumínica. Dichas variables se obtuvieron con la ayuda de la herramienta “Giovanni”, de la base de datos mundiales de la NASA Earthdata, los cuales comprenden un periodo mensual desde el 2004 y hasta el 2016, capturados por el sensor MODIS a bordo del satélite Aqua con una resolución espacial de 4 km. Posteriormente, se tomaron en cuenta como variables independientes al momento del análisis estadístico.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los valores obtenidos en campo para la comunidad macroalgal se sometieron a diferentes pruebas estadísticas. Por cada grupo funcional algal se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) de un factor, con la intención de observar diferencias significativas entre las medias de la cobertura de los diferentes grupos funcionales entre los sitios. Posteriormente se llevó a cabo la prueba Post-Hoc para saber cuál de las medias resultaba diferente y a qué sitio correspondía. Se realizó el mismo procedimiento con las medias de la riqueza, abundancia, densidad, y biomasa de los grupos de peces herbívoros, las cuales se compararon independientemente entre los 32 sitios de muestreo, para ubicar si las medias de los distintos parámetros biológicos de los peces son iguales, o presentan diferencias significativas entre los sitios (Acevedo, 2013). Dado que los supuestos para realizar este tipo de análisis parten de la distribución normal de los datos y varianzas homogéneas, se realizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para comprobarlo. Debido a que los datos no se ajustaron a las condiciones que plantea el análisis paramétrico se realizaron las pruebas no paramétricas equivalentes en cada caso; ANOVA de Kruskal-Wallis (Legendre y Legendre, 2003).

Relación entre la cobertura de la comunidad macroalgal con los peces herbívoros y los parámetros ambientales.

Para evidenciar la relación entre la cobertura de los grupos macroalgales con las diferentes variables biológicas y ambientales, y con el objetivo de encontrar cuál de las variables ambientales afecta en mayor medida a cada grupo algal, se utilizó el análisis de regresión lineal múltiple por pasos o (Stepwise). Este análisis representa una versión modificada de la regresión múltiple tradicional. En este modelo en cada paso se incluye una variable nueva, de la cual se estima el porcentaje de la varianza explicada, y comparando con el valor calculado anteriormente es colocada según su grado de influencia. De esta manera el modelo permite hacer una discriminación más fina de las variables que intervienen con la dependiente, y se reconoce que es posible alcanzar el máximo valor de r^2 explicado, con el mínimo de variables incluidas en la ecuación (Darlington y Hayes, 2017). Los análisis mencionados se realizaron con ayuda del programa Statistica 10.

RESULTADOS

Estructura de la comunidad macroalgal

Cobertura de grupos funcionales

Los resultados obtenidos a partir de los muestreos señalan que para los 32 sitios que representan a los arrecifes del golfo de California el grupo macroalgal mejor representado fue el de las macroalgas carnosas (MC), las cuales abarcan en promedio el 26% de la cobertura del sustrato con una desviación estándar del 10.8, seguido de las algas filamentosas (AF) con el 15.1% \pm 10.7, las coralinas incrustantes (CI) con 11.6% \pm 10.3, y finalmente las coralinas articuladas (CA) con el 8.1% \pm 8 (Fig. 2). Los sitios que presentan la mayor cobertura macroalgal general, incluyendo todos los grupos funcionales, son Bajo seco Sur, isla Tortuga e isla Tiburón, mientras que isla catalana representa el sitio con menor cobertura macroalgal general. La representación de los grupos macroalgales por sitio se dio de la siguiente manera: las CI presentaron su mayor cobertura en el Bajo seco Sur con un 47% de la cobertura total del fondo, seguido de isla Cerralvo con el 40%, mientras que las coberturas más bajas de este grupo se presentaron en el portugués y en Puerto Libertad con el 1%. Con respecto al grupo de las CA, tanto isla San Lorenzo como isla San Esteban resultaron los sitios mejor representados, con el 28% de la cobertura total del sustrato. Sin embargo, este grupo algal resultó completamente ausente en sitios como, isla catalana, El Callo, el Bajo seco Sur e isla Cerralvo. Es posible observar una ligera tendencia entre estos dos grupos algales, en donde la cobertura de CI disminuye de Sur a Norte, mientras que las CA aumentan su cobertura a medida que se acercan a la región de las grandes islas. Para el caso de las AF, este grupo presentó su mayor cobertura en la bahía San Luis Gonzaga con 49%, seguido del Cantil Norte en Cabo Pulmo con el 40% de la cobertura total del sustrato; las coberturas más bajas del grupo en cuestión se presentaron en isla Cerralvo y Espíritu Santo. Finalmente, para el grupo de las MC, se observó que la mayor cobertura se encuentra en isla Pato con el 51%, seguido de isla Tiburón con el 42% de la cobertura total del fondo. Mientras que la isla El Farallón representa el sitio con la menor cobertura de este grupo algal con un 5% (Fig. 3).

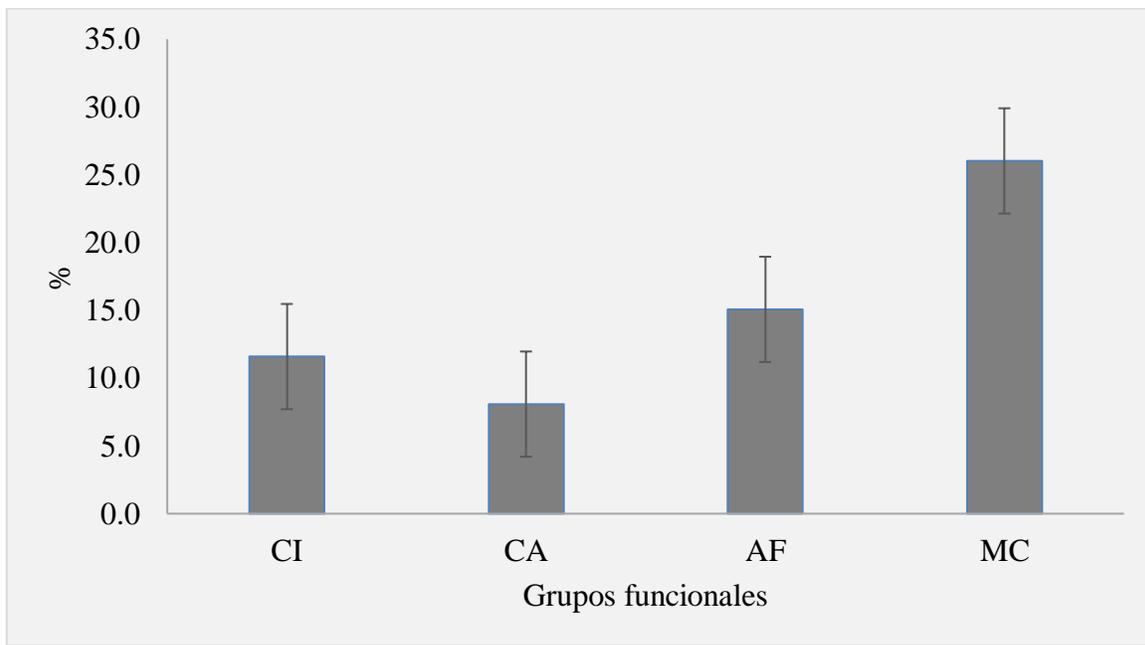


Figura 2. Cobertura promedio de grupos funcionales macroalgales del golfo de California. CI= coralinas incrustantes. CA= coralinas articuladas. AF= algas filamentosas. MC= macroalgas carnosas. Las barras de error indican el error estándar.

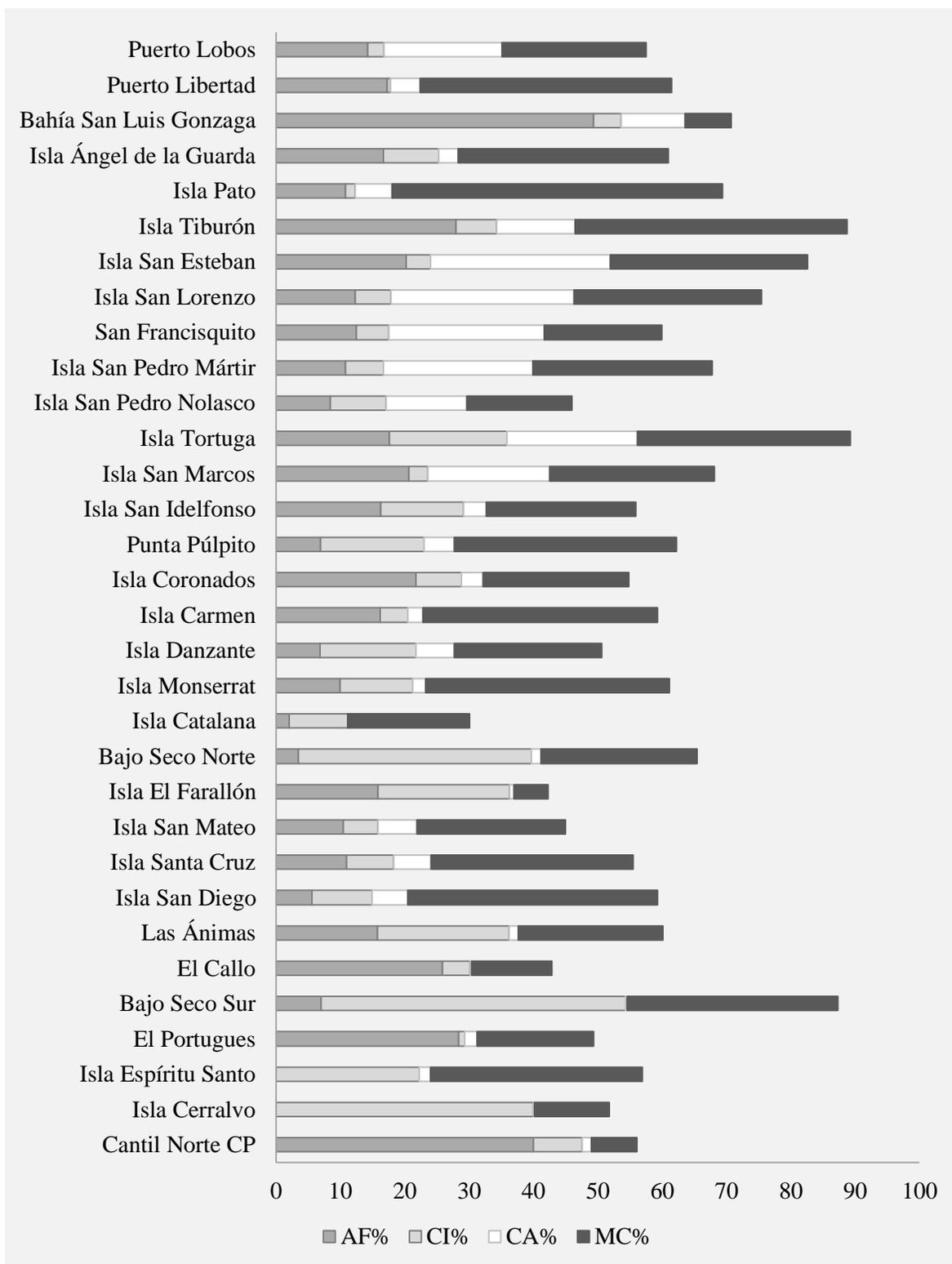


Figura 3. Cobertura de grupos funcionales macroalgales en arrecifes del golfo de California. CI= coralinas incrustantes. CA= coralinas articuladas. AF= algas filamentosas. MC= macroalgas carnosas.

Comparación de la cobertura de grupos funcionales entre sitios

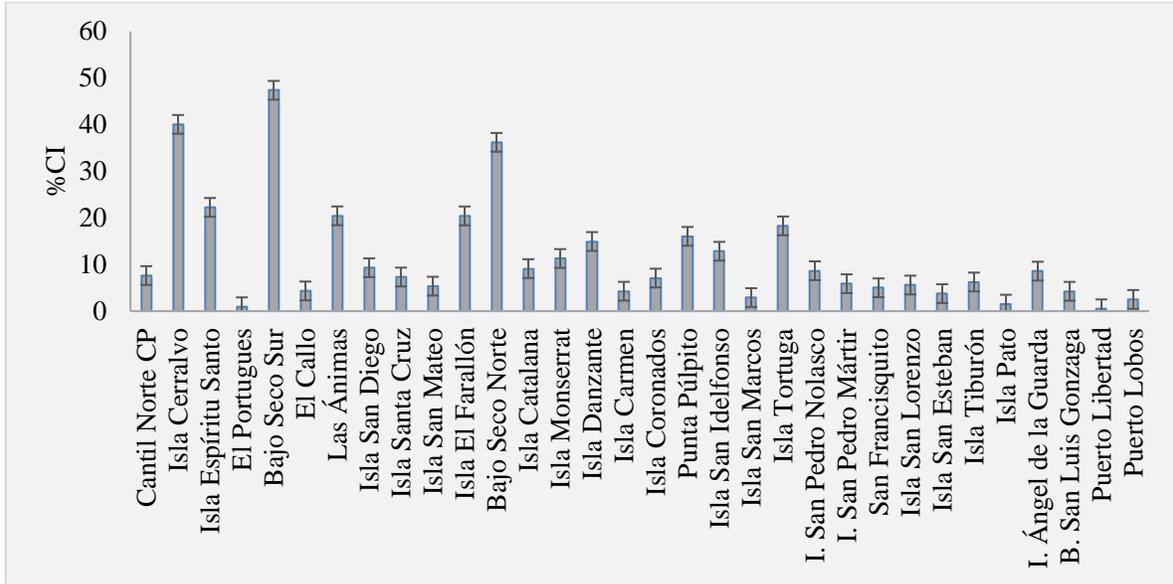
Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis revelaron diferencias significativas con respecto a la cobertura de los grupos macroalgales, por lo que se considera que la cobertura de los grupos macroalgales no son iguales entre arrecifes (Tabla 1). Mediante un análisis de comparaciones múltiples se observó cuáles sitios resultaron diferentes. Para el grupo de las CI, sitios como la isla Cerralvo y el Bajo seco Sur resultaron significativamente diferentes al resto de los sitios. En el caso de las CA las islas San Pedro Mártir, San Lorenzo y San Esteban, presentaron diferencias significativas con todos los sitios de la parte Sur del golfo hasta la isla San Idelfonso. De igual manera se observaron diferencias entre estas islas y algunos sitios de la region norte, como islas Pato, Ángel de la Guarda y la bahía San Luis Gonzaga; sin embargo, estas no fueron significativas. En el grupo de las AF, los sitios como El Cantil Norte en Cabo Pulmo y la isla Ángel de la Guarda en la bahía de los Ángeles, resultaron significativamente diferentes de las islas Cerralvo y Espíritu Santo. Y finalmente para el grupo de las MC, isla Pato fue el sitio que presentó diferencias significativas con las islas Cerralvo, Farallón y San Pedro Nolasco, así como con El callo y la bahía San Luis Gonzaga (Figs. 4 y 5).

Tabla 1. ANOVA de Kruskal-Wallis

Cobertura algal	Grados de libertad	Kruskal-Wallis H	p
CI	31	91.36	<0.001
CA	31	89.91	<0.001
AF	31	77.79	<0.001
MC	31	84.05	<0.001

CI=coralinas incrustantes. CA=coralinas articuladas. AF=algas filamentosas. MC=macroalgas carnosas.

a)



b)

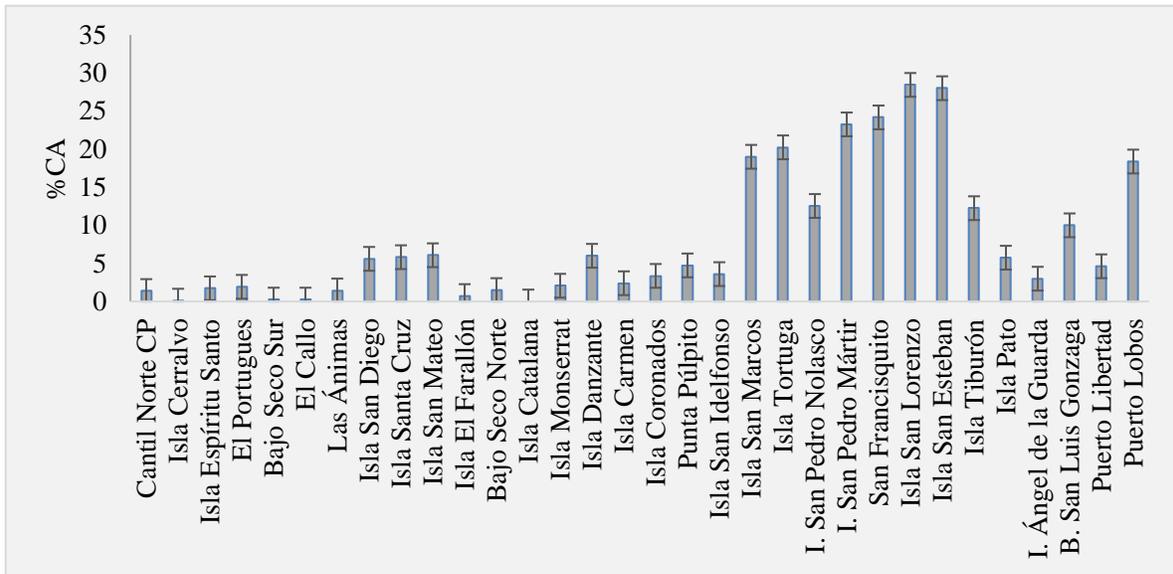
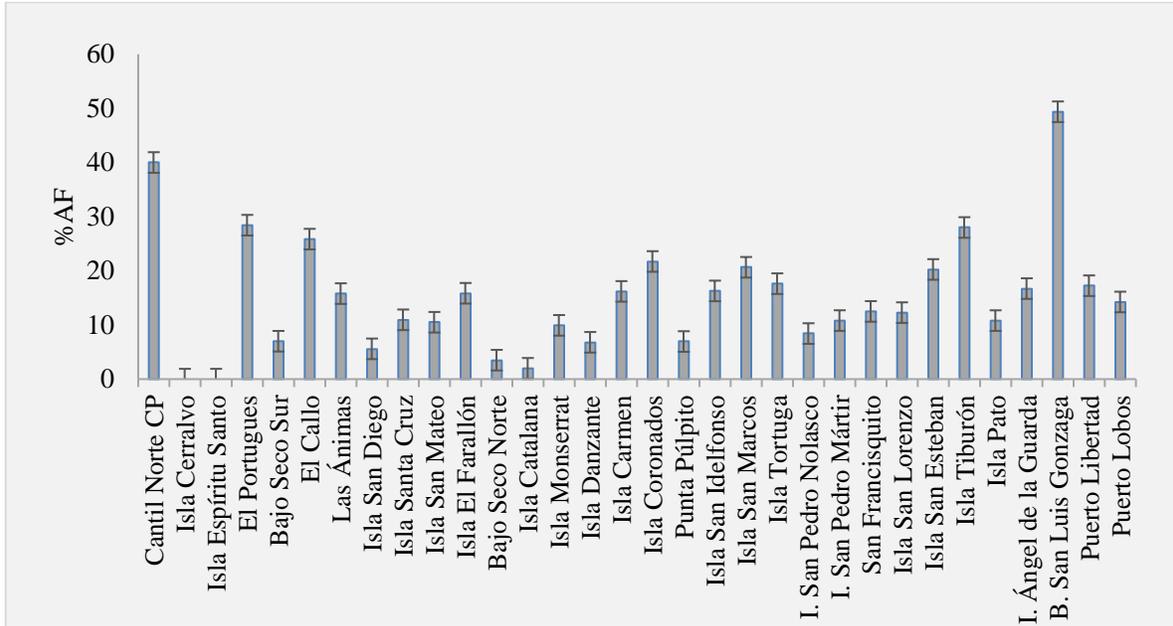


Figura 4. Comparación de las medias de la cobertura de los grupos macroalgales en los sitios de muestreo. a) CI=coralina incrustante ($p > 0.05$). b) CA=coralina articulada ($p > 0.05$).

a)



b)

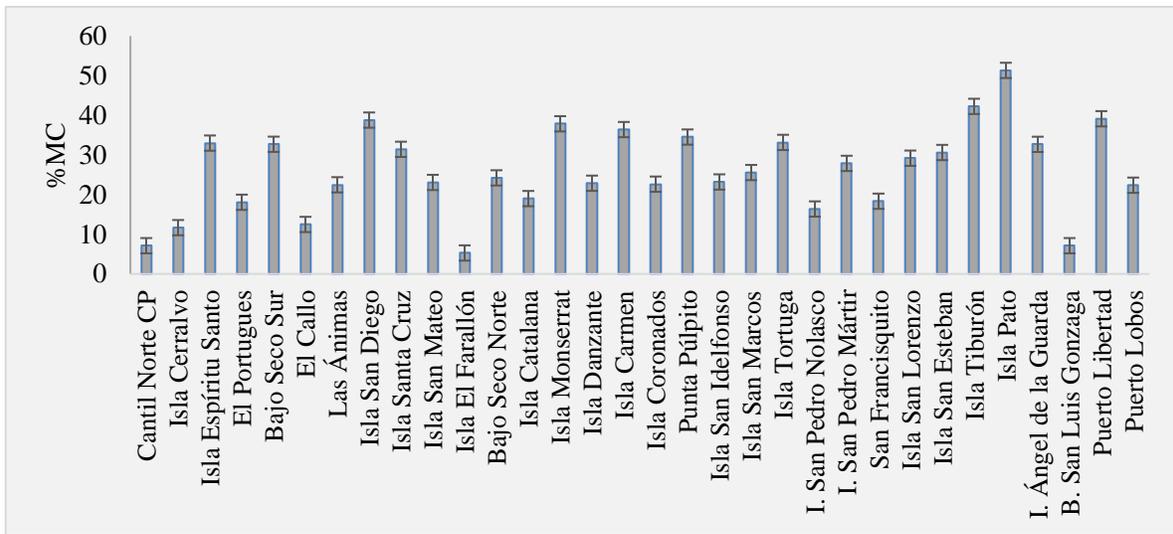


Figura 5. Comparación de las medias de la cobertura de los grupos macroalgales en los sitios de muestreo. a) AF=algas filamentosas ($p = .0001$). b) MC=macroalgas carnosas ($p > 0.05$).

Estructura de la comunidad de peces herbívoros

Riqueza y abundancia de peces herbívoros

En los 32 sitios de muestreo se registraron un total de 8,948 peces herbívoros representados por 17 especies, incluidas en cuatro familias, donde Pomacentridae fue la mejor representada con cinco especies, seguida de Acanthuridae, Kyphosidae y Scaridae con cuatro especies cada una (Tabla 2). De manera general, el sitio con mayor riqueza resultó isla Monserrat con 14 de las 17 especies de peces herbívoros observadas, mientras que el sitio con menor riqueza es la bahía San Luis Gonzaga con una especie perteneciente al grupo de los herbívoros territoriales.

Riqueza y abundancia de grupos funcionales

El grupo funcional con más especies es el de los herbívoros territoriales (T), conformado por cinco especies; los cuales en conjunto representaron el $68.7 \pm 26.8\%$ de la abundancia total del golfo de California. De este grupo la especie más común fue *S. rectifraenum* con el 61.6% de la abundancia total del grupo; esta especie se registró en todos los sitios con excepción del Bajo seco Sur.

Los ramoneadores/detrítivos (R/D) son el segundo grupo funcional con mayor abundancia con el $14.8 \pm 7\%$ del total; de los cuales *P. punctatus* es el de mayor abundancia con el 14.3%.

Los herbívoros podadores (P) representaron el $9.8 \pm 3\%$ de la abundancia total, siendo *G. simplicidens* la especie más abundante de este grupo con el 7%. Finalmente, los raspadores/excavadores (R/E) son el grupo funcional con menor abundancia $6.7 \pm 1.2\%$; donde *S. ghobban* es la especie más abundante con el 3.5%.

La riqueza de cada grupo funcional entre los sitios se observó como se describe a continuación; para el grupo de los ramoneadores detrítivos (R/D) el sitio con mayor riqueza fue isla Carmen con cuatro especies, mientras que en los sitios de la parte norte del golfo como; Puerto Lobos, Puerto libertad, bahía San Luis Gonzaga, las islas Pato y Tiburón e incluso Ángel de la Guarda, no se observó ningún individuo perteneciente a este grupo. En el caso de los herbívoros podadores (P), El Pulpito resultó el sitio con mayor riqueza con cuatro especies, y los sitios donde no se registraron herbívoros de este grupo son la isla Cerralvo, el portugués, el Bajo seco Norte y Sur, Las Ánimas, isla Tiburón, y la bahía San

Luis Gonzaga. El grupo de los raspadores excavadores (R/E) presentaron su mayor riqueza en varios sitios; El Callo, Las islas San Diego, Santa Cruz, Monserrat, Danzante, San Pedro Nolasco y El Pulpito. Mientras que sitios como isla Cerralvo, el Bajo seco Sur, Las Ánimas, San Francisquito, isla San Lorenzo y San Esteban, bahía San Luis Gonzaga, y los puertos Lobos y Libertad, presentaron la ausencia total de este grupo funcional. Finalmente, en el caso de los herbívoros territoriales (T), fue isla Monserrat el sitio con la mayor riqueza, albergando cinco especies que conforman este grupo (Fig.6). Se observó que la riqueza de este se reduce a una sola especie en todos los sitios del alto golfo.

Tabla 2. Listado taxonómico y caracterización de especies de peces herbívoros por grupo funcional. R/E=Raspadores/excavadores. R/D=Ramoneadores/detritivoros. P=Podadores. T=Herbívoro territorial.

Familia	Género	Especie	Grupo
Acanthuridae	<i>Acanthurus</i>	<i>A. nigricans</i> (Linnaeus, 1758)	R/D
		<i>A. triostegus triostegus</i> (Linnaeus, 1758)	R/D
		<i>A. xanthopterus</i> Valenciennes, 1835	R/D
	<i>Prionurus</i>	<i>P. punctatus</i> Gill, 1862	R/D
Kyphosidae	<i>Girella</i>	<i>G. simplicidens</i> Osburn & Nichols, 1916	P
	<i>Kyphosus</i>	<i>K. azurea</i> (Jenkins & Evermann, 1889)	P
		<i>K. elegans</i> (Peters, 1869)	P
		<i>K. vaigiensis</i> (Quoy & Gaimard, 1825)	P
Pomacentridae	<i>Microsopathodon</i>	<i>M. bairdii</i> (Gill, 1862)	T
		<i>M. dorsalis</i> (Gill, 1862)	T
	<i>Stegastes</i>	<i>S. acapulcoensis</i> (Fowler, 1944)	T
		<i>S. flavilatus</i> (Gill, 1862)	T
		<i>S. rectifaenum</i> (Gill, 1862)	T
Scaridae	<i>Scarus</i>	<i>S. compressus</i> (Osburn & Nichols, 1916)	R/E
		<i>S. ghobban</i> Forsskål, 1775	R/E
		<i>S. perrico</i> Jordan & Gilbert, 1882	R/E
		<i>S. rubroviolaceus</i> Bleeker, 1847	R/E

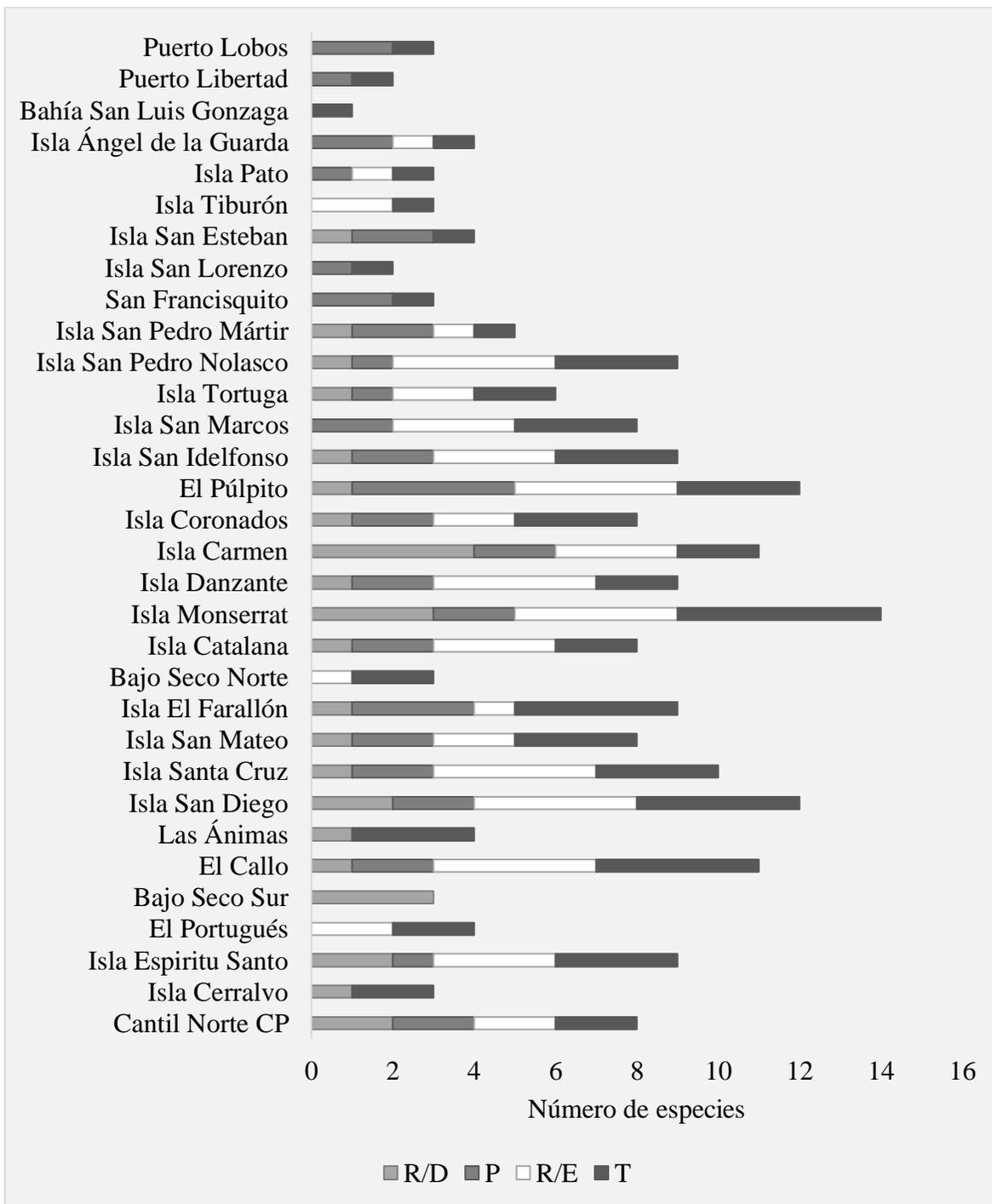


Figura 6. Riqueza específica de los grupos funcionales de peces en los sitios de muestreo del golfo de California. R/D=Ramoneadores/detritívoros. P=Podadores. R/E=Raspadores/excavadores. T=Herbívoro territorial.

Densidad de peces herbívoros

La densidad promedio de peces herbívoros para el golfo de California fue de 0.24 ind/m². El sitio que presentó la mayor densidad de herbívoros totales fue San Francisquito (0.60±0.2 ind/m²), seguido de El Púlpito (0.58±0.2 ind/m²). Los arrecifes de Puerto Libertad y el Bajo seco Norte presentaron las menores densidades (0.03±0.01 y 0.04±0.04 ind/m²), respectivamente (Tabla 3).

Densidad de grupos funcionales

El grupo funcional que presentó la mayor densidad promedio fue el de los herbívoros territoriales (0.16±0.1 ind/m²), seguido de los ramoneadores/detritivóros (0.04±0.06 ind/m²) y los podadores (0.03±0.07 ind/m²). Mientras que el grupo funcional que presentó la menor densidad fue el de los Raspadores/excavadores (0.01±0.07 ind/m²) (Fig. 7). Se observó que la mayor densidad del grupo de los R/E se presentó en la isla Monserrat, mientras que los sitios de muestreo correspondientes al alto golfo resultaron con las densidades más bajas. El grupo de los R/D presentó su mayor densidad en la isla Santa Cruz con un promedio de 0.30 ind/m² mientras que los sitios con la menor densidad de este grupo funcional resultan nuevamente aquellos ubicados en la región norte del golfo de California, a partir de San Francisquito y hasta Puerto Lobos. En el caso de los herbívoros del grupo de los P, San Francisquito representó el sitio con mayor densidad 0.40 ind/m², y sitios como isla Cerralvo, El Portugués y el Bajo seco Sur presentaron la menor densidad. Finalmente, los herbívoros T presentaron su mayor densidad en El Púlpito, y la menor en el Bajo seco Sur.

Tabla 3. Densidad ind/m² de grupos funcionales de peces herbívoros del golfo de California. R/E= raspador/excavador. R/D= ramoneador/detrítivoro. P= Podador. T= herbívoro territorial. - =ausente.

Sitio	R/E	R/D	P	T	Herbívoros totales
Cantil Norte CP	0.01	0.04	0.05	0.04	0.14
isla Cerralvo	-	0.14	-	0.02	0.16
isla Espíritu Santo	0.06	0.03	0.01	0.02	0.12
El Portugués	0.04	-	-	0.20	0.24
Bajo seco Sur	-	0.10	-	-	0.10
El Callo	0.04	>0.01	0.03	0.11	0.18
Las Ánimas	-	0.11	-	0.23	0.34
isla San Diego	0.01	0.08	0.03	0.19	0.30
isla Santa Cruz	0.01	0.30	0.02	0.19	0.52
isla San Mateo	0.01	>0.01	0.01	0.18	0.20
isla El Farallón	-	0.11	0.01	0.13	0.25
Bajo seco Norte	>0.01	-	-	0.03	0.04
isla Catalana	0.01	>0.01	0.01	0.03	0.06
isla Monserrat	0.09	0.07	0.01	0.20	0.37
isla Danzante	0.01	0.01	>0.01	0.09	0.11
isla Carmen	0.03	0.02	>0.01	0.17	0.21
isla Coronados	0.02	0.01	>0.01	0.38	0.42
El Púlpito	0.03	0.09	0.01	0.45	0.58
isla San Idelfonso	0.01	0.03	0.01	0.15	0.20
isla San Marcos	0.03	-	0.01	0.27	0.31
isla Tortuga	>0.01	0.03	0.02	0.19	0.24
isla San Pedro Nolasco	0.01	0.03	0.03	0.15	0.23
isla San Pedro Mártir	>0.01	0.02	0.05	0.15	0.22
San Francisquito	-	-	0.40	0.21	0.60
isla San Lorenzo	-	-	0.01	0.06	0.06
isla San Esteban	-	>0.01	0.07	0.02	0.09
isla Tiburón	0.01	-	-	0.19	0.44
isla Pato	0.03	-	>0.01	0.11	0.14
isla Ángel de la Guarda	>0.01	-	0.04	0.41	0.44
bahía San Luis Gonzaga	-	-	-	0.12	0.12
Puerto Libertad	-	-	0.02	0.01	0.03
Puerto Lobos	-	-	0.05	0.08	0.13

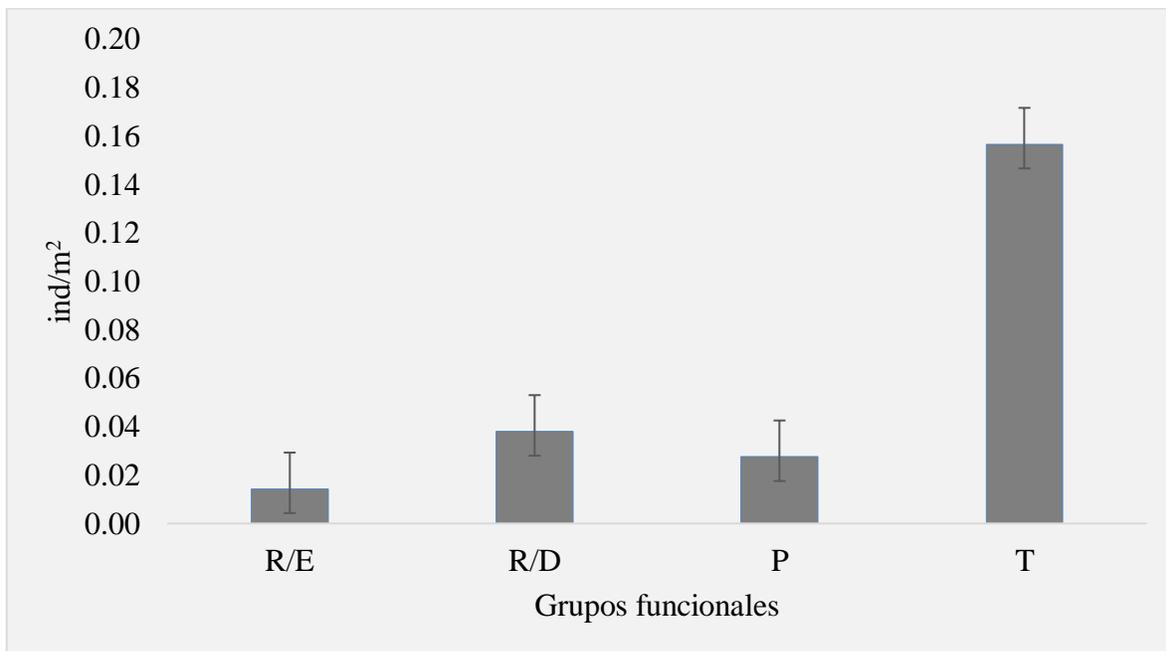


Figura 7. Densidad (ind/m²) de los grupos funcionales de peces herbívoros en el golfo de California. R/E= raspador/excavador. R/D= ramoneador/detrívoro. P= Podador. T= territorial. Las barras de error indican el error estándar.

Biomasa de peces herbívoros

Se obtuvo que la mayor biomasa del golfo de California pertenece al grupo funcional de los R/D con 1.71 ± 2.8 kg/m², seguido de los herbívoros P con 0.73 ± 0.9 kg/m², los R/E con 0.52 ± 0.8 kg/m² y finalmente los herbívoros T 0.26 ± 0.4 kg/m². El sitio con mayor biomasa promedio de peces herbívoros, incluyendo a todos los grupos, es el Bajo seco Sur 11.92 kg/m², mientras que el sitio con menor biomasa promedio es isla Pato 0.06 kg/m² (Fig. 8).

Biomasa de grupos funcionales

El grupo de R/E presentó su mayor biomasa en la isla Coronados con 3.12 kg/m². Caso contrario a isla Cerralvo y el Bajo seco Sur, representando a la región sur del golfo, y bahía San Luis Gonzaga, Puerto Lobos y Puerto Libertad representando la parte Norte, donde las biomásas de este grupo fueron las más bajas. De manera similar el grupo de R/D, presentaron los valores más bajos de biomasa en el norte del golfo, sin embargo, para este grupo de peces el Bajo seco Sur resultó el sitio mejor representado con 11.98 kg/m². En el caso de los herbívoros del grupo P se observó que San Francisquito es el sitio con la mayor biomasa 4.47

kg/m², mientras que isla Cerralvo, El Portugués, el Bajo seco Norte y Sur, así como el Puerto Libertad, resultaron los sitios con la menor biomasa de este grupo. Finalmente, la isla Farallón resultó el sitio con la mayor biomasa de herbívoros territoriales con 1.45 kg/m² y los sitios menos representativos para este grupo, por tener las biomases más bajas, son el Bajo seco Sur y Norte, la isla Catalana y el Puerto Libertad (Tabla 4).

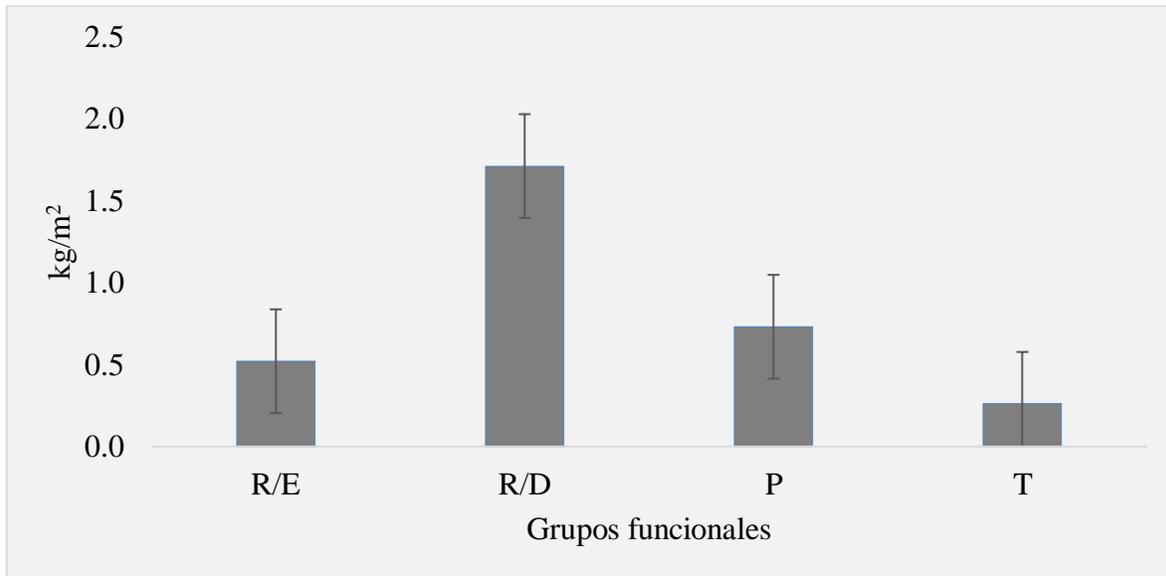


Figura 8. Biomasa (kg/m²) de los grupos funcionales de peces herbívoros del golfo de California. R/E= raspador/excavador. R/D= ramoneador/detrívoro. P= Podador. T= territorial.

Tabla 4. Biomasa promedio (kg/m²) de los grupos funcionales de peces herbívoros en el golfo de California. R/E=Raspador/Excavador. R/D=Ramoneador/Detritívoro. P=Podador. T=Territorial. - =ausente.

Sitio	R/E	R/D	P	T	Total
Cantil Norte CP	2.29	0.66	3.90	0.05	6.89
isla Cerralvo	-	3.51	-	0.02	3.53
isla Espíritu Santo	1.59	0.85	0.26	0.12	2.82
El Portugués	0.85	-	-	0.11	0.96
Bajo seco Sur	-	11.92	-	0.00	11.92
El Callo	0.62	0.02	0.24	0.13	1.01
Las Ánimas	-	5.09	-	0.24	5.33
isla San Diego	0.21	3.06	1.12	0.60	4.99
isla Santa Cruz	0.35	7.53	0.44	0.19	8.51
isla San Mateo	0.59	0.00	0.16	0.20	0.95
isla El Farallón	0.50	4.40	0.25	1.45	6.60
Bajo seco Norte	0.09	-	-	0.00	0.09
isla Catalana	0.32	0.03	0.50	0.00	0.85
isla Monserrat	2.23	1.39	0.35	0.54	4.51
isla Danzante	0.51	0.24	0.15	0.15	1.05
isla Carmen	0.41	0.13	0.03	0.16	0.73
isla Coronados	3.12	1.23	0.07	0.21	4.63
El Púlpito	0.65	1.81	0.44	1.37	4.28
isla San Idelfonso	0.04	1.23	0.26	0.10	1.63
isla San Marcos	0.76	-	0.38	0.30	1.43
isla Tortuga	0.49	2.79	0.99	0.99	5.25
isla San Pedro Nolasco	0.41	1.86	0.77	0.40	3.44
isla San Pedro Mártir	>0.01	6.78	1.79	0.08	8.66
San Francisquito	-	-	4.47	0.16	4.63
isla San Lorenzo	-	-	0.32	0.02	0.33
isla San Esteban	-	0.11	2.13	0.01	2.25
isla Tiburón	0.50	-	-	0.27	0.77
isla Pato	0.02	-	0.01	0.02	0.06
isla Ángel de la Guarda	0.07	-	2.13	0.35	2.54
bahía San Luis Gonzaga	-	-	-	0.11	0.11
Puerto Libertad	-	-	0.55	>0.01	0.55
Puerto Lobos	-	-	1.66	0.06	1.72

Comparación de los parámetros biológicos de los grupos funcionales de peces herbívoros entre sitios

Los análisis a los que fueron sometidos los parámetros de peces herbívoros presentaron diferencias significativas en todos los casos, excepto en la Biomasa de R/D. Esto indica que los parámetros de la comunidad de peces herbívoros son diferentes entre los sitios de muestreo (Tabla 5). A través del análisis de comparaciones múltiples fue posible observar cuáles sitios resultaban diferentes al resto, con respecto a cada parámetro.

Tabla 5. Análisis de la varianza (ANOVA de Kruskal-Wallis). R/E=Raspador/Excavador. R/D=Ramoneador/Detrítivo. P=Podador. T=Territorial. *valor menor que 0.05

	Grados de libertad	Kruskal-Wallis H	p
Biomasa			
R/E	31	139.56	*0.0
R/D	31	142.59	0.5
P	31	86.39	*0.0
T	31	109.12	*0.0
Abundancia			
R/E	31	140.23	*0.0
R/D	31	144.30	*0.0
P	31	86.02	*0.0
T	31	102.35	*0.0
Densidad			
R/E	31	141.21	*0.0
R/D	31	137.18	*0.0
P	31	86.02	*0.0
T	31	96.46	*0.0

Biomasa de grupos funcionales entre sitios

En el caso de la biomasa, el grupo de los herbívoros R/E mostró ser diferente significativamente en la isla Coronados (Fig.9). Los herbívoros P resultaron significativamente diferentes en San Francisquito con respecto a todos los sitios (Fig.10). Para la biomasa de los herbívoros T, sitios como la isla Farallón y El Púlpito resultaron diferentes al resto de los sitios muestreados (Fig.11). Y el grupo de los herbívoros R/D no presentó diferencias significativas entre los sitios (Fig. 12).

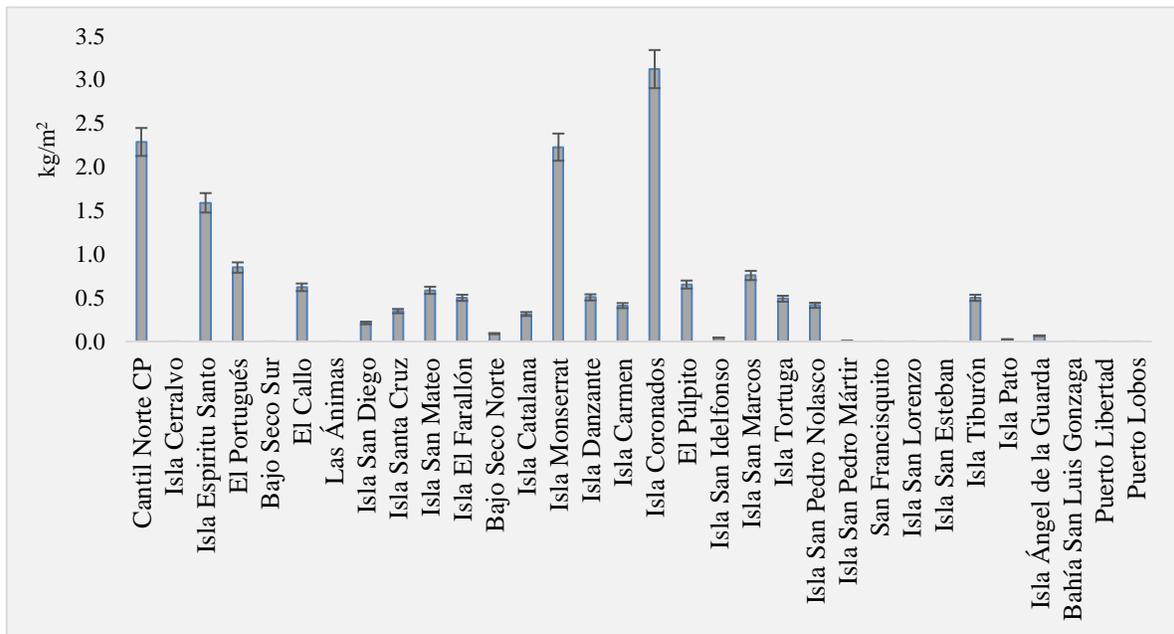


Figura 9. Comparación de la biomasa (kg/m²) entre sitios de muestreo del grupo funcional de herbívoros R/E=raspadores excavadores (p < 0.05).

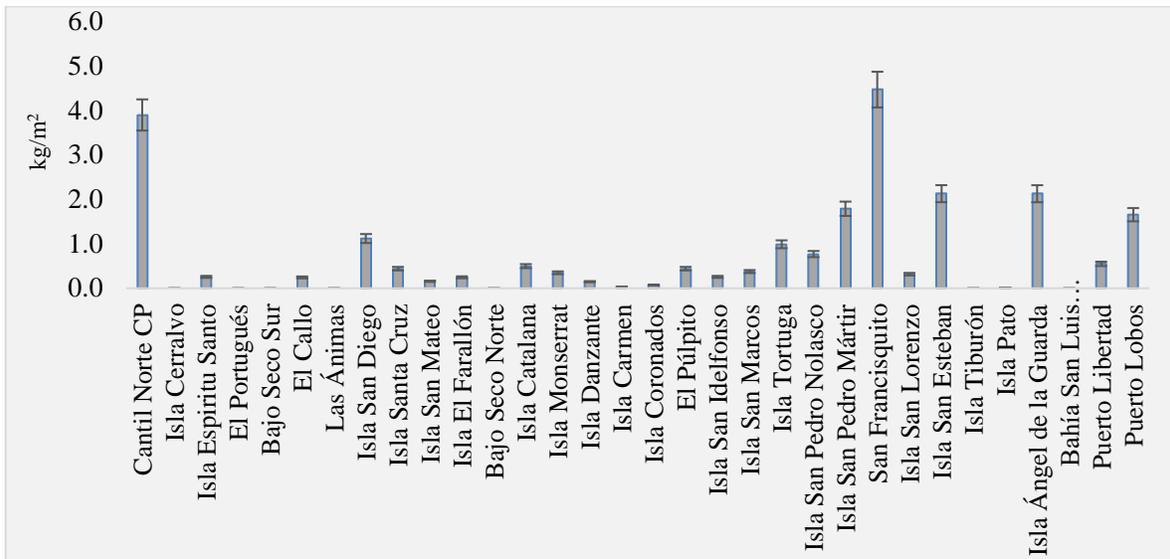


Figura 10. Comparación de la biomasa (kg/m²) entre sitios de muestreo del grupo funcional de herbívoros P=podadores ($p < 0.05$).

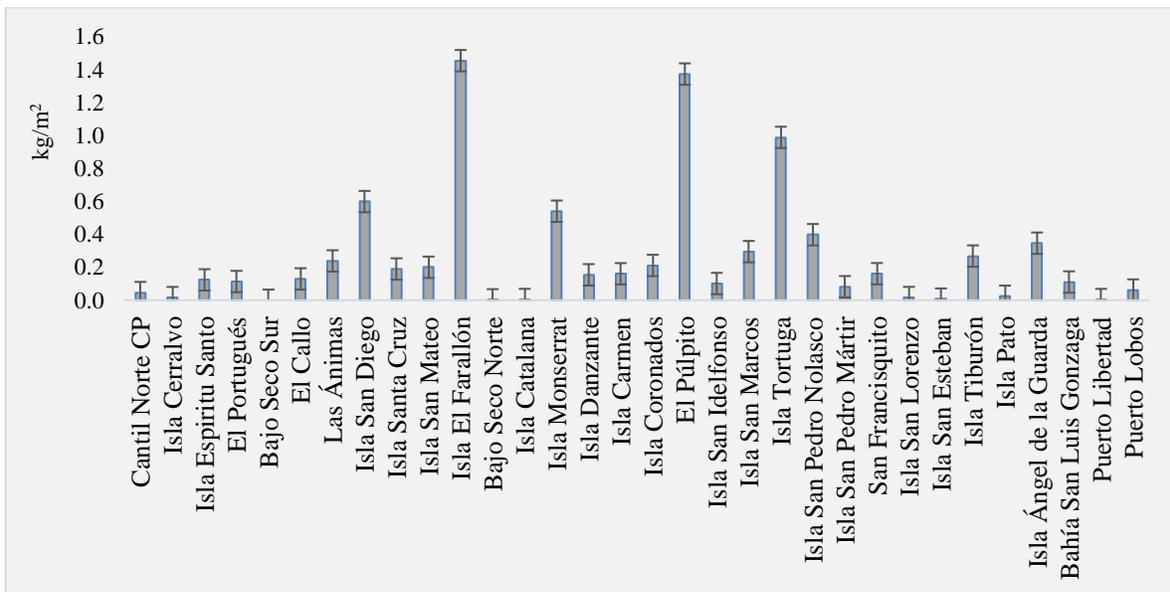


Figura 11. Comparación de la biomasa (kg/m²) entre sitios de muestreo del grupo funcional de herbívoros T=territoriales ($p < 0.05$).

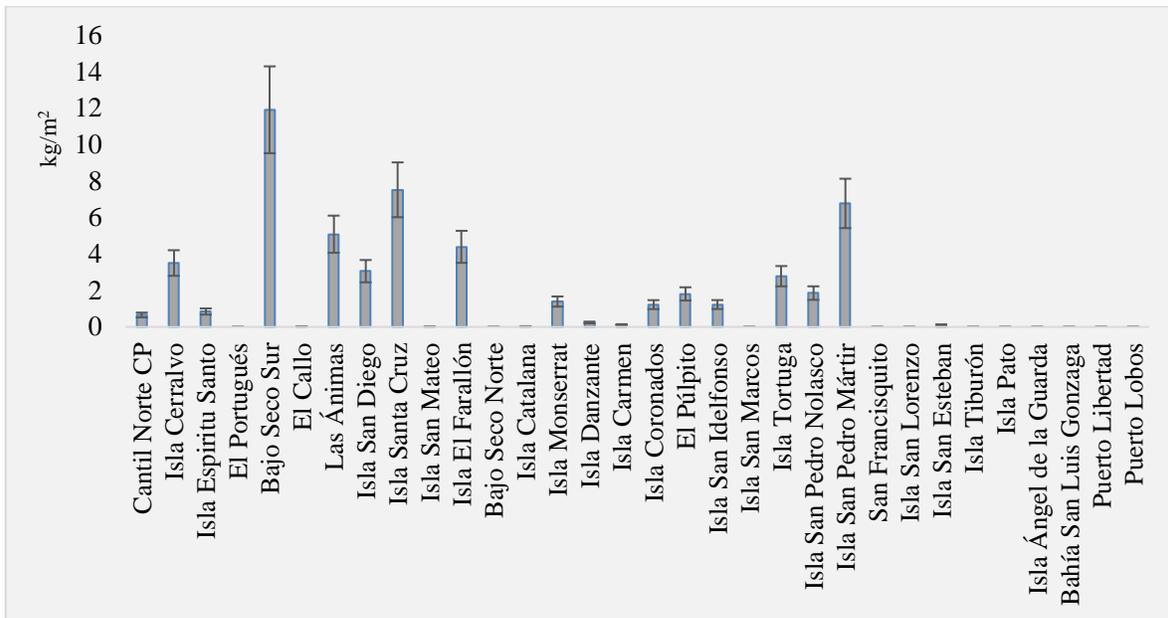
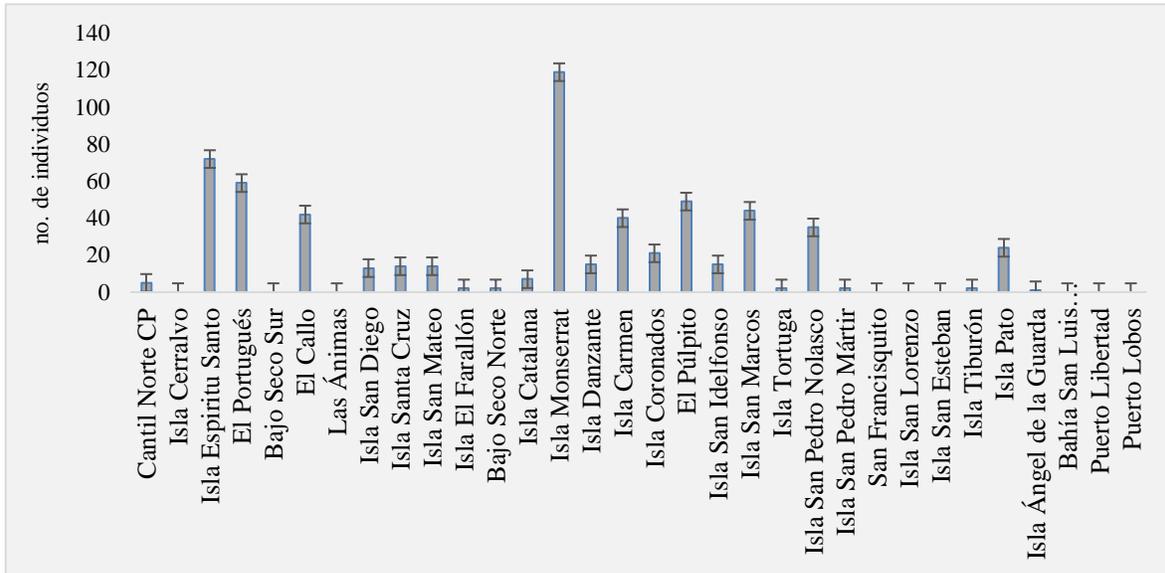


Figura 12. Comparación de la biomasa (kg/m²) entre sitios de muestreo del grupo funcional de herbívoros R/D= ramoneadores detritívoros (p=0.5)

Abundancia y densidad de grupos funcionales entre sitios

Se observó que los cuatro grupos de peces herbívoros presentaron diferencias significativas en los mismos sitios para estos dos parámetros. La abundancia y densidad de R/E en la isla Monserrat resultó diferente a todos los sitios, con excepción de isla Espíritu Santo con la que no presentaron diferencias significativas (Fig.13). Mientras que los P presentaron diferencias en San Francisquito (Fig.14). En el caso de los herbívoros T, la bahía Ángel de la Guarda y El Pulpito resultaron diferentes a sitios como el Cantil Norte en Cabo Pulmo, isla Cerralvo, isla Espíritu Santo, Puerto Libertad y Puerto Lobos (Fig.15). Para el grupo de los R/D el sitio que resultó significativamente diferente al resto de los sitios fue la isla Santa Cruz (Fig.16).

a)



b)

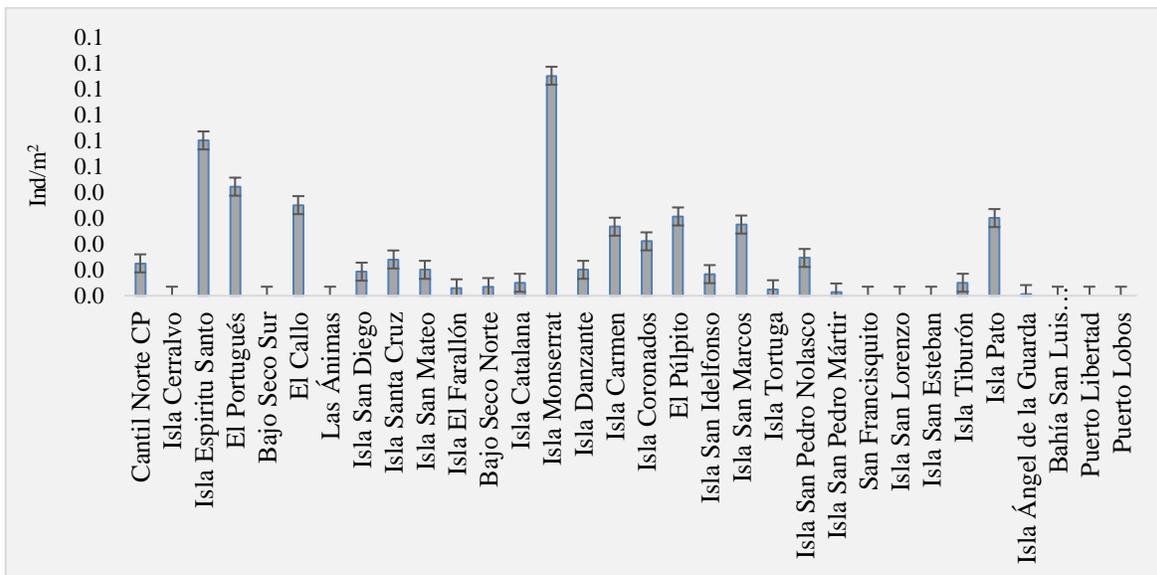


Figura 13. Comparación de a) abundancia (no. de individuos) y b) densidad (ind/m²) entre sitios de muestreo del grupo funcional de herbívoros R/E=raspadores excavadores (p < 0.05).

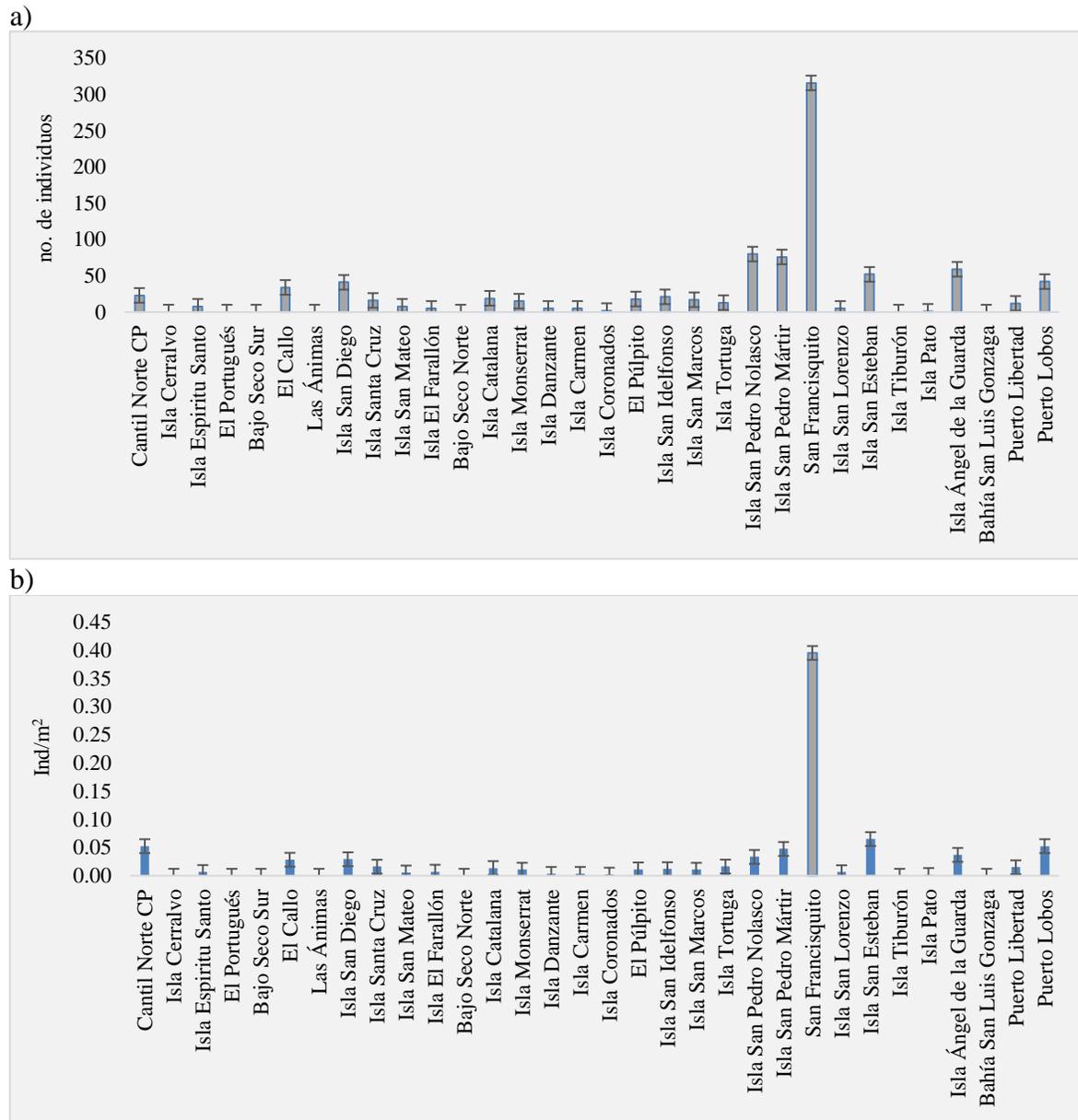
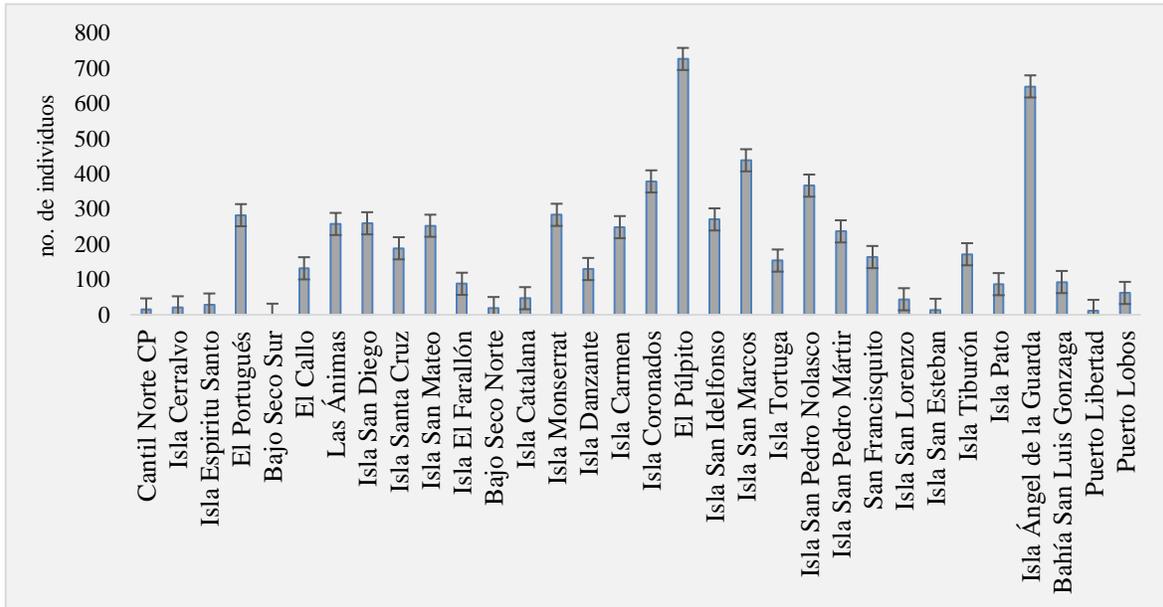


Figura 14. Comparación de a) abundancia (no. de individuos) y b) densidad (ind/m²) entre sitios de muestreo del grupo funcional de herbívoros P=podadores ($p < 0.05$).

a)



b)

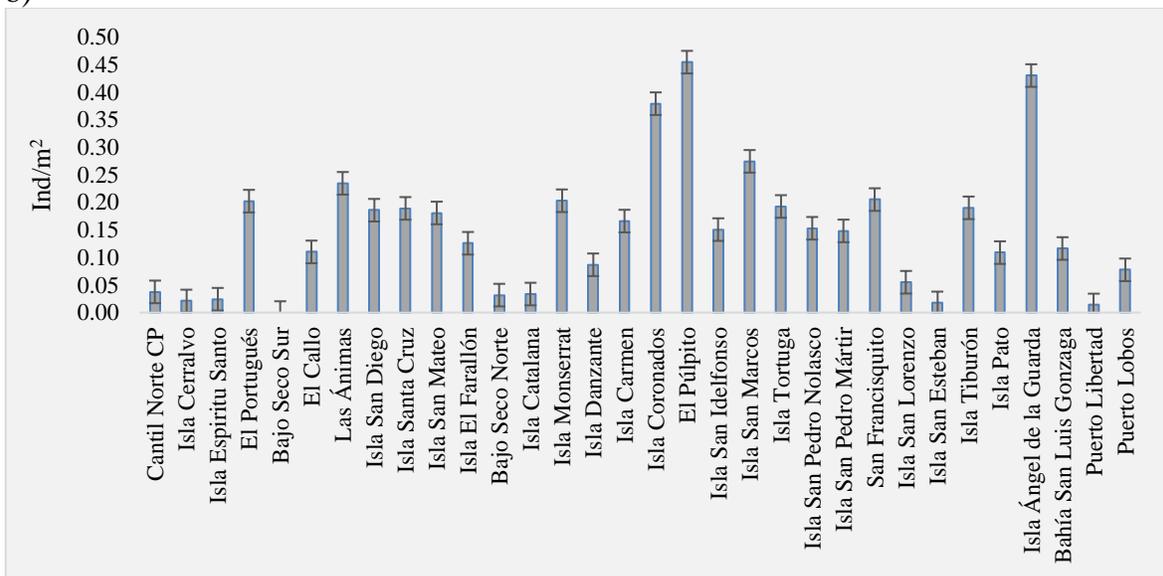


Figura 15. Comparación de a) abundancia (no. de individuos) y b) densidad (ind/m²) entre sitios de muestreo del grupo funcional de herbívoros T=territoriales ($p < 0.05$).

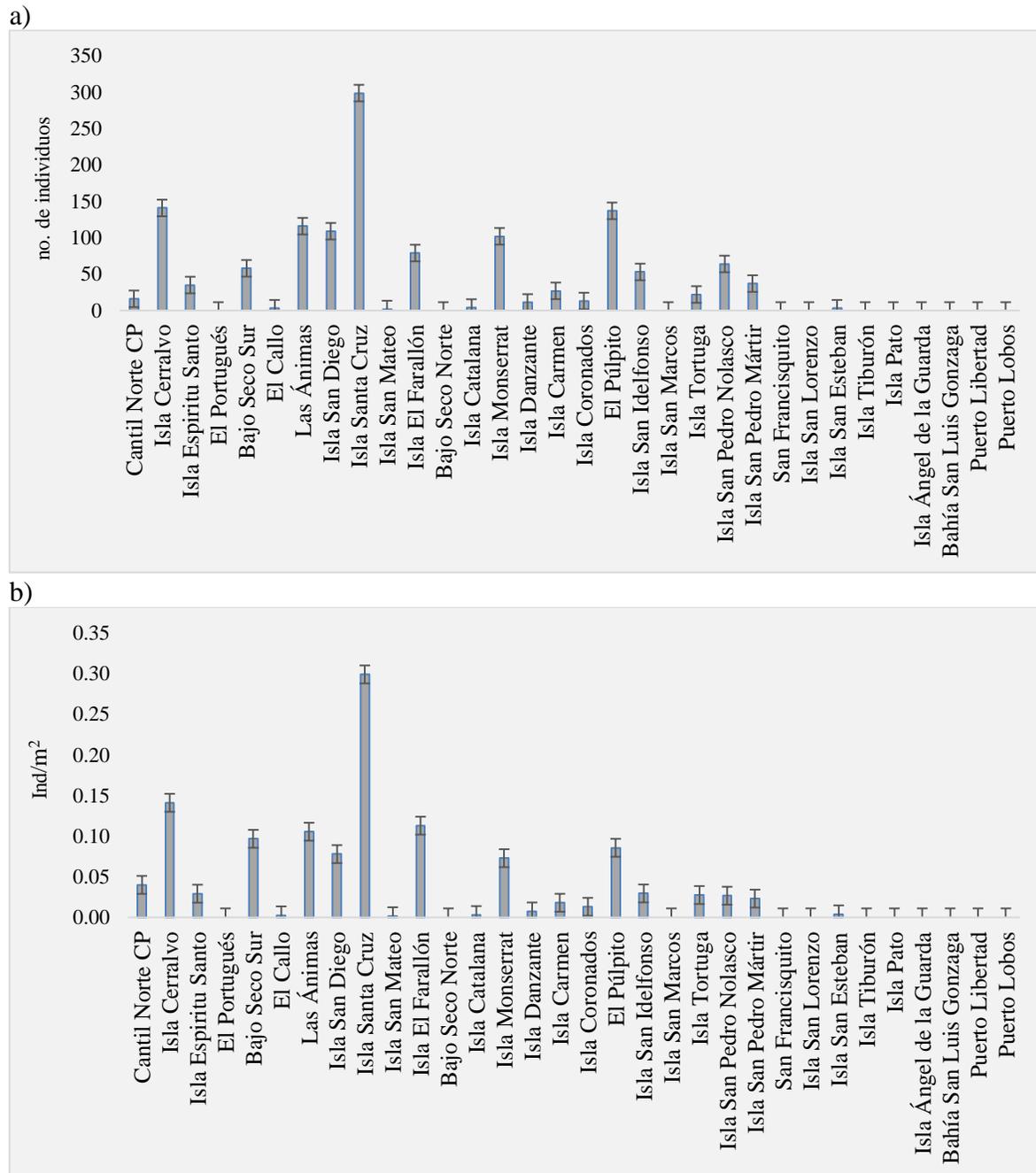


Figura 16. Comparación de a) abundancia (no. de individuos) y b) densidad (ind/m²) entre sitios de muestreo del grupo funcional de herbívoros R/D=ramoneadores detritívoros ($p < 0.05$).

Parámetros ambientales

Nutrientes

Se obtuvo que la máxima concentración de nitratos fue en el Bajo seco norte, mientras que el Pulpito e isla Santa Cruz presentaron las menores concentraciones. En el caso de los fosfatos isla Espíritu Santo presentó la mayor concentración, y la bahía San Luis Gonzaga presentó la mínima concentración de este nutriente. Los silicatos tuvieron su máxima concentración en la bahía San Luis Gonzaga y su mínima concentración en Puerto Libertad (Tabla 6).

Temperatura y luz

La máxima temperatura se presentó en la bahía San Luis Gonzaga y la mínima en el Bajo seco norte. La atenuación lumínica presentó su valor más alto en el Callo, mientras que el Cantil norte en Cabo Pulmo presentó su valor más bajo. Finalmente, la radiación lumínica presentó su valor más alto en el Bajo seco sur (Tabla 7).

Tabla 6. Parámetros ambientales de los sitios de muestreo en mg/m³. máx = máxima concentración; mín = mínima concentración; prom = concentración promedio. *= valor >0.01.

Sitio	Nitratos			Fosfatos			Silicatos		
	máx	mín	prom	máx	mín	prom	máx	mín	prom
Cantil Norte CP	0.00	*	*	0.65	0.41	0.51	4.89	2.54	3.59
isla Cerralvo	0.14	*	0.01	1.01	0.54	0.72	6.47	3.37	4.76
isla Espíritu Santo	0.67	*	0.04	1.13	0.57	0.75	6.99	3.58	5.00
El Portugués	0.27	*	0.02	0.98	0.58	0.74	6.90	3.62	5.10
Bajo seco Sur	0.13	*	0.01	1.01	0.53	0.72	6.23	3.26	4.59
El Callo	0.19	*	0.01	1.00	0.51	0.71	6.10	3.12	4.46
Las Ánimas	0.32	*	0.02	1.02	0.50	0.71	6.11	3.01	4.38
isla San Diego	0.49	*	0.04	1.02	0.48	0.70	6.10	2.93	4.27
isla Santa Cruz	0.02	0.00	*	0.86	0.44	0.61	5.51	2.91	4.00
isla San Mateo	0.07	*	*	0.87	0.43	0.62	5.68	3.00	4.11
isla El Farallón	0.25	*	0.02	0.97	0.46	0.67	5.55	2.87	4.17
Bajo seco Norte	1.28	*	0.11	1.11	0.49	0.72	6.75	3.04	4.38
isla Catalana	0.99	*	0.08	1.09	0.50	0.73	6.42	3.13	4.42
isla Monserrat	0.03	*	*	0.82	0.43	0.60	5.04	2.86	3.86
isla Danzante	0.03	*	*	0.82	0.43	0.60	5.06	2.87	3.87
isla Carmen	0.01	*	*	0.83	0.43	0.61	5.22	2.89	3.92
isla Coronados	0.01	*	*	0.83	0.43	0.61	5.24	2.89	3.93
El Pulpito	0.02	0.00	*	0.87	0.44	0.62	5.39	2.87	3.97
isla San Idelfonso	0.02	*	*	0.71	0.42	0.55	5.27	2.69	3.86
isla San Marcos	0.03	*	*	0.71	0.42	0.55	5.28	2.69	3.86
isla Tortuga	0.03	*	*	0.71	0.42	0.56	5.25	2.68	3.86
I. San Pedro Nolasco	0.03	*	*	0.72	0.42	0.56	5.22	2.68	3.87
isla San Pedro Mártir	0.03	*	*	0.74	0.42	0.57	5.12	2.68	3.86
San Francisquito	0.02	*	*	0.74	0.42	0.57	5.13	2.68	3.86
isla San Lorenzo	0.02	*	*	0.76	0.43	0.58	5.07	2.73	3.86
isla San Esteban	0.02	*	*	0.76	0.43	0.57	5.10	2.72	3.86
isla Tiburón	0.02	*	*	0.77	0.43	0.57	5.12	2.74	3.87
isla Pato	0.02	*	*	0.80	0.43	0.58	5.05	2.80	3.86
I. Ángel de la Guarda	0.03	*	*	0.82	0.43	0.60	5.02	2.86	3.86
B. San Luis Gonzaga	0.10	*	0.01	0.79	0.37	0.54	7.74	3.12	5.01
Puerto Libertad	0.02	*	*	0.69	0.41	0.54	5.76	2.65	3.87
Puerto Lobos	0.02	*	*	0.70	0.42	0.55	5.55	2.68	3.85

Tabla 7. Parámetros ambientales de los sitios de muestreo. máx= máxima; min= mínima; prom= promedio

Sitio	Temperatura			Atenuación			Radiación	
	máx	min	prom	máx	min	prom	máx	prom
Cantil Norte CP	30.84	19.08	25.71	0.26	0.07	0.16	1.18	1.27
isla Cerralvo	30.68	15.40	23.34	2.58	0.85	1.86	1.27	1.06
isla Espíritu Santo	30.31	14.92	22.70	1.82	0.85	1.59	1.65	1.24
El Portugués	30.48	15.32	23.06	2.92	1.40	2.29	1.48	1.13
Bajo seco Sur	30.49	15.31	23.16	2.49	0.88	2.10	1.66	1.24
El Callo	30.52	15.09	23.13	4.05	1.82	3.16	1.45	1.16
Las Ánimas	30.28	14.92	22.96	2.60	1.25	2.27	1.27	1.09
isla San Diego	30.23	14.44	22.70	1.40	1.64	1.67	1.46	1.20
isla Santa Cruz	30.90	15.91	24.07	1.13	0.54	0.91	1.38	1.20
isla San Mateo	31.23	15.76	24.18	1.74	0.46	1.46	1.37	1.14
isla El Farallón	30.80	14.74	23.26	1.77	0.78	1.48	1.46	1.20
Bajo seco Norte	29.51	14.38	22.15	2.78	2.16	2.54	1.52	1.20
isla Catalana	29.73	14.42	22.30	1.80	1.82	1.84	1.51	1.18
isla Monserrat	30.92	17.03	24.64	1.19	0.62	1.15	1.36	1.21
isla Danzante	30.90	16.95	24.58	1.60	0.72	1.44	1.34	1.23
isla Carmen	31.12	16.45	24.36	1.70	0.78	1.44	1.32	1.21
isla Coronados	31.15	16.41	24.35	1.73	0.54	1.36	1.43	1.24
El Pulpito	30.57	15.84	23.81	1.94	1.25	1.77	1.42	1.22
isla San Idelfonso	30.81	17.95	24.83	1.28	0.44	1.09	1.48	1.31
isla San Marcos	30.94	17.84	24.93	1.08	0.46	0.97	1.37	1.23
isla Tortuga	30.90	17.86	24.85	1.60	0.72	1.24	1.45	1.28
isla San Pedro Nolasco	31.16	17.58	25.01	0.84	0.33	0.68	1.31	1.23
isla San Pedro Mártir	31.11	17.57	24.93	0.88	0.49	0.91	1.37	1.25
San Francisquito	31.18	17.47	24.97	0.64	0.36	0.68	1.37	1.24
isla San Lorenzo	31.05	17.43	24.85	1.02	0.38	1.03	1.40	1.22
isla San Esteban	31.14	17.33	24.91	0.76	0.36	0.70	1.40	1.25
isla Tiburón	31.15	17.28	24.92	0.73	0.31	0.70	1.40	1.22
Isla Pato	30.91	17.34	24.76	1.05	0.51	1.03	1.39	1.21
isla Ángel de la Guarda	30.82	17.26	24.67	1.05	1.53	1.51	1.47	1.29
bahía San Luis Gonzaga	31.37	17.12	25.47	1.63	0.44	1.22	1.30	1.18
Puerto Libertad	30.73	17.86	25.33	0.73	0.31	0.53	1.26	1.23
Puerto Lobos	30.50	18.10	24.89	1.11	0.49	0.99	1.21	1.18

Análisis de regresión lineal múltiple

Utilizando tanto los parámetros de la comunidad de peces herbívoros como los ambientales, se realizó el modelo de regresión lineal múltiple, teniendo como variables dependientes a los grupos macroalgales, y como explicativas o independientes a los parámetros ambientales y de la comunidad de peces herbívoros. Los resultados obtenidos demuestran que la cobertura del grupo funcional de las algas Coralinas incrustantes (CI) se explica en un 59% por los factores abióticos (parámetros ambientales) de los cuales la concentración máxima de fosfatos representó el 32% de la varianza, mostrando una relación positiva y significativa. Mientras que los factores bióticos (parámetros de la comunidad de peces herbívoros) explican en conjunto el 40.95 % de la varianza, donde la biomasa de los R/D, con una relación positiva y significativa, resultó el factor que mejor explicó la varianza en la cobertura de este grupo algal con el 18.93% (Tabla 8). Para el grupo de las algas coralinas articuladas (CA) los factores abióticos son los que explican en mayor medida la varianza de su cobertura, con un 64%, siendo la temperatura máxima el factor que presentó mayor relación, aunque de manera negativa explicando el 51%. Por otro lado las variables bióticas, representadas por un único factor, abundancia de herbívoros podadores, representó el 4% de la varianza explicada con una relación positiva (Tabla 9). Con respecto a las algas filamentosas (AF), se observó que la concentración promedio de fosfatos y silicatos mostraron relación positiva y significativa que explica la varianza en un 25% y 19% respectivamente. Estos dos, más otros seis factores ambientales (aunque no significativos) contribuyen a explicar el 65% de la varianza en la cobertura de este grupo. Mientras que el conjunto de los factores bióticos solo explicaron el 24% de la varianza (Tabla 10). En el caso de las macroalgas carnosas (MC), nuevamente son los factores abióticos aquellos que explican en mayor medida la varianza con un 58%, de los cuales la radiación máxima presentó una relación positiva, y la atenuación máxima tuvo una relación negativa (ambas significativas) explican el 23% de la varianza en la cobertura de este grupo algal. Los factores bióticos explican en conjunto el 37%, siendo la riqueza de herbívoros territoriales y la biomasa de los podadores los factores que más se relacionan aunque de manera negativa (Tabla 11). Finalmente, para el caso de la cobertura total macroalgal, los factores bióticos fueron los que explicaron en mayor medida la varianza en la cobertura con un 60%, donde la riqueza de herbívoros territoriales presentó una relación negativa pero significativa que explica el 26% de la varianza en la cobertura macroalgal total. Mientras que los factores

abióticos explican únicamente el 15% de la varianza, siendo la radiación promedio el factor que se relaciona en mayor medida y de manera positiva con la cobertura algal que incluye a todos los grupos funcionales (Tabla 12).

Tabla 8. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple para las variables que describen al grupo de las Coralinas incrustantes= CI. BIO= biomasa, RIQ= riqueza, ABU=abundancia, DEN=densidad, PHO=fosfatos; SIL=silicatos; NIT=nitratos; RAD=radiación; ATE =atenuación lumínica; TEMP=temperatura, max/min/prom= máximos/mínimos/promedio, R/E=Raspador/Excavador, R/D=Ramoneador/Detritivoro, P=Podador, T=Territorial.

Variable dependiente	Factor	Variables independientes	R2	Beta	p	%total explicado
CI R²= 0.99472 (p=0.00041)	Biótico	BIO_R/D	0.19	0.14	0.00	0.41
		RIQ_P	0.04	-0.53	0.14	
		BIO_T	0.03	0.52	0.13	
		RIQ_T	0.03	-0.13	0.11	
		ABU_R/D	0.02	0.15	0.20	
		DEN_T	0.02	-0.68	0.22	
		ABU_TOTAL	0.03	0.93	0.05	
		BIO_R/E	0.02	0.19	0.18	
		DEN_R/E	0.02	0.40	0.04	
		DEN_R/D	0.01	-0.56	0.11	
		RIQ_R/D	0.00	0.20	0.26	
		ABU_R/E	0.00	-0.80	0.16	
		DEN_P	0.00	-0.07	0.24	
		Abiótico	PHO_max	0.32	6.57	
	RAD_prom		0.03	0.75	0.16	
	NIT_min		0.03	0.35	0.20	
	RAD_max		0.03	-0.48	0.18	
	ATEN_min		0.04	-0.89	0.09	
	ATEN_prom		0.04	-0.54	0.10	
	SIL_max		0.03	-0.16	0.14	
	PHO_prom		0.02	-7.32	0.14	
	PHO_min		0.03	3.26	0.02	
ATEN_max	0.01		0.96	0.16		
TEMP_min	0.01	0.64	0.16			
TEMP_max	0.01	-0.51	0.04			
SIL_prom	0.00	-0.59	0.14			

Tabla 9. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple para las variables que describen a la comunidad de algas coralinas articuladas =CA. PHO=fosfatos; SIL=silicatos; NIT=nitratos; RAD=radiación; ATE =atenuación lumínica; TEMP=temperatura; max/min/prom= máximos/mínimos/promedios. ABU_P=abundancia de podadores.

Variable dependiente	Factor	Variables independientes	R2 acumulada	Beta	p	%total explicado
CA R ² = 0.68577 (p=0.00001)	Biótico	ABU_P	0.04	0.19	0.07	0.04
		TEMP_max	0.51	-0.77	0.00	0.64
	Abiótico	PHO_max	0.09	-0.58	0.02	
		TEMP_min	0.02	0.38	0.18	
		NIT_max	0.02	0.23	0.21	

Tabla 10. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple para las variables que describen a la comunidad de algas filamentosas= AF. PHO=fosfatos; SIL=silicatos; NIT=nitratos; RAD=radiación; ATE =atenuación lumínica; TEMP=temperatura; max/min/prom= máximos/mínimos/promedio. BIO= biomasa. RIQ= riqueza. ABU=abundancia. DEN=densidad, R/E=Raspador/Excavador, P=Podador, T=Territorial.

Variable dependiente	Factor	Variables independientes	R2 acumulada	Beta	p	%total explicado
AF R ² = 0.899579 (p=0.000699)	Biótico	BIO_R/E	0.06	0.80	0.08	0.24
		ABU_R/E	0.03	0.62	0.14	
		DEN_R/E	0.03	0.67	0.14	
		ABU_P	0.01	0.03	0.33	
		DEN_P	0.03	0.12	0.09	
		BIO_T	0.02	0.03	0.19	
		DEN_T	0.03	0.02	0.11	
		BIO_P	0.02	0.07	0.18	
		RIQ_TOTAL	0.01	0.18	0.33	
		ABU_TOTAL	0.01	0.22	0.22	
	Abiótico	SIL_prom	0.19	0.01	0.01	0.65
		PHO_prom	0.25	0.00	0.00	
		SIL_min	0.06	0.01	0.06	
		ATEN_max	0.05	0.15	0.07	
		SIL_max	0.03	0.09	0.16	
		ATEN_min	0.04	0.63	0.08	
		RAD_max	0.01	0.91	0.31	
NIT_min	0.02	0.18	0.19			

Tabla 11. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple para las variables que describen a la comunidad de macroalgas carnosas=MC. PHO=fosfatos; SIL=silicatos; NIT=nitratos; RAD=radiación; ATE =atenuación lumínica; TEMP=temperatura; max/min/prom= máximos/mínimos/promedio. BIO= biomasa. RIQ= riqueza. ABU=abundancia. DEN=densidad, R/E=Raspador/Excavador, R/D=Ramoneador/Detrítivo, P=Podador, T=Territorial.

Variable dependiente	Factor	Variables independientes	R2 acumulada	Beta	p	%total explicado
MC R ² = 0.947235 (p=0.00170)	Biótico	BIO_P	0.07	-0.12	0.10	0.37
		RIQ_P	0.04	-0.57	0.16	
		DEN_R/E	0.05	2.14	0.10	
		RIQ_T	0.07	-0.76	0.05	
		ABU_R/D	0.04	0.89	0.11	
		BIO_TOTAL	0.02	-0.09	0.15	
		BIO_T	0.02	0.21	0.17	
		RIQ_TOTAL	0.01	0.56	0.21	
		ABU_R/E	0.02	-1.61	0.09	
		DEN_R/D	0.01	-0.87	0.14	
		BIO_R/E	0.01	-0.18	0.26	
	Abiótico	SIL_max	0.10	2.12	0.07	0.58
		RAD_max	0.12	0.44	0.04	
		ATEN_max	0.11	-1.02	0.04	
		ATEN_prom	0.07	0.59	0.08	
		SIL_prom	0.05	-3.02	0.07	
		TEMP_max	0.02	-0.64	0.21	
		NIT_prom	0.02	-0.87	0.25	
		PHO_prom	0.08	1.13	0.01	
RAD_prom	0.01	-0.21	0.21			
TEMP_prom	0.01	0.51	0.33			

Tabla 12. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple para las variables que describen a la comunidad macroalgal total. NIT=nitratos; RAD=radiación; ATE =atenuación lumínica; TEMP=temperatura; max/min/prom= máximos/mínimos/promedio, BIO= biomasa, RIQ= riqueza, ABU=abundancia, DEN=densidad, R/E=Raspador/Excavador, R/D=Ramoneador/Detrítivo, P=Podador, T=Territorial.

TOTAL R ² = 0.608877 (p=0.000195)	Biótico	RIQ_T	0.26	-0.25	0.00	0.58
		RIQ_P	0.10	-0.57	0.03	
		BIO_T	0.10	0.28	0.02	
		RIQ_R/D	0.05	0.38	0.07	
		DEN_T	0.04	0.50	0.11	
		ABU_T	0.02	-0.32	0.24	
	Abiótico	RAD_prom	0.07	0.34	0.08	0.15
		TEMP_max	0.06	-0.42	0.07	
		NIT_min	0.02	0.13	0.28	

DISCUSIÓN

Grupos funcionales macroalgales en el golfo de California

Las macroalgas son un componente natural muy importante dentro de los ecosistemas oceánicos, ya que además de dar inicio a la transferencia de energía y materia (Millar 2007), en los últimos años el crecimiento desmedido de algunos grupos, como las macroalgas carnosas o las algas filamentosas, han provocado la competencia y el desplazamiento de otros organismos invertebrados, como los corales en zonas tropicales (Dudgeon et al., 2010; Mumby, 2009). Es posible observar un aumento en la abundancia de macroalgas carnosas y tapetes algales, sin embargo, a pesar de los esfuerzos por identificar los factores responsables, se reconoce que la dinámica de la comunidad macroalgal resulta muy compleja y difícil de explicar con dos o tres factores (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2018., Suchley et al., 2016). En el presente estudio se observó que son precisamente estos dos grupos; macroalgas carnosas y algas filamentosas, aquellos que dominan el bentos en las zonas arrecifales del golfo de California, con el 26% y 15% del total de la cobertura, respectivamente. Mientras que los grupos que se consideran como elementos benéficos en el arrecife, por el aporte de carbonatos para su construcción, como las coralinas incrustantes y articuladas (Vermeij et al., 2011), resultan los menos representativos con las coberturas más bajas. Fue posible apreciar también que dichos grupos algales no se distribuyen de la misma manera a lo largo del golfo, si no que algunos de ellos suelen estar mejor representados en la zona sur, como las coralinas incrustantes que presentaron el 40% de la cobertura del sustrato en isla Cerralvo y cerca del 50 % en el Bajo seco Sur, lo cual podría ser un resultado de las interacciones biológicas que se presentan en esta zona, las cuales resultan más importantes en los trópicos, con respecto a la dinámica de algunos grupos como las macroalgas carnosas y las algas filamentosas, por eventos como la competencia o la depredación lo que puede inhibir el desarrollo de estos grupos algales y favorecer el crecimiento de aquellos que no son apetecibles o pasan desapercibidos para los herbívoros, como lo es el grupo de las coralinas incrustantes (Hay, 1998). Otros grupos, como las coralinas articuladas, disminuyen su cobertura a medida que se acercan a esta región. Este posible patrón podría atribuirse a que las temperaturas de la zona sur son relativamente mayores que en la región norte del golfo, y las formas articuladas resultan anatómicamente un poco más susceptibles a las altas

temperaturas en sus tasas de calcificación, que aquellas costras adheridas al sustrato (Foster et al., 2007; Fragoso y Rodríguez, 2002; Vásquez-Elizondo y Enríquez, 2016). No se observaron patrones similares con respecto a las algas filamentosas y macroalgas carnosas, sin embargo, ambos grupos concentraron su mayor cobertura en la región norte del golfo. Tal es el caso de la bahía San Luis Gonzaga, donde se observó la mayor cobertura de AF con el 49% de la cobertura total de fondo. Esto se atribuye a que este sitio resultó con la menor riqueza de peces herbívoros en todo el golfo. En este únicamente se registraron organismos de la especie *Stegastes rectifraenum*, la cual es conocida por cultivar algas filamentosas que forman parte de su dieta, provocando que los espacios disponibles queden ocupados por este grupo algal (Moreno-Sánchez et al. 2011). Finalmente las macroalgas carnosas, al igual que las AF, presentaron su mayor cobertura en sitios como las islas del alto golfo, Pato y Tiburón, lo cual podría atribuirse a la estacionalidad, ya que algunas especies bien reconocidas dentro del grupo de las macroalgas carnosas como *Sargassum* spp., tienden a alcanzar sus máximas coberturas dominando a otras especies algales en las estaciones del año donde la temperatura del agua comienza a descender (Casas-Valdez et al., 2007), lo cual coincide con la temporada en la que se tomaron los datos. A pesar de que no se observan patrones claros para los grupos macroalgales en el golfo de California, es posible apreciar que las mayores coberturas de tres de los cuatro grupos se registraron en la región Norte del golfo, lo que podría explicarse dado que, a diferencia de los patrones clásicos de distribución de la mayoría de los organismos, las macroalgas tienden a disminuir en número de especies conforme se acercan a zonas tropicales, mientras que en zonas templadas suelen ser más diversas, por lo tanto es probable encontrar un mayor número de especies en esta región que resulte en mayores coberturas. No obstante a esta afirmación, aquellos mecanismos que generan estos patrones aparentes en las algas se han evaluado a escala global y se considera que pueden variar de región a región (Satelices et al., 2009).

Grupos funcionales de peces herbívoros en el golfo de California

Riqueza y abundancia de grupos funcionales

Se encontraron 17 especies de peces herbívoros que pertenecen a cuatro familias, lo cual resulta similar a lo que encontraron Viesca-Lobatón et al. (2008) quienes reportan 12 especies de peces herbívoros representados por las mismas cuatro familias. El grupo funcional con mayor riqueza y abundancia fue el de los herbívoros territoriales, lo cual

coincide con lo reportado para arrecifes del caribe y el golfo de México donde se ha observado que los peces herbívoros más abundantes son organismos que pertenecen a la familia Pomacentridae (Horta-Puga et al., 2017). Durante el análisis de los datos fue posible observar que la isla Monserrat en la bahía de Loreto resultó el sitio con mayor riqueza de la comunidad de peces herbívoros de manera general. De igual manera en el análisis de comparaciones múltiples, la riqueza de grupos como el de los raspadores/excavadores y los herbívoros territoriales resultaron ser diferentes en esta isla. Lo cual puede ser gracias a que este sitio forma parte del conjunto de islas protegidas del golfo de California, bajo el esquema de Parque Nacional en el Diario Oficial de la Federación, y es el área marina protegida más grande de todo el golfo, en donde se ha registrado el 30 % del total de las especies de peces presentes en la región. Se observó también que la riqueza, la densidad, y la biomasa de los peces que corresponden al grupo de los ramoneadores/detrítivos y los raspadores/excavadores esta mejor representada en sitios como isla Carmen e isla Coronados, los cuales forman parte del polígono del mismo Parque Nacional. Esta región se caracteriza por presentar una gran variedad de ambientes con fondos rocosos, arenosos, cañadas o cañones submarinos que pueden brindar hábitats para todo tipo de peces arrecifales (Fernández-Rivera et al., 2012). Los herbívoros territoriales también presentaron su mayor riqueza en la isla Monserrat, mientras que los podadores a pesar de no presentar su mayor riqueza en los sitios que corresponden al parque la presentaron en el Púlpito que es un sitio muy cerca de la zona que corresponde al AMP, y esto se puede atribuir a la misma razón.

Biomasa y densidad de grupos funcionales

Respecto al grupo funcional de los ramoneadores/detrítivos, se observó que los parámetros tanto de biomasa como densidad están mejor representados en la región Sur del golfo, en sitios como el Bajo seco Sur o la isla Santa Cruz. Mientras que toda la región del alto golfo, desde San Francisquito hasta Punta Lobos, se presentaron estos parámetros con valores muy bajos. Caso similar ocurrió con la densidad y la biomasa del grupo de los raspadores/excavadores, donde los valores más bajos se observaron en todos los sitios del norte, siendo nuevamente isla Monserrat diferente del resto. Esta tendencia se puede explicar en función de las características planteadas por Viesca-Lobatón et al. (2008), quienes mencionan que la región norte del golfo presenta un par de especies de peces herbívoros que son capaces de sustituir las funciones ecológicas de aquellos que presentan un rango de

distribución menor, sin embargo, a medida que estos grupos se acercan a la región central o sur del golfo se aprecia como aumentan.

Factores de influencia en la cobertura de los grupos macroalgales

Como se ha observado, el aumento en la cobertura macroalgal difícilmente puede ser explicado por factores como la herbivoría o los nutrientes por sí solos, ya que un factor puede compensar al otro. Es decir que cuando las tasas de herbivoría son altas, el efecto de la concentración de los nutrientes puede ser insignificante, no obstante, mientras que los herbívoros estén ausentes y las tasas de pastoreo disminuyan la concentración de nutrientes, puede ser crucial, ya que si hay grandes concentraciones provocarán el aumento desmedido de la comunidad algal, mientras que si los nutrientes se encuentran en bajas concentraciones, pueden compensar el impacto producido por una reducción en la herbivoría. Por lo que se reconoce que factores de índole física, como cambios en la temperatura o la disponibilidad de luz, pueden estar interviniendo en la dinámica de la comunidad algal. En el presente proyecto con base en el análisis de los resultados, es posible apreciar que la cobertura del grupo de las algas coralinas incrustantes se explica en mayor medida por los factores abióticos. La concentración máxima de fosfatos es el factor que mejor explica la variación de los datos, además de mostrar una relación positiva y significativa que indica que mientras la concentración de fosfatos sea máxima, la cobertura de algas coralinas incrustantes será alta. Lo cual se puede explicar ya que el aporte de fosfato mejora la tasa fotosintética de estos organismos, provocando una mayor producción de oxígeno y por ende una mejor calcificación (Tanaka et al., 2016). En el caso de las algas coralinas articuladas, son nuevamente los factores abióticos, y esta vez muy bien representados aquellos que intervienen en la variación de la cobertura de este grupo algal, siendo la temperatura máxima el factor que se relaciona en mayor medida. La relación es negativa, lo que indica que cuando la temperatura es máxima la cobertura de algas coralinas articuladas disminuye. Esto se puede respaldar con lo que encontraron Egilsdottir et al. (2015), quienes mencionan que cuando las temperaturas son altas, como las que se presentan en verano, este grupo de macroalgas tiende a sufrir cambios importantes en sus tasas de respiración y calcificación, por lo que disminuyen sus coberturas.

Para el grupo de las algas filamentosas, también son los factores ambientales aquellos que se relacionan en mayor medida con su cobertura, donde la concentración promedio de fosfatos

resultó el factor que la explica en un 25%, y con una relación positiva, que nos indica que mientras las concentraciones de fosfatos fluctúen dentro de la media la cobertura de este grupo algal mantendrá altas coberturas. Este resultado era de esperarse ya que es bien sabido que el grupo de las filamentosas se ve influenciado casi de inmediato con aportes de nutrientes aun cuando estos sean mínimos (Corado-Nava et al., 2014). Así mismo, autores como Worm (2006), relacionan este grupo con la eutrofización, lo que reafirma la aparición de este grupo en presencia de fósforo. El grupo de las macroalgas carnosas es también, como en el resto de los grupos algales, explicado por los factores ambientales, de los cuales la radiación máxima resulta el factor con el que mejor se relaciona de manera negativa, indicando que cuando la radiación es máxima la cobertura de este grupo algal es menor. Esto puede explicarse ya que el crecimiento de las algas a menudo se relaciona con cambios estacionales en la luz, y se reconoce que la actividad fotosintética puede verse afectada cuando las incidencias de luz son demasiado altas o no son las adecuadas. Incluso es posible observar que las tasas fotosintéticas en este grupo disminuyen, provocando efectos importantes en el sistema metabólico de las macroalgas (Harley et al., 2012). El hecho de que todos los grupos macroalgales se vean influenciados principalmente por los factores ambientales coincide con el hallazgo de Keith et al. (2013) quienes reconocen que son estos factores aquellos que determinan en gran parte la dinámica de la comunidad algal, no obstante, consideran que la fuerza de la influencia de cada parámetro ambiental presentará cierta variación dependiendo la zona geográfica donde se encuentren las algas. Finalmente, cuando se realizó el análisis de regresión utilizando la cobertura total macroalgal (incluyendo a todos los grupos), se obtuvo que los factores biológicos, y no los ambientales, explican la cobertura de las algas. Esto se atribuye a que el grado y tipo de limitación en la cobertura algal, ya sea por nutrientes, luz, temperatura o herbivoría, está en función o depende particularmente de la especie de alga o el ambiente donde se encuentran. Por ejemplo, existen algunas especies de macroalgas carnosas como *Dictyota* sp. que aumenta su productividad con un aporte de nitrógeno y fósforo. Si bien estos resultados nos brindan una idea de qué factores ambientales son los posibles responsables del incremento en la comunidad macroalgal, es importante seguir tomando en cuenta el efecto de los factores biológicos, ya que los efectos combinados de eutrofización y reducción de herbivoría pueden provocar el aumento desmedido de la comunidad algal (Aburto-Oropeza et al. 2015). Como se puede observar la importancia de que exista un equilibrio entre los grupos de peces herbívoros,

radica principalmente en que estos organismos se encargan indirectamente de facilitar el reclutamiento de corales y otros invertebrados al promover el crecimiento de algas coralinas incrustantes mientras que suprimen el crecimiento del resto de los grupos (Burkepile y Hay, 2006). Sin embargo, en algunas ocasiones se ha demostrado que el comportamiento algal depende de la métrica usada para analizar los datos, por ejemplo, en aquellos estudios donde se utilizó el porcentaje de cobertura macroalgal suelen mostrar fuertes efectos por parte de la comunidad de herbívoros, mientras que en estudios donde utilizan la biomasa algal son tanto los factores ambientales como los biológicos aquellos que muestran fuertes efectos. El presente trabajo demuestra que al analizar los datos en términos de la cobertura de los grupos funcionales macroalgales son los factores ambientales los que tienen mayor efecto. No obstante a todo lo anterior, se sugiere que el efecto de los parámetros biológicos y el de los parámetros ambientales sobre la comunidad macroalgal es aún más complejo que el solo hecho de un cambio en su cobertura.

LITERATURA CITADA

- Aburto-Oropeza, O., E, Ezcurra., J, Moxley, A, Sánchez-Rodríguez., I, Mascareñas-Osorio., C, Sánchez-Ortíz., B, Erisman., T, Ricketts. (2015). A framework to assess the health of rocky reefs linking geomorphology, community assemblage, and fish biomass. *Ecological Indicators* 52: 353-361.
- Álvarez-Filip, L. (2004). Influencia del habitat sobre la asociación de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo, Baja California Sur, México. Tesis de Mestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Baja California. 102p.
- Acevedo, MF. (2013). *Data Analysis and Statistics for Geography, Environmental Science, and Engineering*. CRC Press. USA. 521 p.
- Adey, WH. (1998). Coral reefs: algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *Journal of Phycology*. 34: 393-406.
- Adam, TC., DE, Burkepile., BI, Ruttenberg., MJ, Paddock. (2015). Herbivory and the resilience of Caribbean coral reefs: Knowledge gaps and implications for management. *Marine Ecology Progress Series*. 520: 1-20.
- Águila-Ramírez, RN., M, Casas-Valdez., CJ, Hernández-Guerrero., A, Marín-Álvarez. (2005). Biomasa de *Ulva spp.* (Chlorophyta) en tres localidades del malecón de La Paz, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 40: 55-61.
- Baynes, TW. (1999). Factors structuring a subtidal encrusting community in the southern Gulf of California. *Bulletin of Marine Science*. 64: 419-450.
- Bellwood, DR., TP, Hughes., C, Folke., M, Nyström. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*. 429: 827-833.
- Birrell, CL., LJ, McCook., BL, Willis., GA, Diaz-Pulido. (2008). Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 46: 25-63.
- Bonaldo, RM., AS, Hoey., DR, Bellwood. (2014). The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 52: 81-132.
- Burkepile, DE., ME, Hay. (2006). Herbivore vs nutrient control of marine primary producers: Context-dependent effects. *Ecology*. 87: 3128-3139.

- Bruno, JF., H, Sweatman., WF, Precht., ER, Selig., GGW, Schutte. (2009). Assessing evidence of phase shift from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecological Society of America*. 90: 1478-1484.
- Brusca, RC., LT, Findley., PA, Hastings., ME, Hendrickx., J, Torre-Cosio., AM, Van der Heiden. (2005). *Macrofaunal diversity in the Gulf of California*. In: JE, Cartron., G, Ceballos., RS, Felder (Eds.). *Biodiversity ecosystems, and conservation in northern Mexico*, 179-203 pp. New York: Oxford University Press.
- Casas-Valdez, MM., RN, Águila-Ramírez., S, Rodríguez-Astudillo., I, Sánchez-Rodríguez., CJ, Hernández-Guerrero., J, Gutiérrez-Jaguey., E, Romero-Vivas., M, Carbajar-Romero., E, Serviere-Zaragoza., A, Martínez de la Torre., S, Carrillo-Domínguez., H, Hernández-Contreras. (2007). Informe técnico final del proyecto SAGARPA-CONACYT: “Uso e industrialización de la macroalga *Sargassum spp.* En el golfo de California”. 300p.
- Comeau, S., RC, Carpenter., PJ, Edmunds. (2014). Effects of irradiance on the response of the coral *Acropora pulchra* and the calcifying alga *Hydrolithon reinboldii* to temperature elevation and ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 453: 28-35.
- Corado-Nava, NA., D, Rodríguez., G, Rivas. (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.
- Darlington, RB., AF, Hayes. (2017). *Regression Analysis and Linear Models Concepts, Applications, and Implementation*. The Guilford press. New York. 578p.
- De la Cruz-Agüero, J., M, Arellano., V, Gómez., G, De la Cruz. (1997). Catálogo de los peces marinos de Baja California Sur. CICIMAR-IPN/CONABIO. México, 346pp.
- Duprey, NN., M, Yasuhara., DM, Barker. (2016). Reefs of tomorrow: Eutrophication reduces coral biodiversity in an urbanized seascape.
- Dudgeon, SR., RB, Aronson., JD, Bruno., WF, Precht. (2010). Phase shifts and stable states on coral reefs. *Marine Ecology Progress series*. 413: 201-216.
- Edwards, CB., AM, Friedlander., AG, Green., MJ, Hardt., E, Sala., HP, Sweatman., ID, Williams., B, Zgliczynski., SA, Sandin., JE, Smith. (2014). Global assessment of the status of coral reef herbivorous fishes: evidence for fishing effects. *Proceedings of the Royal Society*. 281: 20-35.

- Egilsdottir, H., J, Olafsson., S, Martin. (2015). Photosynthesis and calcification in the articulated coralline alga *Ellisondia elongata* (Corallinales, Rhodophyta) from intertidal rock pools. *European Journal of Phycology*. 1: 0967-0262.
- Espinoza-Avalos J. (1993). *Macroalgas marinas del golfo de California*. In: SI, Salazar-Vallejo., NE, Gonzáles (Eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*, 865 pp. México: Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO.
- Fernández-Rivera Melo, FJ., A, Hernández-Velazco., M, Luna., A, Lejbowicz., A, Sáenz-Arroyo. (2012). *Protocolo de monitoreo para reservas marinas del golfo de California*. Comunidad y Biodiversidad A.C. Programa Península de Baja California. La Paz BCS, México.
- Foster, MS., LM, McConnico., L, Lundsten., T, Wadsworth., T, Kimball., LB, Brooks., M, Medina-López., R, Riosmena., G, Hernández-Carmona., RM, Vásquez-Elizondo., S, Johnson., DL, Steller. (2007). Diversidad e historia natural de una comunidad de *Lithothamnion muelleri* y *Sargassum horridum* en el golfo de California. *Ciencias Marinas*. 33: 367-384.
- Fragoso, D., D, Rodríguez. (2002). Algas coralinas no geniculadas (Corallinales, Rhodophyta) en el Pacífico tropical mexicano. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botanica*. 73: 97-136.
- Froese, R., D. Pauly. (2017). FishBase. World Wide Web electronic publication. Disponible en: <http://www.fishbase.org>. Fecha de acceso: febrero 2017.
- Gordon, TAC., B, Cowburn., RD, Sluka. (2015). Defended territories of an aggressive damselfish contain lower juvenile coral density than adjacent non-defended areas on Kenyan lagoon patch reefs. *Coral Reefs*. 34: 13-16.
- Green, AL., DR, Bellwood. (2009). *Monitoring functional groups of herbivorous reef fishes as indicators of coral reef resilience-A practical guide for coral reef managers in the Asia Pacific region*. IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs. IUCN, Gland, Switzerland. 70p.
- Hata, H., M, Kato. (2006). A novel obligate cultivation mutualism between damselfish and *Polysiphonia* algae. *Biology letters*. 2: 593-596.
- Hay, ME. (1998). Marine plant-herbivore interaction: the ecology of chemical defences. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 19: 111-145.

- Harley, CDG., KM, Anderson., KW, Demes., JP, Jorve., RL, Kordas., TA, Coyle. (2012). Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of phycology*. 48: 1064-1078.
- Hixon, MA. (1997). Effects of reef fishes on corals and algae. In: C, Birkeland (Eds.). *Life and death of coral reefs*. 230-248 pp. USA: International Thomson.
- Horta-Puga, G., JL, Tello-Musi., AD, Córdova-Morales., GA., Gutiérrez-Carrillo., JF, Gutiérrez-Martínez., AA, Morales-Aranda. (2017). *Sistema Arrecifal Veracruzano, condición actual y programa permanente de monitoreo: Segunda Etapa*. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe Final SNIB-CONABIO, proyecto No. GM005, Ciudad de México.
- Hughes, AR., KJ, Bando., LF, Rodríguez., SL, Williams. (2004). Relative effects of grazers and nutrients on seagrasses: a meta-analysis approach. *Marine Ecology Progress Series*. 282: 87-99.
- Hughes, TP., MJ, Rodríguez., DR, Bellwood., D, Ceccarelli., O, Hoegh-Guldberg., L, McCook., N, Molschaniwskyj., MS, Pratchett., RS, Steneck., B, Willis. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology*. 17: 360-365.
- Jompa, J., L, McCook. (2002). The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrical*) and a brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography*. 47: 527-534.
- Keith, SA., AP, Kerswell., SR, Connolly. (2013). Global diversity of marine macroalgae: environmental conditions explain less variation in the tropics. *Global Ecology and Biogeography*. 10: 111-132.
- Kuffner, IB., TD, Hickey., JM, Morrison. (2013). Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outer-reef tract. *Coral Reefs*. 32: 987-997.
- Legendre, P., L, Legendre. (2003). *Numerical Ecology*. Elsevier. 853p.
- Littler, MM., DS, Littler. (2007). Assessment of coral reefs using herbivory/nutrient assays and indicator groups of benthic primary producers: a critical synthesis, proposed protocols, and critique of management strategies. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*. 17: 195-215.

- Mantyka, CS., DR, Bellwood. (2007). Direct evaluation of macroalgal removal by herbivorous coral reef fishes. *Coral Reefs*. 26: 453-442.
- Mateo-Cid, LE., AC, Mendoza-González., CG, García. (2000). Contribución al estudio de las algas marinas bentónicas de Punta arena y Cabo Pulmo, Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*. 52: 57-73.
- Millar, AJK. (2007). *The Flindersian and Peronian Provinces*. In: PM, McCrthy., AE, Orchard (Eds.). *Algae of Autralia: Introduction*. 554-559 pp. Collingwood, Victoria, Australia: Australian Biological Resources Study, CSIRO.
- McClanahan, TR., NA, Muthiga. (1988). Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*. 166: 269-276.
- McCoy, JS., NA, Kamenos. (2015). Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *Journal of phycology*. 51: 6-24.
- Montgomery, WL. (1980). Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California, Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 47: 9-24.
- Moreno-Sánchez, XG., LA, Abitia-Cárdenas., O, Escobar-Sánchez., DS, Palacios-Salgado. (2011). Diet of the Cortez damselfish *Stegastes rectifaenum* (Teleostei: Pomacentridae) from the rocky reef at Los Frailes, Baja California Sur, Mexico. *Marine Biodiversity Records*. 4: 1-5.
- Mumby, PJ. (2009). Phase shifts and stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs*. 28: 761-773.
- O'Leary, JK., TR, McClanahan. (2010). Trophic cascades result in large-scale coralline algae loss through differential grazer effects. *Ecology*. 91:3584-3597.
- Pacheco-Ruíz, I., JA, Zertuche-González., A, Chee-Barragán., E, Arroyo-Ortega. (2002). Biomass and potential commercial utilization of *Ulva lactuca* (Chlorophyta, Ulvaceae) beds along the north-west coast of the Gulf of California. *Phycologia*. March. 41: 199-201.
- Piñon-Gimate, A., E, Serviere-Zaragoza., MJ, Ochoa-Izaguirre., F, Páez-Osuna. (2008). Species composition and seasonal changes in macroalgal blooms in lagoons along the southeastern Gulf of California. *Botánica marina*. 51: 112-123.

- Reyes-Bonilla, H. (1997). Cabo Pulmo reef: a new marine reserve in the Gulf of California. *Conservation Biology*. 11: 827.
- Rioja-Nieto, R., L, Álvarez-Filip. (2018). Coral reef system of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin*. 2018: 07-005.
- Sarabia-Trejo, AD. (2015). Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales (Orientación en Ecología de Zonas Áridas). Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, Baja California Sur. 201p.
- Santelices, B., JJ, Bolton., I, Meneses. (2009). Marine algal communities. In: JD, Witman., K, Roy (Eds.). *Marine macroecology*, 159-192 pp. Chicago: University of Chicago.
- Schopmeyer, SA., D, Lirman. (2015). Occupation Dynamics and Impacts of Damselfish Territoriality on Recovering Populations of the Threatened Staghorn Coral, *Acropora cervicornis*. *PLoS ONE*. 10: 11-22.
- Sotka, EE., ME, Hay. (2009). Effects of herbivores, nutrient enrichment, and their interactions on macroalgal proliferation and coral growth. *Coral Reefs*. 28: 555-568.
- Steneck, RS. (1982). A limpet-coralline alga association: adaptations and defenses between a selective herbivore and its prey. *Ecology*. 63: 507-522.
- Steneck, RS. (1983). Escalating herbivory and resulting adaptative trends in calcareous algal crusts. *Paleobiology*. 9: 44-61.
- Steneck, RS., MN, Dethier. (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *OIKOS*. 69: 476-498.
- Steneck, RS., Sala, E.A. (2005). *Large marine carnivores: trophic cascades and top-down controls in coastal ecosystems past and present*. In: *Large Carnivores and the Conservation of Biodiversity*. Island Press, Covello, CA, pp. 110-137.
- Suchley, A., MD, McField., L, Álvarez-Filip. (2016). Rapidly increasing macroalgal cover not related to herbivorous fishes on Mesoamerican reefs. *PeerJ*. 4:20-84.
- Suchley, A., L, Álvarez-Filip. (2017). Herbivory facilitates growth of a key reef-building Caribbean coral. *Ecology and Evolution*. 4: 1-11.
- Tanaka, Y., A, Suzuki., K, Sakai. (2016). Effects of elevated seawater temperature and phosphate enrichment on the crustose coralline algae *Porolithon onkodes* (Rhodophyta). *Phycological Research*. 10: 111-152.

- Teagle, H., SJ, Hawkins., PJ, Moore., DA, Smale. (2017). The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 10: 10-16.
- Thacker, RW., DW, Ginsburg., VJ, Paul. (2001). Effects of herbivore exclusion and nutrient enrichment on coral reef macroalgae and cyanobacteria. *Coral Reefs*. 19: 318-329.
- Thomson, DA., LT, Findley., AN, Kerstitch. (2000). Reef fishes of the sea of Cortez. *The Rocky-Shore Fishes of the Gulf of California*. The University of Texas Press. USA. 353p.
- Vásquez-Elizondo, RM., S, Enríquez. (2016). Coralline algal physiology is more adversely affected by elevated temperature can reduces pH. *Scientific Reports*. 6: 19-30.
- Vermeij, MJA., ML, Dailer., CM, Smith. (2011). Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*. 422: 1-7.
- Venera-Proton, DE., G, Diaz-Pulido., LJ, McCook., A, Rangel-Campo. (2011). Macroalgae reduce growth of juvenile corals bur protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series*. 421: 109-115.
- Viesca-Lobaton, C., EF, Balart., A, González-Cabello., I, Mascareñas., O, Aburto-Oropeza., H, Reyes-Bonilla., E, Torreblanca. (2008). Peces Arrecifales. In: GD, Danemann., E, Ezcurra (Eds.). *Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad*, 385-427 pp. San Diego California: SEMARNAT, INE, Pronatura Noroeste A.C.
- Williams, EA., A, Craigie., A, Yeates., SM, Degnan. (2008). Articulated coralline algae of the genus *Amphiroa* highly effective natural inducers of settlement in the tropical abalone *Haliotis asinina*. *Biological bulletin*. 215: 98-107.
- Worm, B., EB, Barbier., N, Duffy., JE, Folke., C, Halpern., BS, Jackson., JBC, Lotze., HK, Micheli., F, Palumbi., SR, Sala., E, Selkoe., KA, Stachowicz., JJ, Watson. (2006). Impacts of biodiversity loss ocean ecosystem services. *Science*. 314: 787-790.

ANEXOS

Anexo 1. Valores de las constante a y b utilizadas para el cálculo de la biomasa de peces herbívoros del golfo de California

Especie	Relación longitud-peso		Fuente
	a	b	
<i>A. nigricans</i>	0.02512	2.93000	Froese y Pauly 2017
<i>A. triostegus triostegus</i>	0.02188	2.96000	Froese y Pauly 2017
<i>A. xanthopterus</i>	0.01862	3.00000	Froese y Pauly 2017
<i>G. simplicidens</i>	0.01585	3.03000	Froese y Pauly 2017
<i>K. azurea</i>	0.01778	3.01000	Froese y Pauly 2017
<i>K. elegans</i>	0.01778	3.01000	Froese y Pauly 2017
<i>K. vaigiensis</i>	0.01778	3.01000	Froese y Pauly 2017
<i>M. bairdii</i>	0.02138	2.99000	Froese y Pauly 2017
<i>M. dorsalis</i>	0.02089	3.00000	Froese y Pauly 2017
<i>P. punctatus</i>	0.01995	3.01000	Froese y Pauly 2017
<i>S. compressus</i>	0.01380	3.03000	Froese y Pauly 2017
<i>S. ghobban</i>	0.01259	3.01000	Froese y Pauly 2017
<i>S. perrico</i>	0.00389	3.12000	Froese y Pauly 2017
<i>S. rubroviolaceus</i>	0.01288	3.04000	Froese y Pauly 2017
<i>S. acapulcoensis</i>	0.01995	2.99000	Froese y Pauly 2017
<i>S. flavilatus</i>	0.01995	2.99000	Froese y Pauly 2017
<i>S. rectifraenum</i>	0.01549	2.97000	Froese y Pauly 2017