

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA



**“EFECTO DE FACTORES AMBIENTALES EN LA MACROFAUNA
BENTÓNICA DEL INTERMAREAL ROCOSO DESDE LA PERSPECTIVA
TAXONÓMICA, ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA EN ISLA GUADALUPE,
BAJA CALIFORNIA, MÉXICO”.**

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA

OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

JOSÉ ALFREDO ORTIZ SARTORIUS

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

“EFECTO DE FACTORES AMBIENTALES EN LA MACROFAUNA BENTÓNICA DEL INTERMAREAL ROCOSO DESDE LA PERSPECTIVA TAXONÓMICA, ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA EN ISLA GUADALUPE, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO”.

TESIS

PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL GRADO

DE

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

M. EN C. JOSÉ ALFREDO ORTIZ SARTORIUS

APROBADO POR



DR. FRANCISCO CORREA SANDOVAL
DIRECTOR

Assinado por: SÉRGIO PAULO ÁVILA CAMPOS
MARQUES

Num. de Identificação: BI076417921

Data: 2022.01.20 12:18:22-01'00'



DRA. CIRA GABRIELA MONTAÑO
SINODAL



DR. EDUARDO SANTAMARÍA DEL ÁNGEL
SINODAL

DR. SÉRGIO P. ÁVILA
SINODAL



DR. ADÁN MEJÍA TREJO
SINODAL

2022

RESUMEN

En la actualidad no existe un diseño de muestreo que pueda ser implementado de manera general en el ambiente intermareal. En el capítulo I del presente estudio se proponen modificaciones a un método tradicional y se demuestran las diferencias en sus estimaciones. A través de un registro fotográfico, el método permite censar con rapidez y más detalle la composición de la comunidad macrobentónica considerando la heterogeneidad del sustrato. Esto es relevante, principalmente cuando se trabaja en la franja inferior y se dispone de poco tiempo. La comparación de los métodos de muestreo se llevó a cabo en una playa rocosa del intermareal, en Isla Guadalupe, en el Pacífico Nororiental Mexicano. La modificación al método tradicional, permitió censar y registrar valores superiores de riqueza y abundancia de especies. De acuerdo a la prueba de Wilcoxon, estas diferencias son significativas en las tres franjas del intermareal y en las estimaciones de abundancias por grupo taxonómico, con excepción de artrópodos y equinodermos.

Debido a la escasa información referente a la ecología de macroinvertebrados en las Islas del Pacífico mexicano, el capítulo II contribuye con la generación de conocimiento sobre los organismos que habitan en el intermareal y el efecto de las variables ambientales en la composición de las comunidades. Para el caso se tomó al azar los valores de riqueza y abundancia de especies de 44 (80%) de los cuadrantes reportados con el nuevo método propuesto en el capítulo 1 de este trabajo, se registraron las variables ambientales por transecto (heterogeneidad del sustrato, altura sobre el nivel medio del mar y los grados de inclinación) y por cuadrante (presencia de algas, sustrato móvil, presencia de roca sobresaliente y cuadrante sobre poza de marea). Los resultados muestran mayor riqueza de especies en la franja inferior y mayor diversidad en la franja media. De acuerdo a la prueba estadística de Wilcoxon las diferencias son significativas entre las tres franjas del intermareal y, según el coeficiente de correlación de Spearman, el aumento de los grados de inclinación de la pendiente y el aumento de la altura sobre el nivel medio del mar tienen

efecto negativo sobre las abundancias de los organismos, mientras que la presencia de algas favorece el aumento de las mismas.

Para el capítulo III se analiza uno de los objetivos de la biogeografía, el cual es comprender cómo los procesos bióticos y abióticos influyen en la variación de la distribución espacial y temporal de las especies, así como en sus abundancias. Con base en los resultados del capítulo II, se analiza la similitud en la composición de especies con trabajos realizados anteriormente en Isla Guadalupe y las islas del Pacífico mexicano. En el presente capítulo se generó una matriz de datos de presencia/ausencia de 200 especies de la comunidad del macrobentos registradas en 27 sitios (9 continentales y 18 insulares), desde Graves Harbor (Alaska) hasta La Palma (Baja California, México). De acuerdo al índice de similitud de Jaccard, la composición de la macrofauna bentónica en Isla Guadalupe tiene mayor semejanza con las islas mexicanas además de sugerir la importante diferenciación de isla Guadalupe con respecto a los otros sitios.

En este sentido, en el presente estudio se demuestra que las modificaciones y adaptaciones en un método de muestreo tradicionalmente utilizado (capítulo I), el esfuerzo implementado en la identificación, estimación y actualización de los registros de especies (capítulo II) en conjunto con los análisis de agrupamiento basados en la composición de especies (capítulo III), permiten sugerir nuevos patrones de distribución que bajo el principio de "*conocer para conservar*", refuerzan la importancia de monitorear las Áreas Naturales Protegidas como lo es Isla Guadalupe.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del comité:

Dr. Francisco Correa Sandoval por darme la oportunidad de trabajar en el laboratorio de Genética y Biología Molecular, por enseñarme tanto, por sus observaciones y sugerencias que me ayudaron a ver las cosas desde otra perspectiva, por su paciencia y principalmente por dirigir este proyecto.

Dra. Gabriela Montaña, Dr. Adán Mejía, Dr. Sergio P. Ávila y Dr. Eduardo Santamaría Del Ángel, por su disposición, su apoyo, sus observaciones, sugerencias y tiempo dedicado a la revisión del presente trabajo.

Al Posgrado en Oceanografía Costera de la Facultad de Ciencias Marinas y al Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la UABC de quienes recibí cátedras, apoyo y dirección en mi formación profesional.

Al CONACYT por otorgarme la beca de doctorado en ciencias, sin la cual indudablemente no habría sido posible continuar con mis estudios.

A la Secretaria de Marina-Armada de México 2da. Zona Naval, a la M. en C. Marisol Torres-Aguilar y M. en C. Donaxi Borjes-Flores (RBIG-CONANP), Dr. Julio Hernández-Montoya y a la Dra. Yuliana Bedolla-Guzmán (Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C. - GECE-Ensenada), Cand. Dr. Omar Santana-Morales (ECOCIMATI) y a la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera de Participación Estatal Abuloneros y Langosteros, S.C.L.

DEDICATORIA

A mi familia, mi esposa y principalmente a mi hija Freyja, mi proyecto más importante.

ABSTRACT

Nowadays, no sampling design can be generally implemented in the intertidal environment. In chapter I of this study, modifications to a traditional method are proposed, and their estimates' differences showed. Through a photographic record, the technique allows a rapid and more detailed census of the macrobenthic community's composition, considering the substrate's heterogeneity. It is relevant, mainly when working in the lower band and with little time. In the Mexican Northeast Pacific, I compared the sampling methods on a rocky intertidal beach on Isla Guadalupe. The modification to the traditional way made it possible to take a census and record higher values of species richness and abundance. According to the Wilcoxon test, these differences are significant in the three intertidal bands and in the taxonomic group's abundance estimates, except arthropods and echinoderms.

The chapter II contributes to the generation of knowledge about the organisms that inhabit the intertidal and the effect of environmental variables on the composition of the communities. The species richness and abundance values of 44 (80%) plots reported were randomly selected with the new method proposed in chapter 1. The environmental variables were recorded by transect (heterogeneity of the substrate, height above mean sea level, and degrees of inclination) and by quadrant (presence of algae, mobile substrate, protruding rock and plot over tidal pool). The results show high species richness in the lower band and more significant diversity in the middle band. According to the Wilcoxon statistical test, the differences between the three intertidal zones are significant. According to the Spearman correlation coefficient, the increase in the degrees of inclination of the slope and the increase in height above mean sea level have a negative effect on the abundance of organisms. At the same time, the presence of algae favors their growth.

In chapter III, one of the objectives of biogeography is analyzed, which is to understand how biotic and abiotic processes influence the variation of the spatial and temporal distribution of species and their abundances. Based on the results of chapter II, the similarity in the composition of species with previous work on Isla Guadalupe and the Mexican Pacific islands is analyzed. In this chapter, a generated presence/absence data matrix for 200 species of the macrobenthos community was recorded at 27 sites (9 continental and 18 insular), from Graves Harbor (Alaska) to La Palma (Baja California, Mexico). According to the Jaccard similarity index, the benthic macrofauna composition in Isla Guadalupe is more similar to that of the Mexican islands. It suggests the critical differentiation of the Island concerning the other sites.

In this sense, this study demonstrates the modifications and adaptations in a traditionally used sampling method (chapter I); the effort implemented in identifying, estimating, and updating the species records (chapter II). In conjunction with the grouping analysis based on species composition (chapter III), allow suggesting new distribution patterns that, under the principle of "know to conserve," reinforce the importance of monitoring Natural Protected Areas such as Isla Guadalupe.



Dr. Francisco Correa Sandoval
Vo.Bo. Director de Tesis

| | |
|--|----|
| “EFECTO DE FACTORES AMBIENTALES EN LA MACROFAUNA BENTÓNICA DEL INTERMAREAL ROCOSO DESDE LA PERSPECTIVA TAXONÓMICA, ECOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA EN ISLA GUADALUPE, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO” | i |
| Capítulo I | 5 |
| Comparación de métodos de muestreo de la macrofauna bentónica en el intermareal rocoso de Isla Guadalupe, México. | 5 |
| Introducción | 7 |
| Materiales y Métodos | 9 |
| Fase de Campo | 9 |
| Fase de gabinete | 11 |
| Análisis Estadístico | 12 |
| Resultados | 13 |
| Composición de la comunidad bentónica del intermareal rocoso | 13 |
| Análisis de abundancia de organismos | 16 |
| Análisis estadístico | 18 |
| Análisis de abundancia, riqueza y diversidad | 18 |
| Análisis por grupos taxonómicos | 18 |
| Esfuerzo de muestreo | 19 |
| Discusión | 20 |
| Sobre la estimación de especies, abundancia y diversidad. | 20 |
| Sobre el esfuerzo de muestreo | 22 |
| Sobre el diseño de muestreo | 23 |
| Conclusiones | 24 |
| Referencias | 25 |
| Capítulo II | 35 |
| Efecto de las variables ambientales en la macrofauna bentónica del intermareal rocoso en Isla Guadalupe, México | 35 |
| Introducción | 37 |
| Materiales y métodos | 38 |
| Sitio de estudio | 38 |
| Ubicación geográfica | 38 |
| Climatología | 41 |
| Oceanografía | 41 |
| Procedimiento de Muestreo | 42 |

| | |
|---|----|
| Características del sustrato <i>in situ</i> | 47 |
| Análisis de datos | 47 |
| Análisis de imágenes | 47 |
| Identificación de especies | 47 |
| Registro de variables dentro de cuadrantes..... | 48 |
| | 49 |
| Descriptores ecológicos..... | 50 |
| Análisis de datos..... | 51 |
| Resultados..... | 54 |
| Caracterización ecológica de la macrofauna del intermareal rocoso..... | 54 |
| Zonación vertical de la macrofauna bentónica | 56 |
| Análisis entre franjas del intermareal..... | 57 |
| Composición taxonómica por franja..... | 57 |
| Distribución de las especies por franjas. | 58 |
| Ecología descriptiva de la comunidad bentónica del intermareal..... | 61 |
| Efecto de las variables ambientales en la estructura de la comunidad bentónica del intermareal rocoso. | 64 |
| Representación de la macro fauna bentónica del intermareal rocoso. | 65 |
| Discusión | 67 |
| Factores que modifican la estructura en el intermareal | 67 |
| Franja Superior | 68 |
| Franja Media | 69 |
| Franja inferior | 70 |
| Otros factores | 72 |
| Esfuerzo del viento | 72 |
| Pozas de marea..... | 72 |
| Distribución de las especies | 73 |
| Conclusión..... | 74 |
| Referencias | 76 |
| Capítulo III..... | 93 |
| Análisis biogeográfico comparativo preliminar de la composición de especies de la macrofauna bentónica del intermareal rocoso de isla Guadalupe, México. | 93 |
| Introducción..... | 95 |
| Materiales y método | 96 |

| | |
|--|-----|
| Características del área de estudio | 96 |
| Aspectos oceanográficos..... | 96 |
| Provincias biogeográficas y provincias zoogeográficas..... | 104 |
| Análisis de datos | 106 |
| Construcción de la base de datos | 107 |
| Análisis de ordenamiento..... | 109 |
| Resultados | 110 |
| Discusión | 114 |
| Conclusión | 116 |
| Referencias..... | 117 |

Capítulo I

Comparación de métodos de muestreo de la macrofauna bentónica en el intermareal rocoso de Isla Guadalupe, México.

Índice de Figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Relación de las abundancias de los grupos taxonómicos identificados según el método de muestreo. | 13 |
| Figura 2. Curvas de rarefacción de las tendencias en el siguiente orden: abundancia de especies, riqueza de especies y diversidad de especies según el método de muestreo. Se muestra en línea punteada los valores del muestreo 2D y en línea semicontinua los valores del muestreo 3D. El orden de los cuadrantes es el mismo en el que se tomaron las muestras en campo; del 1 al 16 pertenecen a la franja superior del intermareal rocoso, del 17 al 32 a la franja media y del 33 al 44 a la franja inferior. | 18 |
| Figura 3. Curvas de rarefacción de riqueza de especies y diversidad de especies de acuerdo al método de muestreo. Se muestra en línea punteada los valores del muestreo 2D y en línea semicontinua los valores del muestreo 3D. El número de organismos es acumulado desde la franja superior 2 hasta la franja inferior 1. | 20 |

Índice de Tablas

| | |
|--|----|
| Tabla 1. Abundancia total registrada por método de muestreo en el intermareal rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” en isla Guadalupe. | 14 |
| Tabla 2. Riqueza y diversidad de Shannon por franja del intermareal rocoso según el método de muestreo. | 16 |
| Tabla 3. Prueba estadística Wilcoxon Rank Sum Test para evaluar diferencias entre métodos de muestreo “2D y 3D”. Se indica el número de cuadrantes analizados por método de muestreo (n), el estadístico T calculado (T2D, T3D), y los valores críticos superior e inferior (TL y TU). | 18 |
| Tabla 4. Prueba estadística Wilcoxon Rank Sum Test para evaluar las diferencias en las abundancias de los grupos taxonómicos de acuerdo con los métodos de muestreo “2D y 3D”. Se indican el número de cuadrantes analizados por método de muestreo (n), el estadístico T calculado (T2D, T3D), y los valores críticos superior e inferior (TL y TU). | 19 |
| Anexo 1. Esquema de muestreo que se implementó en el campamento pesquero “Campo Oeste” en, Isla Guadalupe, México. | 33 |
| Anexo 2. Intermareal Rocosos en “Campo Oeste”, Isla Guadalupe, México. a) Sitio de estudio sobre el cual se tendieron los transectos y cuadrantes. b) Técnica de fotografiado de cuadrantes. c) Estructura de un cuadrante de 2500cm ² a partir del cual se obtuvieron los valores del “método 2D”. d) Fotografía de la parte inferior de una roca considerada en los valores contemplados en el método “3D”. | 33 |

Anexo 3. Esquema de diferencias en la percepción según el tipo de registro fotográfico; 2D y 3D, así como la diferencia en la cantidad de fotografías contempladas para cada caso..... 34

Introducción.

Se le denomina litoral rocoso a la parte del litoral costero compuesto principalmente por materiales resistentes como basalto (volcánico) y menos resistentes como calizas (sedimentarios) (Satyam y Thiruchitrabalam, 2018). El sustrato en esta zona puede estar conformado por adoquines, cantos rodados, bloques, plataforma de roca, charcos de marea y/o combinaciones de estos, en términos generales el intermareal rocoso es muy heterogéneo en cuanto a composición y estructura (Londoño-Cruz et al., 2014).

De acuerdo a los rangos de mareas se pueden encontrar tres zonas o franjas en el intermareal: la franja inferior que se ve descubierta por el mar solo durante las mareas más bajas, la franja media que regularmente se encuentra inundada por el mar y la franja superior que es cubierta por el mar durante las mareas altas (Londoño-Cruz et al., 2014). Esta heterogeneidad ambiental ha sido estudiada por varios autores (Davis y Wilce, 1987) y se ha identificado como un factor importante que influye en la distribución y abundancia de las comunidades (Archambault y Bourget, 1996). La heterogeneidad en el intermareal rocoso es considerada por albergar gran número de nichos ecológicos y gran variedad de especies de macro invertebrados (>0.5cm) (Little y Kitching, 1996).

La riqueza y abundancia total de organismos de toda un área o “universo” de interés es difícil de determinar por lo que es necesario realizar aproximaciones a través de métodos de muestreo que permitan estimar los parámetros de interés (Murray et al., 2002). Los muestreos deben cumplir con ciertos requerimientos metodológicos que permitan obtener una estimación adecuada e imparcial del parámetro medido (Ambrose et al., 1995). De acuerdo con lo anterior, la base de todo estudio ecológico sea en ecología descriptiva o ecología dinámica, es fundamental el muestreo o recolecta, con el fin de hacer comparaciones a través del tiempo y espacio. Para llevar a cabo lo anterior existen varias metodologías de muestreo las cuales varían en función de los objetivos de la investigación. De acuerdo con Murray y colaboradores (2001), la mayoría de los métodos y diseños de muestreo de campo se pueden aplicar para el estudio de los diferentes hábitats llevando a cabo las modificaciones pertinentes. De hecho, existe una larga historia de pruebas y

evaluaciones de procedimientos de campo para el muestreo de vegetación y animales en ambientes terrestres, de los cuales muchos de estos métodos se han adecuado para muestrear organismos del intermareal rocoso (Murray et al., 2002). Sin embargo, la alta variabilidad espacial, temporal y biológica que se observa comúnmente en el intermareal rocoso, excede considerablemente a la variabilidad registrada de ambientes terrestres (Murray et al., 2002). Además, la diversidad de ambientes y características únicas de los sitios son los que determinan, de acuerdo con los objetivos que se planteen, los métodos y procedimientos específicos con los que se genere la mayor cantidad de información objetiva posible.

Ciertos tipos de hábitats presentan desafíos más complejos, en comparación con otros, cuando se trata de diseñar y realizar estudios de campo. La zona del intermareal rocoso es uno de estos tipos de hábitat en los que la complejidad ambiental y biológica genera también complejidad y alta variabilidad en cada parámetro que se mida. Por ello, es que estos elementos deben ser considerados en el propio diseño del muestreo (Murray et al., 2002).

Actualmente no existe un protocolo estándar para muestrear entornos intermareales rocosos complejos (Murray et al., 2001; Murray et al., 2002). Sin embargo, existen programas como PISCO desarrollados en la Costa Occidental de Norte América (desde Alaska, EE.UU. hasta La Paz, México) y SARCE en las costa Oriental de Sudamérica, en los que han desarrollado técnicas que permiten recopilar datos de la comunidad bentónica utilizando métodos lo suficientemente simples para mantener monitoreos a largo plazo (PISCO, 2017; SARCE, 2018, Cárdenas-Calle et al., 2020) .

En este sentido, a diferencia del ambiente terrestre y marino, la zona del intermareal es accesible durante la marea baja por periodos cortos de tiempo. Esto dependerá de la magnitud de la marea y la hora del día en la que se presente dicha variación, por lo que se requiere una mayor planeación del muestreo que considere el tiempo disponible. Este ambiente también ha sido considerado como laboratorio biológico "*in situ*" por ser tan variable y presentar agrupamientos de comunidades de especies en un espacio reducido (Connell, 1972). Debido a que estos organismos no se distribuyen en forma homogénea a lo

largo de la zona del intermareal rocoso, la variabilidad observada en los patrones de distribución es probable que se deba, además del componente biológico/ecológico, a la precisión del método de muestreo (Andrew y Mapstone, 1987).

De acuerdo con lo anterior, en el presente estudio se realiza un análisis comparativo de dos métodos de muestreo para el intermareal rocoso y, además, se determina el grado en que puedan integrar y reflejar la heterogeneidad del sustrato y la biodiversidad de la comunidad de macroinvertebrados a través de la estimación de riqueza, la abundancia de especies y diversidad de Shannon.

Materiales y Métodos

Fase de Campo

El presente estudio se llevó a cabo en Isla Guadalupe, Baja California, México (28° 50', 29° 12' N; 118° 13', 118° 22' W) del 23 al 29 de octubre del 2019 en la localidad de Campo Oeste (28° 58' 34.0'' N; 118° 18' 24.9'' W). El muestreo se realizó considerando los niveles más bajos de marea con respecto al nivel medio: -11, -20, -23, -23 y -10 cm respectivamente (CICESE, 2015).

El diseño de muestreo es una adaptación de lo que Andrew y Mapstone (1987) denominan "Aleatorio simple estratificado" para el cual se trazaron 6 transectos de 80 m de longitud, paralelos a la línea de costa; dos para la franja superior, dos para la franja media y dos para la franja inferior (Anexo 1). Se colocaron cuadrantes de 50 x 50 cm. (2500 cm²) intercalados cada 5 m a lo largo de cada transecto entre la parte con dirección al mar y la tierra.

La subdivisión de franjas se determinó de acuerdo a estudios previos en la misma zona por Bedolla-Guzmán (2011) y Correa (2019) y en la caracterización descrita por Stephenson y Stephenson (1972) para la costa oeste de EE.UU.: el intermareal superior se caracteriza por la presencia de caracoles litorínidos y *Tegula* spp., balanos (*Chthamalus* sp. y *Balanus* sp.), lapas del género *Lottia*; el intermareal medio se diferencia por algunas algas corticadas de

los géneros *Gigartina*, *Porphyra* y *Gelidium*, algas costrosas del género *Ralfsia* y *Lithothamnium*; los moluscos de los géneros *Tegula* y *Acanthina*, y algunos parches de mejillones *Mytilus californianus*, anémonas *Anthopleura* spp., y cangrejos del género *Pachygrapsus*; y el intermareal inferior, lo habitan mayormente camas de pastos marinos de *Phyllospadix* spp., algas corticadas de los géneros *Sargassum*, *Silvetia*, *Egregia* y *Bosiella*, además de tapetes abundantes de mejillones *M. californianus*, anémonas (*Anthopleura* spp.), erizos (*Strongylocentrotus purpuratus*) y estrellas de mar (*Pisaster* spp.).

Con la finalidad de evitar sesgos en el proceso de fotografiado, se utilizó el método de Littler (1980) y Drummond y Connel (2005). Las fotografías fueron tomadas por una sola persona empleando una cámara Canon Rebel T5 con macro (4608 x 3456 pixeles) y Nikon CoolPix P610 v1.1 (anexo 2b). Cada cuadrante de 2500cm², fue fotografiado en su cara superior, así como también los 4 subcuadrantes del mismo, de 625 cm² cada uno, además de las caras laterales (anexo 2c). A cada fotografía se le asignó un código de identificación único que refiere el transecto, franja, cuadrante y subcuadrantes al que pertenece; por ejemplo: FS2C10.3, imagen que pertenece a la Franja Superior, transecto 2 (transecto en contacto con el ambiente terrestre), al cuadrante 10 (a los 50m del origen del transecto) y el subcuadrante 3 (cuadro inferior izquierdo). Este registro consistió de 5 fotografías por cuadrante y se le denominó “método 2D”.

Con el fin de determinar de una forma más precisa la estructura de la comunidad de macrofauna bentónica, además del método 2D, se empleó lo que aquí se denomina método 3D y que consiste en lo siguiente. Al registro fotográfico 2D para cada cuadrante, se consideró también las superficies laterales e inferior de las rocas, así como la superficie del sustrato rocoso que se encuentra debajo de las rocas (anexo 2d). A estas fotografías se les asignó un “ID” o código único que las identifica y a la vez permite diferenciarlas del “método 2D”, por ejemplo: la fotografía FS2C10.6 se refiere al cuadrante que se encuentra en la Franja Superior, transecto 2, cuadrante 10 y es la fotografía lateral del subcuadrante 1. En resumen, el método 2D consiste en 5 fotografías por cuadrante, mientras que el método 3D, además de las 5 imágenes del 2D, se incluyen de 7 a 9 imágenes más, para un total de 12 a

15 fotografías por cuadrante (Anexo 3). Estas son referidas a las laterales y a la cara inferior de las rocas y la superficie del suelo que hace contacto con esta (con excepción de algunos casos que se tiene hasta x.15 debido a la gran heterogeneidad del sustrato en ese punto).

Fase de gabinete

Se analizaron un total de 625 imágenes, cada una de 4608 x 3456 pixeles, 300 ppp de resolución horizontal y vertical, apertura máxima 3.4 y distancia focal de 4 mm. Las imágenes digitales en formato JPG se analizaron en los programas Adobe Photoshop V15.0 y Corel Photo-PaintX8. De acuerdo con Dethier (2002), los organismos se identificaron hasta especie, al considerar la naturaleza de este estudio como línea base y la importancia de generar el primer registro de especies en un Área Natural Protegida con alto grado de endemismo como lo es Isla Guadalupe (Oberbauer, 2006). En los casos en que no era posible identificar a nivel de especie, pero si el género, estas se registraron como sp1, sp2 o sp3 para diferenciarlas.

La identificación de las especies se hizo con base al registro fotográfico de campañas anteriores a la isla (2008, 2009, 2011, 2015-2017 y 2019), además de literatura especializada: Anthozoa (Ricketts et al., 1968); Polychaeta (Hartman, 1969); Gastropoda (McLean, 1978, Keen, 1971; Abbott, 1974); Polyplacophora (McLean, 1978); Bivalvia (McLean, 1978; Keen, 1971); Ophistobranquia (Behrens, 1991; Behrens y Hermosillo, 2005); Crustacea (Garth, 1958; Haig, 1960; Rathbun, 1918, 1930); y Echinodermata (Caso, 1948, 1971, 1979, Caso et al., 1994), así como en Carlton (2007).

La riqueza de especies se consideró como el número de especies encontradas en cada muestreo y la diversidad de especies se estimó a partir del índice de Shannon (Mangurran, 2004).

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

Donde “ S ” es el número de especies, “ p_i ” representa la proporción de la abundancia relativa de la especie “ i ” en relación a la abundancia de todas las especies detectadas en el muestreo. En este índice el valor mínimo puede aproximarse al cero y el valor máximo, en teoría, no está consolidado a un límite.

Análisis Estadístico

Para evaluar las diferencias de los resultados obtenidos con los métodos de muestreo “2D” y “3D” referente a la abundancia, riqueza y diversidad de Shannon, se utilizó el estadístico no paramétrico de Wilcoxon, suma de rangos para muestras independientes (Wilcoxon y Wilcoxon, 1963). Esta prueba se fundamenta en el siguiente razonamiento: si los resultados de los dos tipos de muestreos fuesen iguales, al juntar todas las observaciones de ambos muestreos y ordenarlas de menor a mayor (jerarquizarlas), cabría esperar que las observaciones de ambos muestreos estuviesen intercaladas aleatoriamente. Por lo contrario, si las observaciones de un tipo de muestreo tuviesen valores mayores o menores que el otro tipo de muestreo, al ordenar las observaciones, estas tenderían a agruparse de modo que las de un tipo de muestreo quedarían separadas de las del otro tipo de muestreo. De esta manera la hipótesis a contrastar sería:

$$[H_0: P(X < Y) = \frac{1}{2}] \text{ vs } [H_a: P(X < Y) \neq \frac{1}{2}]$$

H_0 : La probabilidad de que los valores obtenidos con el método “2D” sean menores a los obtenidos con el método “3D” es igual a 50%.

H_a : La probabilidad de que los valores obtenidos con el método “2D” sean menores a los obtenidos con el método “3D” es diferente a 50%.

Para comparar las medias entre los dos grupos, la decisión se basó en utilizar los valores jerarquizados en lugar de los valores numéricos, con la finalidad de obtener las diferencias en magnitud de los dos tipos de muestreo (Wilcoxon, 1945). En consecuencia, se le denominó valores calculados a la sumatoria de los valores jerarquizados de cada método de

muestreo y estos se comparan con los valores de tablas o valores críticos. Los valores críticos de tablas se obtuvieron con base en el número de observaciones de cada método que se comparó (n, m) y la probabilidad ($1-\alpha = 0.95$), de esta manera se obtuvo TLow para el límite inferior y TUp para el límite superior (Wilcoxon y Wilcox, 1970). El límite inferior de la sumatoria de la muestra con los valores menores se determinó por TL y el límite superior para la muestra, con los valores mayores por TU; si alguno de los valores calculados estuviese por arriba o por debajo de este intervalo indicaría que las diferencias son significativas.

Resultados

Composición de la comunidad bentónica del intermareal rocoso

El número de individuos por especie y la distribución de los grupos taxonómicos registrados por método de muestreo, se presenta en la tabla 1. De acuerdo con esto, el método que registró el mayor número de grupos taxonómicos fue el 3D, en comparación al 2D. En este último, se registró 6 géneros y 20 especies. En contraste, el 3D registro 7 géneros y 34 especies (figura 1).

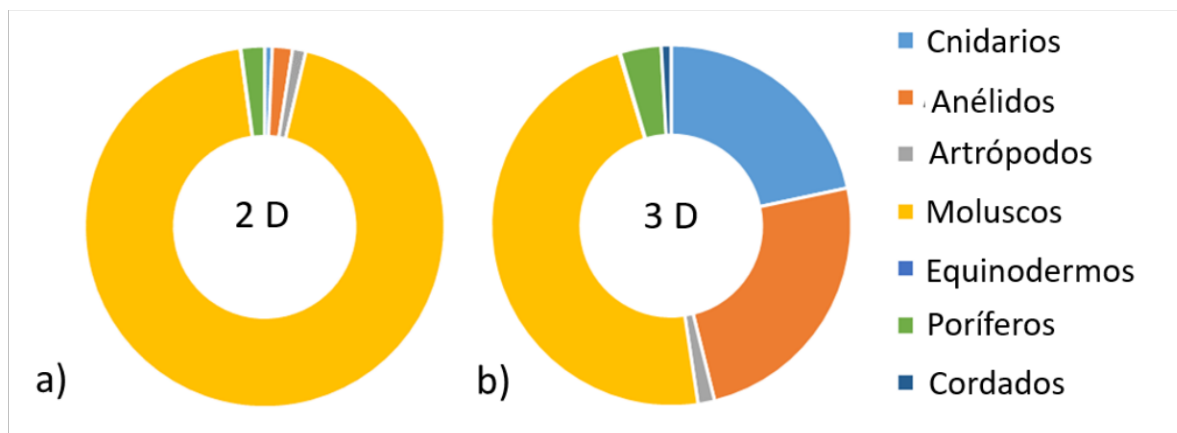


Figura 1. Relación de las abundancias de los grupos taxonómicos identificados según el método de muestreo.

Tabla 1. Abundancia total registrada por método de muestreo en el intermareal rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” en isla Guadalupe.

| Fila | Clase | Orden | Familia | Genero | Especie | Método | |
|------------|--------------|-----------------|------------------|-----------------------|-------------------------------|----------|------|
| | | | | | | 2D | 3D |
| Cordados | Ascidiacea | Stolidobranchia | Styelidae | <u>Botrylloides</u> | <u>Botrylloides sp</u> | 0 | 70 |
| | | | | | | Subtotal | 70 |
| Cnidarios | Anthozoa | | | - | Anthozoa | 19 | 1646 |
| | Anthozoa | Zoantharia | Zoanthidae | <u>Zoanthus</u> | <u>Zoanthus sp</u> | 1 | 4 |
| | Anthozoa | Actiniaria | Actiniidae | <u>Anthopleura</u> | <u>Anthopleura sp</u> | 0 | 51 |
| | | | | | | Subtotal | 1701 |
| Anélidos | Polychaeta | Sabellida | Serpulidae | <u>Spirobis</u> | <u>Spirorbis bifurcatus</u> | 52 | 867 |
| | Polychaeta | Sabellida | Serpulidae | <u>Paradexiospira</u> | <u>Paradexiospira vitrea</u> | 1 | 1056 |
| | | | | | | Subtotal | 1923 |
| Artrópodos | Malacostraca | Decapoda | Varunidae | <u>Hemigrapsus</u> | <u>Hemigrapsus nudus</u> | 0 | 1 |
| | Maxillopoda | Sessilia | Tetraclitidae | <u>Tetraclita</u> | <u>Tetraclita sp</u> | 29 | 92 |
| | Malacostraca | Decapoda | Paguridae | <u>Pagurus</u> | <u>Pagurus sp</u> | 4 | 4 |
| | Malacostraca | Isopodo | | - | <u>Isopodo</u> | 1 | 14 |
| | Hexanauplia | Sessilia | Archaeobalanidae | <u>Semibalanus</u> | <u>Semibalanus cariosus</u> | 0 | 4 |
| | Hexanauplia | Sessilia | Chthamalidae | <u>Chthamalus</u> | <u>Chthamalus sp</u> | 1 | 2 |
| | | | | | | Subtotal | 117 |
| Moluscos | Gastropoda | Trochida | Tegulidae | <u>Chlorostoma</u> | <u>Chlorostoma sp</u> | 6 | 22 |
| | Gastropoda | Neogastropoda | Muricidae | <u>Acanthina</u> | <u>Acanthina sp</u> | 0 | 1 |
| | Gastropoda | Littorinimorpha | Vermetidae | <u>Thylacodes</u> | <u>Thylacodes squamigerus</u> | 2703 | 3454 |
| | Gastropoda | Littorinimorpha | Littorinidae | <u>Littorina</u> | <u>Littorina (keena)</u> | 18 | 77 |
| | Gastropoda | Littorinimorpha | Littorinidae | <u>Littorina</u> | <u>Littorina (plena)</u> | 5 | 40 |
| | Gastropoda | Littorinimorpha | Lottiidae | <u>Lottia</u> | <u>Lottia limatula</u> | 9 | 65 |
| | Gastropoda | Littorinimorpha | Lottiidae | <u>Lottia</u> | <u>Lottia scabra</u> | 8 | 23 |
| | Gastropoda | Littorinimorpha | Lottiidae | <u>Lottia</u> | <u>Lottia digitalis</u> | 1 | 2 |
| | Gastropoda | Littorinimorpha | Lottiidae | <u>Lottia</u> | <u>Lottia gigantea</u> | 3 | 6 |
| | Gastropoda | Lepetellida | Fissurellidae | <u>Fissurella</u> | <u>Fissurella sp</u> | 0 | 12 |

| | | | | | | | |
|--------------|----------------|-------------------|------------------|--------------------|-----------------------------|----------------|------------------|
| | Gastropoda | Lepetellida | Fissurellidae | <u>Fissurella</u> | <u>Fissurella volcano</u> | 0 | 3 |
| | Gastropoda | Nudibranchia | | - | Nudibranchia | 0 | 2 |
| | Gastropoda | Trochidae | Trochidae | - | <u>Trochidae sp</u> | 0 | 1 |
| | Gastropoda | Archaeogastropoda | Haliotidae | <u>Haliotis</u> | <u>Haliotis sp</u> | 0 | 2 |
| | Polyplacophora | | | <u>Lepidozona</u> | <u>Lepidozona sp</u> | 0 | 46 |
| | Polyplacophora | Chitonida | Ischnochitonidae | <u>Lepidozona</u> | <u>Lepidozona mertensii</u> | 0 | 1 |
| | Polyplacophora | Chitonida | Ischnochitonidae | <u>Lepidozona</u> | <u>Lepidozona sp1</u> | 0 | 3 |
| | | | | | | Subtotal | 2751 3748 |
| Equinodermos | Ophiuroidea | Ophiurida | Ophiodermatidae | <u>Ophioderma</u> | <u>Ophioderma sp</u> | 2 | 4 |
| | Ophiuroidea | Amphilepidida | Ophionereididae | <u>Ophionereis</u> | <u>Ophionereis annulata</u> | 0 | 5 |
| | | | | | | Subtotal | 2 9 |
| Poríferos | | | | | esponja sp1 | 10 | 110 |
| | | | | | esponja sp2 | 16 | 59 |
| | | | | | esponja sp3 | 36 | 120 |
| | | | | | | Subtotal | 62 289 |
| | | | | | | Total = | 2923 7857 |

En el caso del Índice de Diversidad de Shannon (H') se obtuvo 0.4 y 1.7 respectivamente. En el análisis por franjas se obtuvieron valores mayores en todos los casos para el método 3D (tabla 2). En la franja superior se observó más del doble de riqueza con el método 3D y más de tres veces en la franja inferior. En relación con la diversidad de Shannon, con el método 3D se obtuvo casi tres veces mayor en magnitud para la franja media y ocho veces mayor en la franja inferior (tabla 2).

Tabla 2. Riqueza y diversidad de Shannon por franja del intermareal rocoso según el método de muestreo.

| | Método 2D | | Método 3D | |
|--------------|-----------|---------------------|-----------|---------------------|
| | Riqueza | Diversidad (H') | Riqueza | Diversidad (H') |
| F. Superior. | 8 | 1.6 | 17 | 2.2 |
| F. Media. | 13 | 0.6 | 19 | 1.5 |
| F. Inferior. | 9 | 0.2 | 29 | 1.6 |
| Total Método | 20 | 0.4 | 34 | 1.7 |

Análisis de abundancia de organismos

De acuerdo con el tipo de muestreo, del análisis de 2923 organismos, se determinó que con el método 2D se reconocen 20 especies y una diversidad máxima por cuadrante de $H' = 1$, mientras que, en el 3D se tienen 7857 organismos, se registran 32 especies distintas y una diversidad máxima por cuadrante de $H' = 2$ (figura 2).

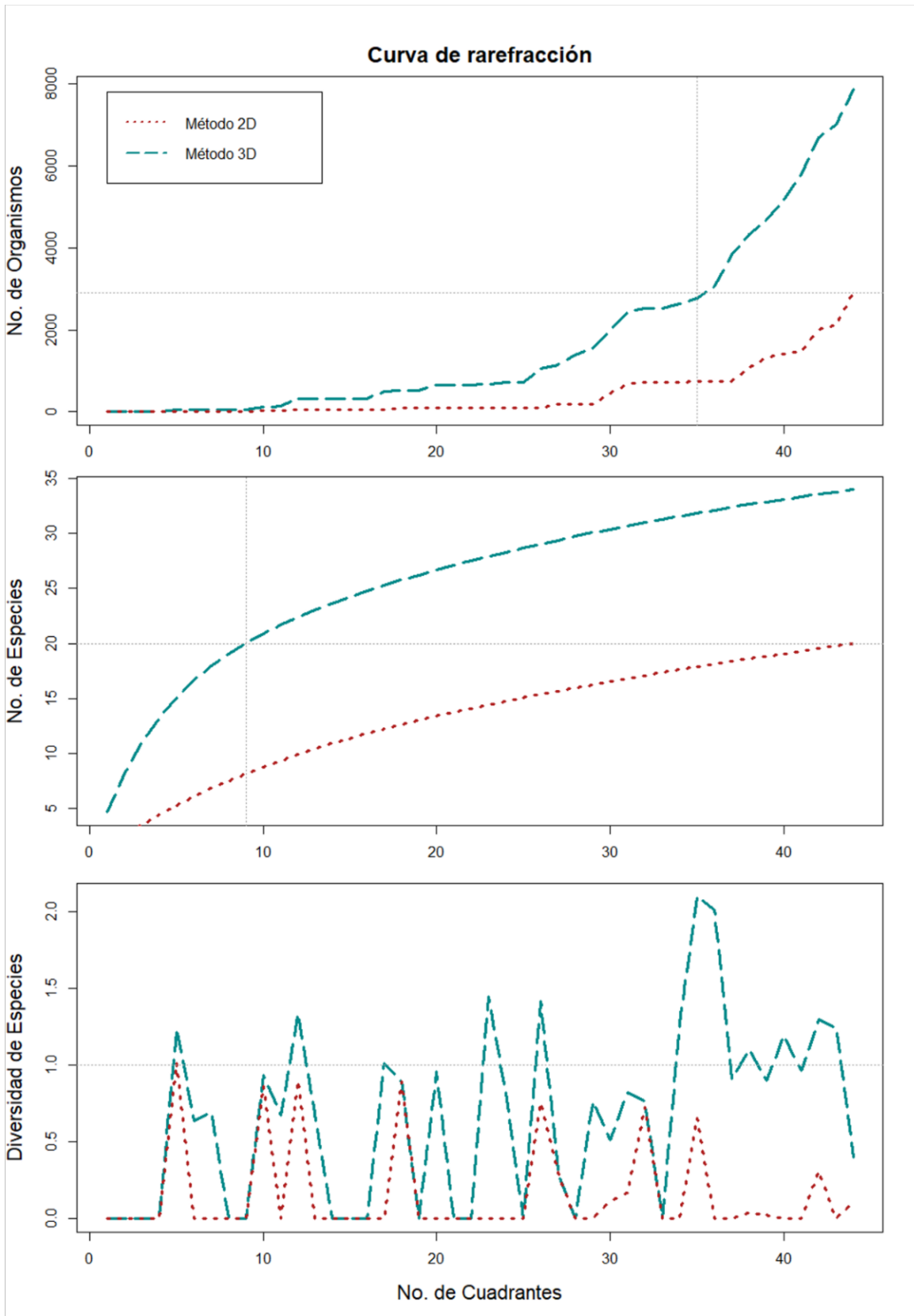


Figura 2. Curvas de rarefacción de las tendencias en el siguiente orden: abundancia de especies, riqueza de especies y diversidad de especies según el método de muestreo. Se muestra en línea punteada los valores del muestreo 2D y en línea semicontinua los valores del muestreo 3D. El orden de los cuadrantes es el mismo en el que se tomaron las muestras en campo; del 1 al 16 pertenecen a la franja superior del intermareal rocoso, del 17 al 32 a la franja media y del 33 al 44 a la franja inferior.

Análisis estadístico

Análisis de abundancia, riqueza y diversidad.

De acuerdo con la prueba estadística Wilcoxon para evaluar diferencias entre los métodos de muestro 2D y 3D, estos difieren significativamente en la estimación de: abundancia de organismos, riqueza y diversidad de especies (tabla 3).

Tabla 3. Prueba estadística Wilcoxon Rank Sum Test para evaluar diferencias entre métodos de muestro "2D y 3D". Se indica el número de cuadrantes analizados por método de muestreo (n), el estadístico T calculado (T2D, T3D), y los valores críticos superior e inferior (TL y TU).

| Variable | Cuadrantes | | Valor calculado | | Valor critico 1- α = 0.95 | | Método |
|-------------|------------|----|-----------------|--------|-------------------------------------|------|--------|
| | 2D | 3D | T2D | T3D | TL | TU | 2D-3D |
| Abundancias | 44 | 44 | 1616.5 | 2299.5 | 1760 | 2156 | ≠ |
| Riqueza | 44 | 44 | 1508.5 | 2407.5 | 1760 | 2156 | ≠ |
| H' Shannon | 44 | 44 | 1496 | 2420 | 1760 | 2156 | ≠ |

Análisis por grupos taxonómicos

De acuerdo con la prueba estadística Wilcoxon para evaluar diferencias en las estimaciones de abundancia por grupo taxonómico según los métodos de muestro 2D y 3D, estos difieren

significativamente en las abundancias de: Cnidarios, Anélidos, Moluscos y Poríferos, no así para el resto de los grupos taxonómicos (tabla 4).

Tabla 4. Prueba estadística Wilcoxon Rank Sum Test para evaluar las diferencias en las abundancias de los grupos taxonómicos de acuerdo con los métodos de muestreo “2D y 3D”. Se indican el número cuadrantes analizados por método de muestreo (n), el estadístico T calculado (T2D, T3D), y los valores críticos superior e inferior (TL y TU).

| Variable | Cuadrantes | | Valor Calculado | | Valor critico 1- α = 0.95 | | Método 2D-3D Decisión |
|--------------|------------|----|-----------------|--------|-------------------------------------|------|-----------------------------|
| | 2D | 3D | T2D | T3D | TL | TU | |
| Cnidarios | 44 | 44 | 1635.5 | 2280.5 | 1760 | 2156 | ≠ |
| Anélidos | 44 | 44 | 1642 | 2274 | 1760 | 2156 | ≠ |
| Artrópodos | 44 | 44 | 1833.5 | 2082.5 | 1760 | 2156 | = |
| Moluscos | 44 | 44 | 1665 | 2251 | 1760 | 2156 | ≠ |
| Equinodermos | 44 | 44 | 1870.5 | 2045.5 | 1760 | 2156 | = |
| Poríferos | 44 | 44 | 1696 | 2220 | 1760 | 2156 | ≠ |

Esfuerzo de muestreo

Al considerar que las diferencias en riqueza y diversidad de especies estuviesen en función del número de organismos registrados (figura 3) y el número de cuadrantes analizados (figura 2), en el análisis comparativo se observa que, con el método “3D” con un menor número de cuadrantes, se obtienen abundancias, riquezas y diversidades máximas, con respecto al método 2D.

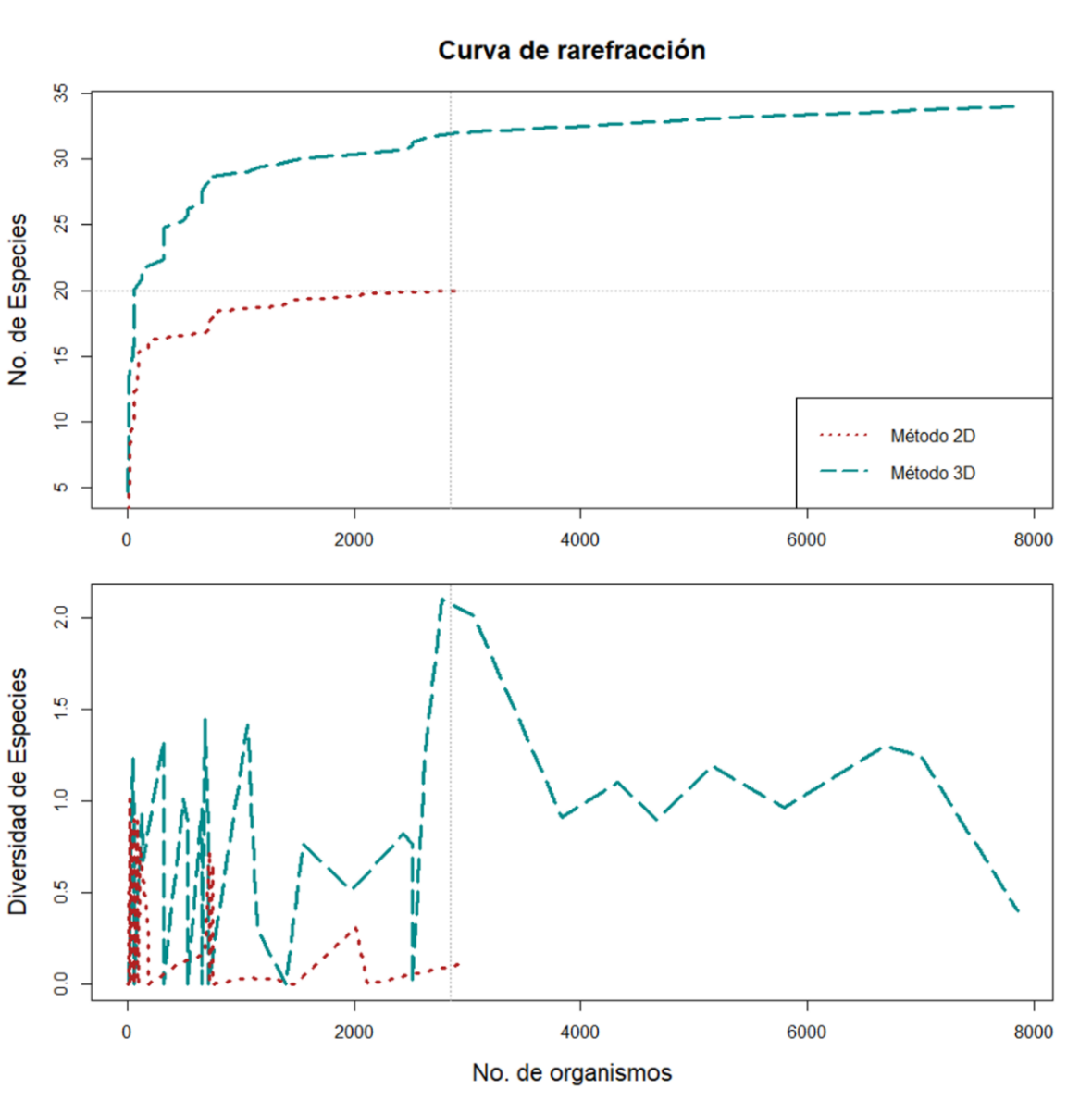


Figura 3. . Curvas de rarefacción de riqueza de especies y diversidad de especies de acuerdo al método de muestreo. Se muestra en línea punteada los valores del muestreo 2D y en línea semicontinua los valores del muestreo 3D. El número de organismos es acumulado desde la franja superior 2 hasta la franja inferior 1.

Discusión

Sobre la estimación de especies, abundancia y diversidad.

En el análisis comparativo de cuadrantes, con el método de muestreo "3D" se obtuvo valores mayores para riqueza de especies, abundancia y diversidad. Las diferencias fueron

estadísticamente significativas y de los valores obtenidos por el método “2D”, estos podrían interpretarse como una subestimación del 41% referente a riqueza de especies, del 62% en abundancia total de organismos y 4 veces en magnitud para diversidad de Shannon. En base a los resultados del 3D que indican una mayor riqueza, abundancia y diversidad de especies, estos parámetros o índices, le confieren un valor ecológico mayor al área de estudio, en comparación si solo se hubiese considerado los resultados obtenidos con el muestreo 2D. Debido a que las conclusiones de estudios de campo se sustentan en la forma de obtener los datos (Miller y Ambrose, 2000), se hace indispensable adaptar nuevas técnicas de muestreo acorde a los objetivos del estudio (Murray et al., 2002). En este sentido Isla Guadalupe al ser un Área Natural Protegida con carácter de Reserva de la Biosfera (SEMARNAT-CONAMP, 2018) que presenta alto grado de endemismo (Oberbauer, 2006), los resultados derivados de este tipo de estudio refuerzan la importancia de proteger y mantener estos sistemas insulares.

Los resultados de ambos muestreos (2D y 3D) concuerdan con diversos estudios al demostrar que los moluscos son el grupo más rico y abundante de la macrofauna del intermareal (Archambault y Bourget, 1996; Almeida y Coelho, 2008); sin embargo, el muestreo “3D” refleja de mejor manera la alta diversidad esperada en el ambiente del intermareal.

En el comparativo por franjas, en el método “3D” la riqueza de especies se incrementa de la franja superior al inferior. Este patrón se ha observado en estudios de carácter descriptivo (Stephenson y Stephenson, 1972; Raffaelli y Hawkins, 1996; Knox, 2000 y Menge y Branch, 2000) o asociado a interacciones bióticas (Chapman et al., 1995) y en estudios fisiológicos (Tomanek y Somero, 1999; Dahlhoff et al., 200; Hochachka y Somero, 2002). En contraste, en el método “2D” se observa otro patrón en donde la riqueza es mayor en la franja media. En cuanto a la diversidad, el método “2D” muestra decremento del ambiente terrestre hacia el marino, mientras que en el método “3D” la diversidad es mayor en el siguiente orden: franja superior, inferior y media.

En cuanto especies “raras” a diferencia del método “2D”, en el método “3D” se pudo registrar: Cordados (*Botrylloides* sp.) dentro de los Moluscos los órdenes de: Lepetellida, Nudibranchia, Trochidae, Archaeogastropoda y Chitonida y en Equinodermos el orden Amphilepidida. En este sentido el orden Chitonida es de primordial importancia ya que dos especies de este orden son endémicas en Isla Guadalupe; los quitones *Lepidozona guadalupensis* y *Callistochiton leei* Ferreira (Bedolla-Guzmán, 2011).

Sobre el esfuerzo de muestreo

El número apropiado de muestras necesarias para un estudio en particular depende de una variedad de factores (Gonor y Kemp, 1978; Mace, 1964) algunos hasta precisan la realización de un estudio piloto (Andrew y Mapstone, 1987).

Como se esperaría a mayor esfuerzo de muestreo se incrementa la precisión en las estimaciones del muestreo (Miller y Ambrose, 2000). Sin embargo, la finalidad de este estudio es la comparación entre los resultados obtenidos con ambos métodos de muestreo: “2D” y “3D”.

En este estudio se realizaron 6 transectos de 80m de longitud y 44 cuadrantes en un área de 4800m² lo que significa un esfuerzo de muestreo mucho mayor que el realizado comúnmente (Miller y Ambrose, 2000; PISCO, 2017; SARCE, 2018).

Los resultados obtenidos demuestran que con el método “3D” se necesitarían 35 cuadrantes para igualar la abundancia acumulada registrada con el método “2D”, con los primeros 9 cuadrantes (en este caso pertenecientes a la franja superior) se iguala el máximo valor de riqueza registrado con el método “2D” y con 5 cuadrantes se iguala el valor máximo de diversidad de Shannon.

En caso de considerar la riqueza de especies en función de las abundancias registradas, es decir, uno podría esperar que la mayor riqueza de especies registradas en el método “3D” se debe a que se registró casi tres veces más organismos que en el método “2D”. La abundancia

máxima acumulada con el método “2D” fue de 2925 registrando un total de 20 especies diferentes mientras que con la misma cantidad de organismos con el método “3D” se registraron 32 especies diferentes.

Sobre el diseño de muestreo

Las decisiones sobre el enfoque que debe tener el muestreo, la elección de la unidad de muestreo y la asignación del esfuerzo de muestreo, aparentemente son simples, pero pueden influir significativamente en las estimaciones de la abundancia de los organismos debido a que las conclusiones a las que se llegue dependen, en parte, de la siguiente pregunta: “¿Cómo se obtienen los datos?” (Miller y Ambrose, 2000). La diversidad de ambientes naturales caracterizados por una alta variedad de organismos a los que se enfrenta un investigador al momento de realizar un estudio requiere de la creación de diferentes metodologías de análisis (Villaça, 1991).

En el intermareal, por la duración del ciclo de marea, el tiempo es un factor importante al momento del muestreo (Meese y Tomich, 1992; Dethier et al., 1993; Pech et al., 2004); en este aspecto, existen análisis relacionados a los métodos de colecta (Foster et al., 1991; Dethier et al., 1993; Sabino y Villaça, 1999) y sobre la planeación del trabajo en campo (Green, 1979). Por otro lado, los transectos y cuadrantes (“2D”) son métodos adecuados para el muestreo de organismos sésiles o de movimiento lento y se han utilizado ampliamente en plantas terrestres y estudios del intermareal y submareal (Gonor y Kemp, 1978; Greig-Smith, 1983; Miller y Ambrose, 2000). Estas técnicas son implementadas por los dos programas más importantes de monitoreo regional en la costa del Pacífico Nororiental o costa oeste de EE.UU., para los ecosistemas intermareales; MARINE con su programa de monitoreo y PISCO con estudios de diversidad realizados desde las costas de Alaska, EE.UU., hasta el litoral del Pacífico en Baja California, México (Blanchette et al., 2015).

Miller y Ambrose (2000), en su estudio sobre la orientación en que deben colocarse los transectos, señalan que estos deben disponerse verticalmente a la línea de costa y, para ser

más precisos en la estimación de cobertura de las especies, los cuadrantes deben ser colocados al azar; sin embargo, transectos paralelos a la línea de costa son utilizados cuando se requiere caracterizar las diferentes zonas del intermareal (Cochran, 1977; Andrew y Mapstone, 1987; Miller y Ambrose, 2000).

Fotografiar cuadrantes para su posterior análisis, representa una ventaja con respecto a identificar *in situ*, ya que requiere menor tiempo, permite tener un registro fotográfico para posteriores estudios y reduce el riesgo de una incorrecta identificación (Macedo et al., 2006).

Si bien son ciertas las ventajas mencionadas anteriormente también es cierto que el método de fotografiado depende completamente de la calidad de la imagen y la cámara digital, además de que no permite manipular los ejemplares lo cual podría representar posteriormente un problema en la identificación de especies (Macedo et al., 2006). En este aspecto, las estimaciones de riqueza, abundancia y diversidad de especies se basaron en el mismo muestreo realizado con la misma herramienta de fotografiado, por lo cual, el sesgo que supondría afectara los resultados de este estudio queda resuelto al considerar que el análisis de imágenes tendría el mismo efecto en ambos métodos de muestreo 2D y 3D.

En referencia al efecto que podría tener en la macro fauna del intermareal rocoso por el hecho de mover las rocas del sustrato durante el proceso de fotografiado de las superficies laterales y la superficie inferior de la roca, Chapman y Underwood (1996) demostraron que es mínimo debido a que la mayoría de la fauna del intermareal rocoso se recupera completamente en un periodo de 3 a 4 meses.

Conclusiones

El intermareal rocoso es la transición del ambiente marino al terrestre por lo cual se presenta alta variabilidad espacial y temporal. En este tipo de ambientes es muy común que las aproximaciones metodológicas reflejen en forma parcial las características de la comunidad. Por ello, es importante continuar con el desarrollo de nuevos métodos de muestreo que

integren, en lo posible, la heterogeneidad del sitio y que sean acordes con los objetivos del estudio.

A partir de los resultados del presente capítulo, se puede concluir que: 1) el método 3D aporta más información cuantitativa de los macroinvertebrados bentónicos del intermareal rocoso, en comparación al método 2D. Sin embargo, es necesario continuar con este tipo de aproximaciones analíticas con el fin de que reflejen lo mejor posible, las características de este tipo de ambientes marinos; 2) Se generó un registro fotográfico del intermareal rocoso que puede ser de utilidad para llevar a cabo programas de monitoreo en un Área Natural Protegida como lo es Isla Guadalupe.

Referencias

Abbott, R. T. (1974). *American seashells: the marine mollusca of the Atlantic and Pacific coast of North America*, segunda edición. Van Nostrand Reinhold, New York. 663 p.

Almeida, A. O. y Coelho, P. A. (2008). Estuarine and marine brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from Bahia, Brazil: checklist and zoogeographical considerations. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36: 183-222.

Ambrose, R. F., Engle, J. M., Raimondi, P. T., Wilson, M. y Altstatt J. A. (1995). *Rocky intertidal and subtidal resources*. Santa Barbara County mainland, Report to the Minerals Management Service, Pacific OCS Region, OCS Study MMS 95-0067.

Andrew, N. L. y Mapstone, B. D. (1987). Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, 25: 39-90.

Archambault, P. y Bourget, E. (1996). Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 136: 111-121.

Bedolla-Guzmán, Y. R. (2011). *Análisis de la distribución geográfica de los macroinvertebrados del intermareal rocoso de las islas del Pacífico del estado de Baja*

California, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Posgrado en Oceanografía Costera. Instituto de Investigaciones Oceanológicas-Faculta de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California. México. 118p.

Behrens, D. W. (1991). *Pacific Coast Nudibranchs: A Guide to the Opisthobranchs from Alaska to Baja California*. Sea Challengers, Monterey, California. 107 p.

Behrens, D. W. y Hermosillo, A. (2005). *Eastern Pacific Nudibranchs: A guide to the Opisthobranchs from Alaska to Central America*. Sea Challengers, California. 137 p.

Blanchette, C. A., Raimondi, P., Smith J., Burnaford, J., Bursek, J., Gaddam C. R., Altstatt, J.J., Dugan, E., y Hubbard, D. M. (2015). *South Coast Baseline Program Final Report: Rocky Intertidal Ecosystems*.

Cárdenas-Calle, M., Mora, E., Torres, G., Pérez-Correa, J., Bigatti, G., Signorelli, J., Coronel, J. (2020). Marine invertebrate and seaweed biodiversity of continental coastal Ecuador. *Biodiversity Data Journal* 8: e53818.

Carefoot, T. (1977). *Pacific seashores. A guide to intertidal ecology*. University of Washington Press, Seattle, Washington, USA.

Carlton, J. T. (2007). *The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon*. University of California Press. E.U.A. 1001 pp.

Caso, M. E. (1948). Contribución al conocimiento de los Equinodermos de México. II. Algunas especies de equinoideos litorales. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Series Zoología*, 19: 183-231.

Caso, M. E. (1971). Contribución al conocimiento de los Equinoideos de México. Estudio morfológico de *Brissopsis alta*, Mortensen 1907, erizo de profundidad. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Series Zoología, Series Ciencias del Mar y Limnología*, 42: 41-56.

Caso, M.E. (1979). Los Equinodermos (Asteroidea, Ophiuroidea y Echinoidea) de la Laguna de Términos, Campeche. *Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Especial 3*: 1-186.

Caso, M. E., Laguarda-Figueras, A., Solís-Marín, F.A., Ortega-Salas, A., Durán-González, A. L. (1994). Contribución al conocimiento de la ecología de las comunidades de equinodermos de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 21: 67-85.

Chapman, M. G., Underwood, A. J. y Skelleter, G. A. (1995). Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage exposed to the discharge of sewage and two control assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 189: 103-122.

Chapman, M. G. y Underwood, A. J. (1996). Experiments on effects of sampling biota under intertidal and shallow subtidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 207: 103–126.

CICESE, (2015). Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Predicción de mareas. Recuperado el 20 noviembre de 2020 de <http://predmar.cicese.mx/calmen/pdf/igp/igp1909.pdf>

Cochran, W.G. (1977). *Sampling techniques*. John Wiley and Sons, Inc. New York.

Connell, J. H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 169-192.

Correa-Sandoval, F. (2019). *Monitoreo de Macroinvertebrados del Intermareal rocoso de la Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe*. Reporte de las actividades de investigación realizadas del 24 de octubre a noviembre del 2019. Instituto de Investigaciones Oceanológicas-Universidad Autónoma de Baja California. Mexico. 25p.

Cox, K. (1986). On the rocks. *Nature* 319, 813.

Dahlhoff, E. y Somero, G. N. (1993). Effects of temperature on mitochondria from abalone (genus *Haliotis*): Adaptive plasticity and its limits. *Journal of Experimental Biology*, 185:151-168.

Davis, A. N. y Wilce, R. T. (1987). Algal diversity in relation to physical disturbance: a mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 37: 229-237.

Dethier, M. (2002). *Biological Units*. In Steven M. (edit) *Monitoring, Impact, and Ecological Studies on Rocky Shores*. MMS OCS Study 2001-070. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California. MMS Cooperative Agreement Number 14-35-0001-30761. Pp. 48-73.

Dethier, M. N., Graham, E. S., Cohen, S. y Tear, L. M. (1993). Visual versus random-point percent cover estimations: "objective" is not always better. *Marine Ecology Progress Series*, 96:93-100.

Drummond, S. P. y Connell, S. D. (2005). Quantifying percentage cover of subtidal organisms on rocky coasts: a comparison of the costs and benefits of standard methods. *Marine and Freshwater Research*, 56, 865-876.

Foster, M. S., Harrold, C. y Hardin, D. D. (1991). Point versus photo quadrat estimates of the cover of sessile marine organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 146:193-203.

Garth, J. S. (1958). *Brachyura of the Pacific coast of America*. Oxyrhyncha. Allan Hancock Pacific Expeditions, 211-854.

Gonor, J. J. y Kemp, P. F. (1978). *Procedures for quantitative ecological assessments in intertidal environments*. US Environmental Protection Agency Report EPA-600/3-78-087, U.S. Environmental Protection Agency, Corvallis, OR.

Green, R. H. (1979). *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*. New York, John Wiley and Sons. 257p.

Greig-Smith, P. (1983). *Quantitative plant ecology*. University of California Press, Berkeley, CA.

Haig, J. (1960). *The Porcellanidae (Crustacea: Anomura) of the Eastern Pacific*. Allan Hancock Pacific Expeditions. 24: 1-440.

Hartman, O. (1969). *Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California*. 1-812. Allan Hancock Foundation, University of Southern California.

Hochachka, P. W., y Somero, G. N. (2002). *Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution*. Oxford University Press, New York.

Keen, A. M. (1971). *Sea shells of tropical west of America*. Marine mollusks from Baja California to Perú, segunda edición. Stanford University Press, California, 1064 p.

Knox, G. A. (2000). *The ecology of seashores*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

Little, C. y Kitching, J. A. (1996). *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, New York, USA.

Littler, M. M. (1980). *Overview of the rocky intertidal systems of southern California*. 117 D. M. Power. ed. The California islands: proceedings of a multidisciplinary symposium. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara. Calif. (in press).

Londoño-Cruz, E., Mesa-Agudelo, L. Á. L. De, y Arias-galvez, F. (2014). Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). *Revista de Biología Tropical*, 62, 189–198.

Mace, A. E. (1964). *Sample size determination*. Reinhold Publishing Co., New York, New York, USA.

Macedo, I. M., Masi, B. P. y Zalmon, I. R. (2006). Comparison of rocky intertidal community sampling methods at northern coast of Rio de Janeiro State, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 54(2–3), 147–154.

Mangurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, a Blackwell Publishing company.

McLean, J. H. (1978). *Marine shells of southern California*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 24:104 p.

Meese, R. J. y Tomich, P. A. (1992). Dots on the rocks: a comparison of percent cover estimation methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 165 (1):59-73.

Menge, B. A. y G. Branch. (2000). Rocky intertidal communities. En M. D. Bertness, S. D. Gaines y M. E. Hay (Eds.). *Marine community ecology*. (pp. 221-251). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.

Miller, A. W. y Ambrose, R. F. (2000). Sampling patchy distributions: Comparison of sampling designs in rocky intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 196, 1–14.

Murray, S. N., Ambrose, R. F. y Dethier, M. N. (2001). *Methods for Performing Monitoring, Impact, and Ecological Studies on Rocky Shores*. MMS OCS Study. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California. MMS Cooperative Agreement Number 14-35-0001-30761. 217 pages.

Murray, S. N., Ambrose, R. F. y Dethier, M. N. (2002). *Methods for performing monitoring, impact, and ecological studies on rocky shores*. In Minerals Management Service Pacific OCS Region.

Oberbauer, T. A. (2006). *La vegetación de Isla Guadalupe*. Entonces y ahora. *Gaceta Ecológica*, (81),47-58. Recuperado en 27 de enero de 2021. ISSN: 1405-2849. en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=539/53908104>

Pech, D., Condal, A. R., Bourget, E. y Ardisson, P. L. (2004). Abundance estimation of rocky shore Invertebrates at small spatial scale by high-resolution digital photography and digital image analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299:185- 189.

PISCO. (2017). *On the rocks*. In Partnership for Interdisciplinary Studies of Coastal Oceans. Recuperado 20, noviembre de 2020 de: <http://www.piscoweb.org/rocky-intertidal-sampling-protocols>

Raffaelli, D. y Hawkins, S. (1996). *Intertidal ecology*. Chapman and Hall, London, UK.

Rathbun, M. J. (1918). The grapsoid crabs of America. *Bulletin of the United States National Museum*. 97: 1-461.

Rathbun, M. J. (1930). The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bulletin of the United States National Museum*. 152: 1-593.

Ricketts, E. F., Calvin, J., Hedgpeth, J. W. y Phillips, D. W. (1968). *Between Pacific Tides*, Stanford University Press, Stanford, California, USA.

Sabino, C. M. y Villaça, R. (1999). Estudo comparativo de métodos de amostragem de comunidades de costão. *Revista Brasileira de Biologia.*, 59 (3):407-419.

SARCE. (2018). *Protocol and sampling design for marine diversity assessments for the South American research group on coastal ecosystems 2.0*. Recuperado 15, diciembre, 2020 en: <https://www.gbif.org/pt/dataset/e3803a54-b4fd-46d7-ab67-ad8f6871fae5>

Satyam, K. y Thiruchitrabalam, G., (2018). Biodiversity and Climate Change Adaptation in Tropical Island. *Elsevier*. 7: (187-215).

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 100 años de conservación en México: *Áreas Naturales Protegidas de México*, CONANP- SEMARNAT, México, 2018.

Stephenson, T. A. y Stephenson, A. (1972). *Life between tidemarks on rocky shores*. W. H. Freeman, San Francisco, California, USA.

Tomanek, L. y Somero, G. N. (1999). Evolutionary and acclimation-induced variation in the heat-shock responses of congeneric marine snails (genus *Tegula*) from different thermal habitats: Implications for limits of thermotolerance and biogeography. *Journal of Experimental Biology*, 2022925-2936.

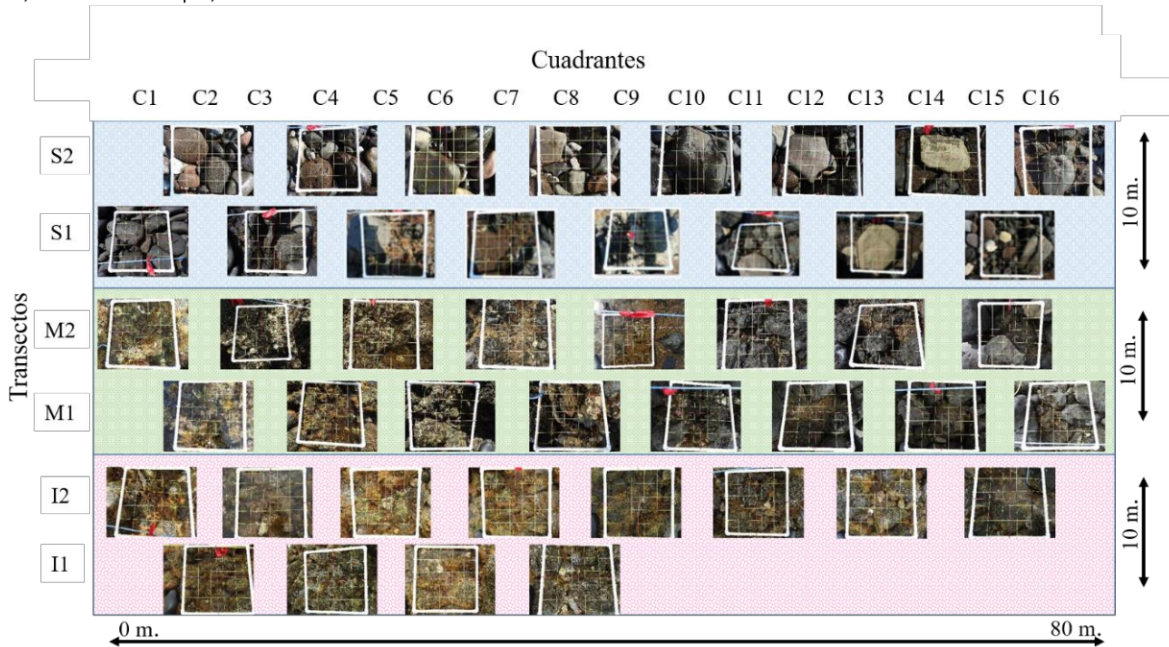
Villaça, R. C. (1991). Metodologia de amostragem em costões rochosos. Abordagem fitosociológica. In: Simposio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira 2. *Anais. São Paulo, ACIESP*, 2:1-13.

Wilcoxon, F. (1945). Individual comparisons by ranking methods, *Biometrics*, 1:80-83.

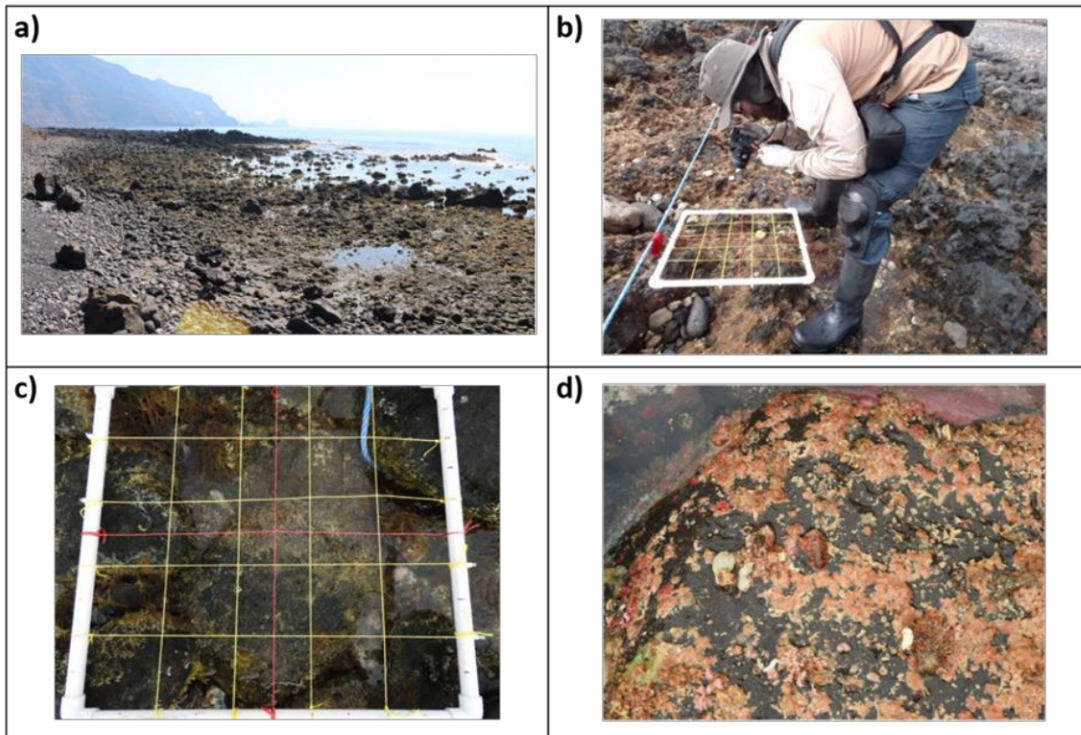
Wilcoxon, F., Katii, S.K. y Wilcoxon, R. (1963). *Critical Values and Probability Levels for the Wilcoxon Rank Sum Test and the Wilcoxon Signed Rank Test*. Pearl, River, N.Y.: American Cyanamid Co and Florida State University.

Wilcoxon, F., Katti, S.K. y Wilcox, R.A., (1970). *Critical values and probability levels for the Wilcoxon rank sum test and the Wilcoxon signed rank test*. Selected tables in mathematical statistics, 1, pp.171-259.

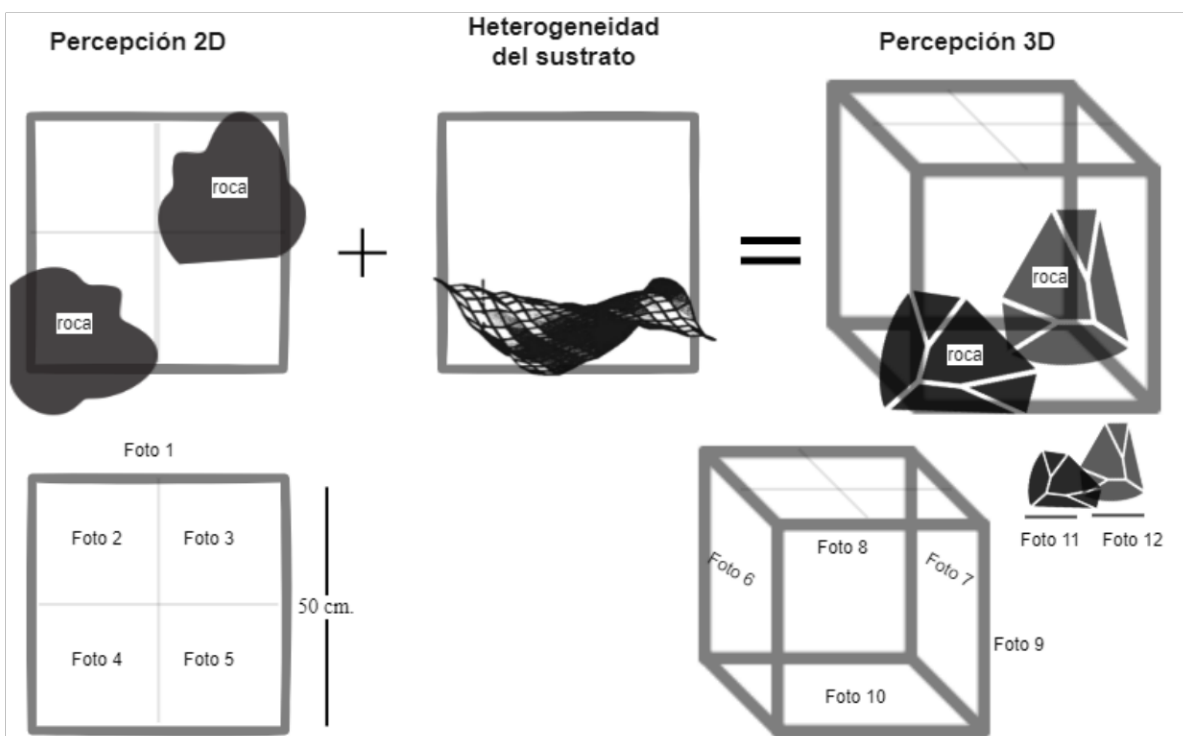
Anexo 0–1. Esquema de muestreo que se implementó en el campamento pesquero “Campo Oeste” en, Isla Guadalupe, México.



Anexo 0–2. Intermareal Rocoso en “Campo Oeste”, Isla Guadalupe, México. a) Sitio de estudio sobre el cual se tendieron los transectos y cuadrantes. b) Técnica de fotografiado de cuadrantes. c) Estructura de un cuadrante de 2500cm² a partir del cual se obtuvieron los valores del “método 2D”. d) Fotografía de la parte inferior de una roca considerada en los valores contemplados en el método “3D”.



Anexo 0–3. Esquema de diferencias en la percepción según el tipo de registro fotográfico; 2D y 3D, así como la diferencia en la cantidad de fotografías contempladas para cada caso.



Capítulo II

Efecto de las variables ambientales en la macrofauna bentónica del intermareal rocoso en Isla Guadalupe, México.

Índice de Figuras

| | |
|--|----|
| Figura 1. Ubicación del área de estudio. Se muestra la localización de Isla Guadalupe con respecto a la península de Baja California, México. b) Batimetría alrededor de Isla Guadalupe y la altura sobre el nivel medio del mar. | 40 |
| Figura 2. a) Esquema de transectos para el muestreo en el intermareal rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” en Isla Guadalupe, México. En color se muestra la división por Franjas del intermareal; b) En las filas se muestran los Transectos y en las columnas el número del cuadrante | 44 |
| Figura 3. Fotografía de cuadrantes en el campamento pesquero “Campo Oeste”, Isla Guadalupe. a) Fotografía del cuadrante de 2500 cm ² , b) Estructura y división de subcuadrantes (líneas rojas). | 45 |
| Figura 4. Esquema de fotografiado de cuadrantes. Se muestran las diferencias en la percepción del método de fotografiado. En el presente estudio se considera percepción 3D a la unión del método “convencional” o Percepción 2D, más las fotografías complementarias necesarias para contemplar la heterogeneidad del sustrato. | 46 |
| Figura 5. Características de variables ambientales en los cuadrantes: a) Cuadrante con Vegetación (V), b) Cuadrante con Sustrato móvil (M), c) cuadrante en poza de marea (P) y d) cuadrante en roca (R). | 49 |
| Figura 6. Distribución de las abundancias por grupo taxonómico en las franjas del intermareal rocoso. | 55 |
| Figura 7. Abundancias ponderadas de los principales taxones observados por franja y por transecto en el intermareal rocoso en Isla Guadalupe. | 56 |
| Figura 8. Riqueza e Índice de Diversidad de Shannon por cuadrante. En color se muestra la división por franjas del intermareal. | 57 |
| Figura 9. Valores de Riqueza de especies y Diversidad (H') por franja del intermareal | 58 |
| Figura 10. Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) de los cuadrantes en al intermareal rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” en Isla Guadalupe. En número se indica el orden de los cuadrantes y en color la franja a la que pertenecen: rojo para la franja inferior, verde para la franja media y azul para la franja superior. | 62 |
| Figura 11. Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) de los cuadrantes en al intermareal rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” en Isla Guadalupe. Se muestran encerrados los cuadrantes que presentan características ambientales propias a las de otra franja (color del círculo). | 63 |
| Figura 12. Representación de la comunidad bentónica del intermareal rocoso en Isla Guadalupe (“Campo Oeste”), basada en el Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (nMDS). Se muestran las variables que resultaron significativas sobre la distribución de la macro fauna del intermareal rocoso. | 66 |

Índice de Tablas

| | |
|--|----|
| Tabla 1. Cronograma de actividades de muestreo en “Campo Oeste”, Isla Guadalupe, México. | 42 |
| Tabla 2. Abundancias, Riqueza y Diversidad de especies registradas en el estudio. Se muestran datos por Transectos (T1, T2 y T3) y por Franja (Franja Inferior, Media y Superior). | 54 |
| Tabla 3. Abundancia de especies identificadas en el Intermareal Rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” de Isla Guadalupe, México. Se presenta en escala de grises la afinidad de los organismos por las franjas según sus abundancias. | 60 |
| Tabla 4. Prueba estadística Wilcoxon Rank Sum Test para evaluar diferencias entre franjas del intermareal rocoso en Abundancia, riqueza y diversidad (H’). Se indican el número cuadrantes analizados (n), el estadístico T calculado (TLcal, TUcal), y los valores críticos (TL y TU). La última columna indica si la decisión fue de igualdad o diferencia. (Wilcoxon 1945; Wilcoxon y Wilcoxon 1963) utilizando los valores críticos (TL, TU) en (Wilcoxon et al., 1970). Se indica en negritas las variables cuya diferencia fue significativa..... | 61 |
| Tabla 5. Coeficiente de Correlación No Paramétrico de Spearman. Se muestran las variables ambientales asociadas con la abundancia de organismos, el tipo de correlación por variable y las diferencias significativas para: los grados de inclinación, la presencia de algas y altura sobre el nivel medio del mar.. | 64 |
| | |
| Anexo 1. Cuadrantes analizados en el muestreo del campamento pesquero “Campo Oeste” Isla Guadalupe. | 91 |

Introducción

El intermareal rocoso es la zona de transición del ambiente marino y terrestre que es periódicamente cubierta por agua y está constituido de mineral (sedimentario, metamórficos y rocas magnéticas) o de origen biológico (corales) que interactúa directamente con el mar (Little y Kitching, 1996). Esta zona a su vez está compuesta por tres franjas: la inferior, que solo se ve descubierta durante la marea más baja; la media, que regularmente se ve sumergida y, la franja superior que solo se ve cubierta durante la marea alta (Londoño-Cruz *et al.*, 2014).

Londoño-Cruz y colaboradores (2014) describen en términos generales al intermareal rocoso como un ambiente altamente dinámico y heterogéneo en cuanto a su composición (material del que están constituidos) y estructura (características morfológicas como la pendiente y la rugosidad). Esta heterogeneidad ambiental permite alojar una amplia variedad de formas de vida que se distribuyen de manera particular siguiendo un patrón de zonación vertical (Stephenson y Stephenson, 1949).

Los organismos que habitan el intermareal rocoso deben resistir condiciones ambientales extremas como los ciclos de marea, la desecación y la radiación solar, aunado a condiciones biológicas como: la depredación y la competencia inter e intra-especies (Castro y Huber, 2003). La sinergia de estas condiciones hace más evidente que la zonificación vertical y la dinámica de la comunidad en general, sean moldeadas o estructuradas en gran medida por la interacción entre las condiciones ambientales y las interacciones de las especies (Menge y Sutherland, 1987; Bertness y Callaway, 1994; Menge y Branch, 2001).

Los macroinvertebrados (> 0.5 cm) están distribuidos en una amplia gama de grupos taxonómicos que se pueden encontrar en los tres niveles de marea y son, en gran parte, responsables de la transferencia de energía dentro de la comunidad (Nybakken, 2005). Este grupo de organismos ha sido ampliamente estudiado en la costa occidental de Norte

América, principalmente California EE.UU. (Abbott y Hollenberg 1976; Morris et al., 1980; Ricketts et al., 1985; Yoshiyama et al., 1986; Carlton 2007) .Los estudios de diversidad y monitoreo realizados por MARINE (<http://www.marine.gov/>) y PISCO (<http://www.piscoweb.org/>), abarcan desde Alaska hasta las La Paz, Baja California, México.

Sin embargo, los macroinvertebrados del intermareal de las islas del Pacífico de Baja California han recibido poca atención y sólo se dispone de listas taxonómicas registrados principalmente por la Fundación Allan Hancock (corales pétreos, hidroideos, crustáceos, bivalvos, equinodermos, poliquetos) y la Academia de Ciencias de California (moluscos) (Strong y Hanna, 1930); también en los catálogos de las colecciones de invertebrados béticos del Instituto de Oceanografía de Scripps (esponjas, cnidarios, crustáceos, moluscos y equinodermos), en estudios del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (equinodermos) (Caso 1978, 1980) y, en guías de campo.

Debido a la escasa información referente a los macroinvertebrados en las Islas del Pacifico mexicano y bajo el principio de *conocer para conservar y administrar*, esta investigación contribuye con la generación de conocimiento sobre los organismos que habitan en el intermareal y el efecto de las variables ambientales en la composición de las comunidades.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

Ubicación geográfica

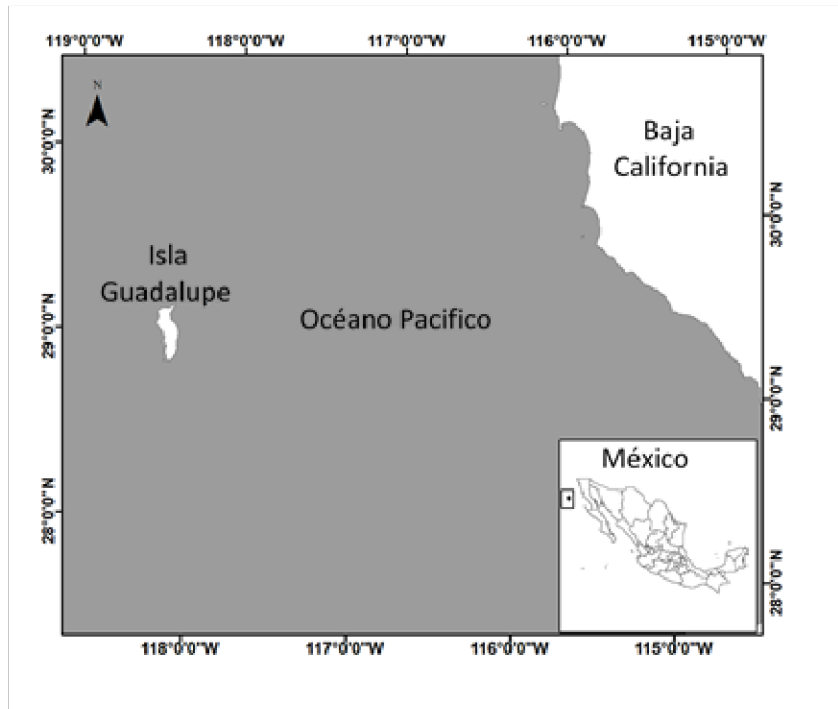
Isla Guadalupe emerge a más de 4500 m sobre el fondo oceánico y su punto más alto se encuentra a 1500 msnm; es de origen volcánico (Berdegué, 1957) y descansa sobre la corteza oceánica de aproximadamente 12 millones de años de antigüedad (Doyle y Gorsline, 1977).

La Isla comprende dos escudos volcánicos sobrepuestos que están cubiertos por una gruesa serie de erupciones de flancos y fisuras (Lindberg et al., 1980). El escudo del norte es

relativamente más joven que el del sur (Batiza, 1977); las rocas expuestas más antiguas están constituidas por basalto olivino alcalino, cuya edad fechada radiométricamente es de 7 ± 2 millones de años (Engel y Engel, 1971). Es la porción insular más alejada del territorio mexicano, aproximadamente a 250 km de distancia de la península de Baja California. Ha sido declarada Área Natural Protegida con carácter de Reserva de la Biosfera (SEMARNAT-CONANP, 2016) debido al endemismo en diferentes taxones; su biodiversidad marina presenta afinidad californiana (74%), panameña (6%) y a la zona de transición (20%), en la que el 5% se considera endémica (Lindberg et al., 1980) (figura 1).

La génesis del suelo se encuentra actualmente truncada debido a la intensa erosión hídrica y eólica, sobrepastoreo y disminución de las áreas cubiertas de vegetación protectora del suelo (Rico, 1983). Este cuerpo insular se caracteriza por presentar, a lo largo de su perímetro, una costa rocosa, en su mayoría acantilados, algunos de más de 900 m de altura y también zonas de plataforma rocosa que representan un hábitat importante para muchas especies (Aguirre-Muñoz et al., 2003).

a)



b)

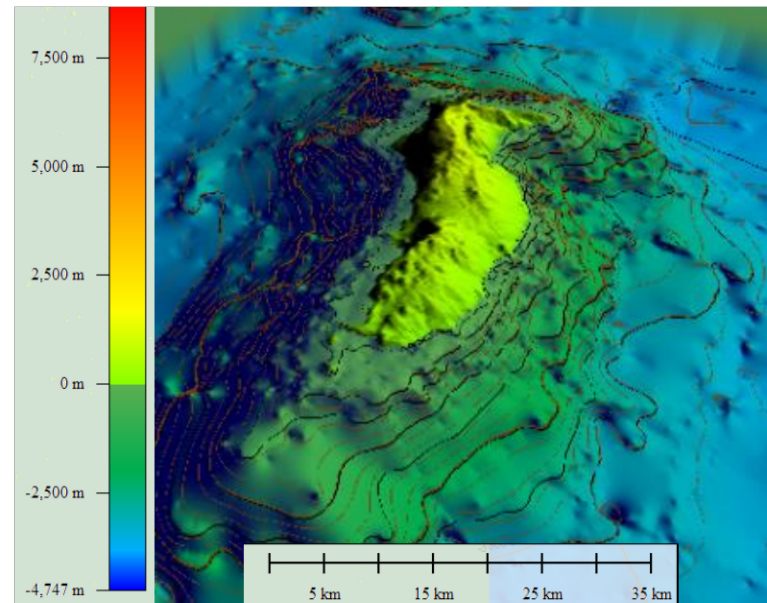


Figura 1. Ubicación del área de estudio. Se muestra la localización de Isla Guadalupe con respecto a la península de Baja California, México. b) Batimetría alrededor de Isla Guadalupe y la altura sobre el nivel medio del mar.

Climatología

Por las características climatológicas, se puede definir a Isla Guadalupe como un desierto de niebla (Mosiño, 1983), definida por ser una zona árida adyacente al mar en donde confluyen el descenso de masas de aire caliente con la surgencia de agua subsuperficial de la corriente fría del Pacífico Norte y que chocan con el continente. La presencia de la superficie marina fría debajo de una atmósfera caliente produce una inversión térmica. Cuando la capa atmosférica, rica en vapor de agua está bajo la acción del viento, presenta un estado hidrométrico cercano a la saturación. Esta no se difunde a capas superiores de la atmósfera debido a la inversión térmica, por lo que es frecuente la presencia de niebla y nubes bajas estratiformes. Estas producen débiles lluvias ante la presencia de barreras orográficas considerables en altitud y/o masa, como son los casos en particular del Monte Esther (1,370 m), en la parte central de la isla y del Monte Augusta (1,200 m), en Punta Norte (Rico, 1983). El promedio anual de precipitación pluvial es de 129.3 mm siendo mayor en el invierno-primavera (Aguirre-Muñoz et al., 2003). Dichas lluvias son generadas por tormentas provenientes del norte. Los vientos persistentes del norte acarrearán nubes y humedad sobre las montañas y producen mayores índices de precipitación en las zonas que confrontan estos vientos (Aguirre-Muñoz et al., 2003).

Oceanografía

Isla Guadalupe se encuentra circundada por la Corriente Superficial de California (SCC) que acarrea agua de latitudes altas hacia el sur, asistida por el sistema de vientos de la región (Castro *et al.*, 2005). Como consecuencia, la temperatura fluctúa entre los 14° y 22°C (promedio de 18.7°C), con temperaturas de 20° o más, entre agosto y octubre; y de 17° o menos, entre enero y marzo (Hernández de la Torre *et al.*, 2003). Es interesante resaltar que la parte sur de la isla es casi medio grado más cálida que la del norte, lo que denota claramente el efecto de enfriamiento que causa la Corriente del California y, el efecto en años de ENSO (Oscilación Sureña de El Niño; Berdegué, 1957), cambiando notablemente las condiciones ya que las anomalías térmicas llegan a superar los 5°C (Durazo *et al.*, 2010).

En relación con la productividad primaria, Isla Guadalupe presenta valores de clorofilas de 0.25 a 0.50 mg/m³, siendo más alta en diciembre-enero, y la más baja en agosto y septiembre (Venrick *et al.*, 2003). La productividad primaria total se ve sensiblemente afectada en años ENSO (Hernández de la Torre *et al.*, 2003).

La porción submareal de la zona costera es escabrosa y está compuesta por fondos de canto rodado y arena gris–negra, con presencia de bloques y diques basálticos, abundantes cuevas y oquedades que son sitio de habitación de muchos invertebrados en especial los de importancia comercial (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2003).

Procedimiento de Muestreo

El presente estudio se llevó a cabo en Isla Guadalupe, Baja California, México, del 23 al 29 de octubre del 2019. Durante los días 23, 24 y 25 se exploró todo el perímetro de la isla para delimitar *a priori* el área de estudio en el campamento pesquero “Campo Oeste” (28° 58’ 39” N, 118° 18’ 29” W; figura 2) y durante los subsiguientes días se realizó el muestreo considerando los niveles más bajos de marea (tabla 1) con respecto al nivel medio del mar: -3, -18, -26 y -26 cm respectivamente (CICESE, 2015).

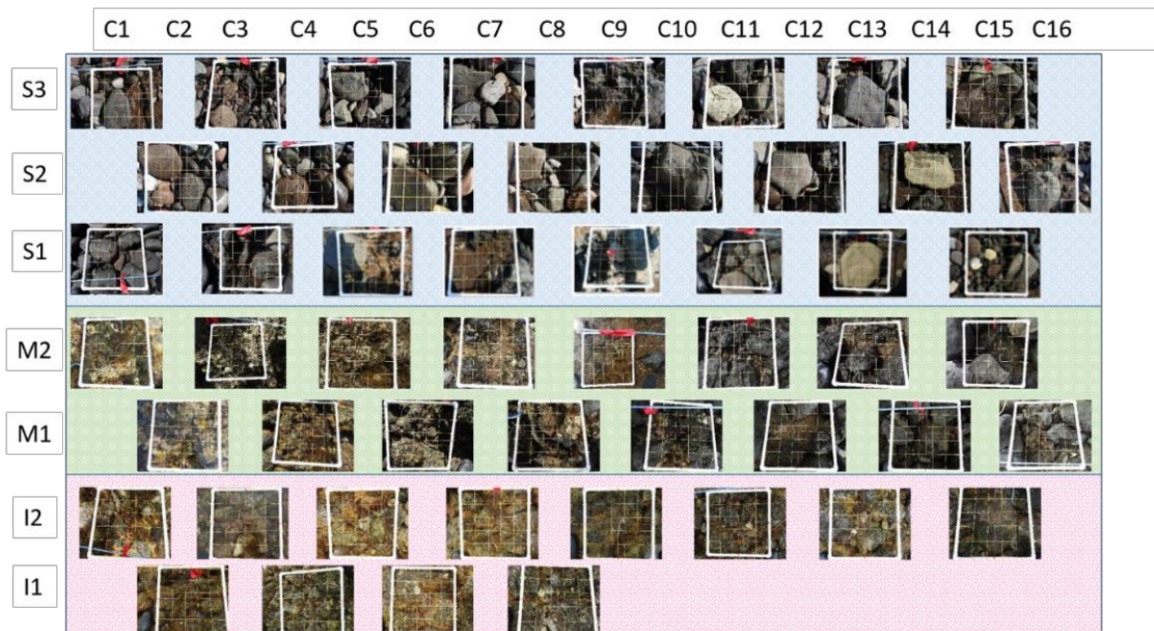
Tabla 1. Cronograma de actividades de muestreo en “Campo Oeste”, Isla Guadalupe, México.

| Día | Localidad | Marea/hora | Actividad |
|------------|---------------|------------|---|
| Octubre 25 | “Campo Oeste” | | Delimitación del área de estudio e Identificación visual de las franjas del intermareal |
| Octubre 26 | “Campo Oeste” | -3/14:26 | Registro Fotográfico los tres transectos de la franja superior. |
| Octubre 27 | “Campo Oeste” | -18/15:30 | Registro fotográfico de dos transectos en la franja media. |

| | | | |
|------------|---------------|-----------|--|
| Octubre 28 | “Campo Oeste” | -26/16:00 | Registro fotográfico de dos transectos en la franja inferior. |
| Octubre 29 | “Campo Oeste” | -26/16:49 | Registro de los puntos y datos de la pendiente entre transectos. |

El muestreo se diseñó con la intención de obtener la mayor información posible teniendo en cuenta las limitaciones temporales propias de ciclo de marea. De esta manera se implementó una adaptación de lo que Andrew y Mapstone (1987) denominan “Muestreo aleatorio simple estratificado”, que para esta investigación consistió en trazar 7 transectos de 80 m de longitud paralelas a la línea de costa y que se distribuyeron de la siguiente forma: tres para la franja superior, dos para la franja media y dos para la franja inferior (figura 2a). En total se colocaron 53 cuadrantes de 2500 cm² cada uno, intercalados entre los transectos cada 5 metros de tal forma que cada transecto quedara de la siguiente manera: franja superior y media: 8 cuadrantes por transecto separados 10 metros entre sí; franja inferior: debido a lo accidentado de la franja, se fijó un transecto de 8 cuadrantes y otro transecto de 4 cuadrantes, separados 10 metros entre sí (figura 2b). La subdivisión de franjas (figura 2a) se determinó visualmente con base a las características descritas por Stephenson y Stephenson (1972).

a)



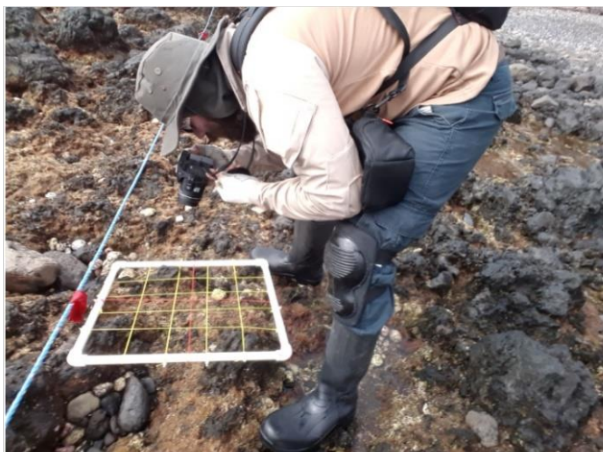
b)



Figura 2. a) Esquema de transectos para el muestreo en el intermareal rocoso del campamento pesquero "Campo Oeste" en Isla Guadalupe, México. En color se muestra la división por Franjas del intermareal; b) En las filas se muestran los Transectos y en las columnas el número del cuadrante

Se utilizó el método de fotografiado (Littler 1980; Drummond y Connel 2005), para lo cual una sola persona se encargó de tomar fotografías con una cámara Nikon CoolPix P610 v1.1 con la finalidad de evitar sesgos en el proceso de toma de imágenes. Las imágenes fueron de 4608 x 3456 pixeles, 300 ppp de resolución horizontal y vertical, con apertura máxima 3.4 y una distancia focal de 4mm (figura 3).

3a



3b

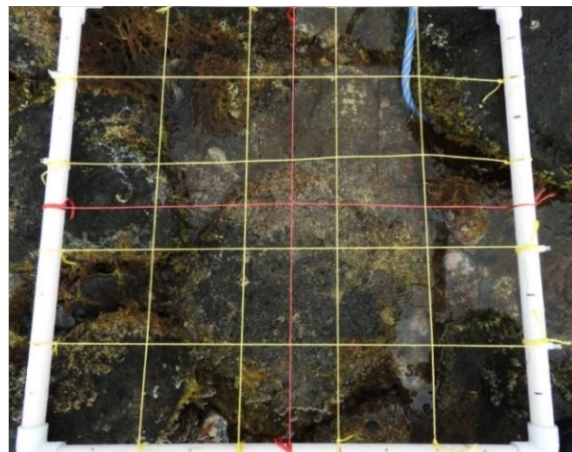


Figura 3. Fotografía de cuadrantes en el campamento pesquero “Campo Oeste”, Isla Guadalupe. a) Fotografía del cuadrante de 2500 cm², b) Estructura y división de subcuadrantes (líneas rojas).

El registro de imágenes fue el siguiente: A cada cuadrante se le tomaron varias fotografías, una panorámica que abarco toda la superficie de 2500 cm² (figura 4), 4 imágenes más, que corresponden a cada uno de los 4 subcuadrantes de 625 cm². A cada fotografía se le asignó una clave única o “ID” la cual identifica el transecto, franja, cuadrante y subcuadrante al que pertenece, por ejemplo: imagen U2Q10.3: es la imagen que pertenece a la Franja Superior, transecto 2 (transecto intermedio de la franja superior), al cuadrante 10 (a 50 m del origen del transecto) y al subcuadrante 3 (cuadro inferior izquierdo).

Además de lo anterior, en cada cuadrante también se fotografió las superficies laterales e inferior de las rocas (figura 4), así como la superficie del sustrato rocoso donde descansan las rocas, por ejemplo: en el mismo cuadrante mencionado anteriormente, pero fotografía

6 (U2Q10.6) se refiere al cuadrante que se encuentra en la Franja Superior, transecto 2, cuadrante 10 y es la fotografía lateral del subcuadrante 1. Se procedió de esta forma para obtener la mayor cantidad de información de la comunidad bentónica. debido a la gran heterogeneidad ambiental del intermareal.

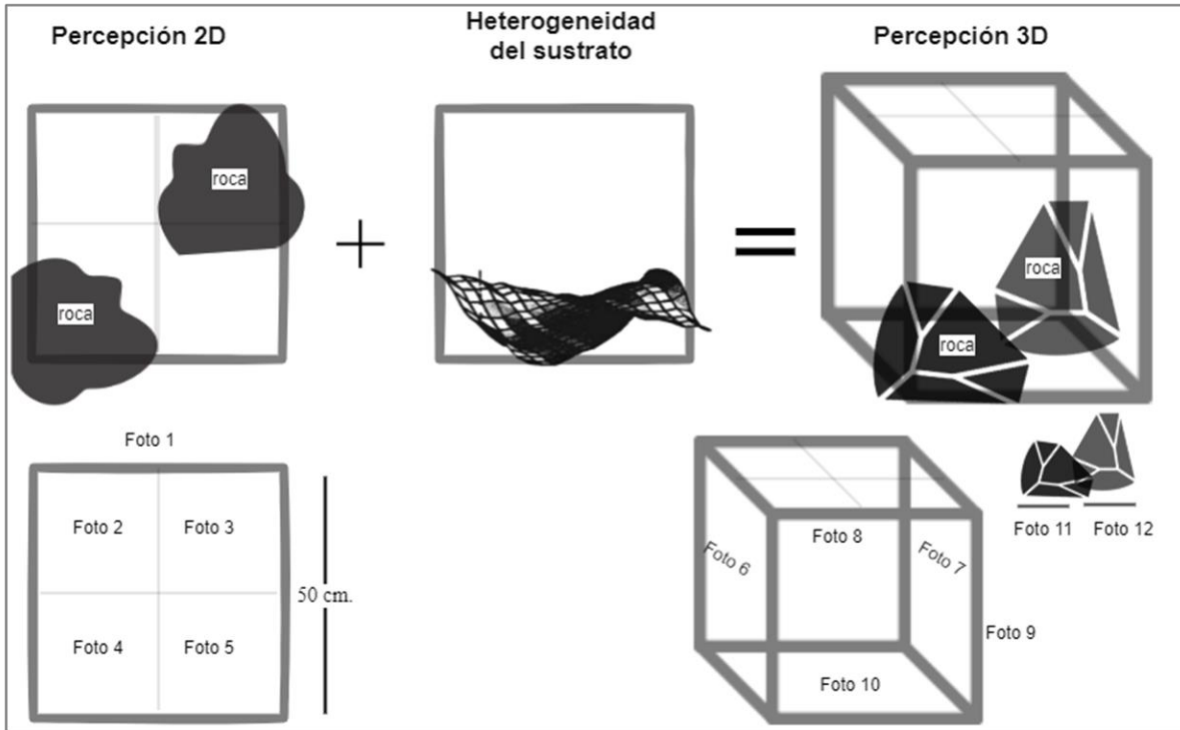


Figura 4. Esquema de fotografiado de cuadrantes. Se muestran las diferencias en la percepción del método de fotografiado. En el presente estudio se considera percepción 3D a la unión del método "convencional" o Percepción 2D, más las fotografías complementarias necesarias para contemplar la heterogeneidad del sustrato.

Características del sustrato *in situ*

Para cada transecto se delimitó *a priori* la longitud lineal de 80 m y posteriormente se midió con una cadena graduada con eslabones de 2 cm la misma longitud del transecto intentando seguir el contorno natural de la plataforma para obtener la distancia superficial del sustrato (longitud de cadena). Al cociente de la longitud lineal y la longitud de cadena se le considera una medida de la heterogeneidad del sustrato o rugosidad (RUGOSITY) (Luckhurst y Luckhurst 1978).

En el inicio y al final de cada transecto (long. 0 m. y long 80 m.) se midió la distancia entre cada transecto de forma perpendicular con el fin de determinar el ángulo existente entre transectos en ese punto (SLOPE), para el cual se usó un Distanciómetro Laser marca Bosch modelo Blaze Pro GLM165-40. Basado en el Teorema de Pitágoras, con la distancia lineal y el ángulo entre transectos, se obtuvo la variable “Altura sobre el Nivel Medio del Mar” (H_MSL).

Análisis de datos

Análisis de imágenes

Se analizaron en total 625 imágenes, cada una de 4608 x 3456 pixeles, 300 ppp de resolución horizontal y vertical, apertura máxima 3.4 y distancia focal de 4mm. Las imágenes digitales se archivaron en formato JPG y se analizaron con los programas Adobe Photoshop versión 15.0 y Corel Photo-PaintX8 para facilitar la identificación de especies y su conteo.

Identificación de especies

Al considerar la naturaleza de este estudio (línea base) y la importancia de generar el primer censo de especies en un Área Natural Protegida con alto grado de endemismo como lo es Isla Guadalupe (Oberbauer, 2006), se determinó identificar a nivel de especie, como la

unidad biológica de estudio con base a Dethier (2002); en los casos en que la resolución de la imagen no permitía discernir entre las especies, estas se registraron a nivel de género agregando el subfijo sp1, sp2....spn para diferenciarlas.

Para la identificación de las especies en cada imagen, se contó con un registro fotográfico de campañas anteriores (Bedolla-Guzmán et al., 2011); Álvarez, 2019), además de literatura especializada: Anthozoa (Ricketts *et al.*, 1968); Polychaeta (Hartman, 1969); Gastropoda (McLean, 1978; Keen, 1971, Abbott 1974); Polyplacophora (McLean 1978); Bivalvia (McLean 1978, Keen 1971); Ophistobranquia (Behrens 1991, Behrens y Hermsillo 2005); Crustacea (Garth 1958, Haig 1960, Rathbun, 1918, 1930); y Echinodermata (Caso 1948, Caso 1971, Caso 1979, Caso *et al.*, 1994).

Registro de variables dentro de cuadrantes

Al identificar y cuantificar el número de organismos por especie, también se registraron algunas variables que se pudieron reconocer en las fotografías dentro de los cuadrantes. De acuerdo con esto, para los cuadrantes que mostraban presencia de algas, por lo menos en un subcuadrante, se le registró como “presencia de vegetación” (V); si el cuadrante se presentó sobre un sustrato susceptibles al movimiento por efecto del oleaje, se le registró como “sustrato móvil” (M); si el cuadrante se encontró dentro de una “poza” de marea (P) y finalmente si el cuadrante estaba sobre una “roca” (R) (figura 5a-5d).

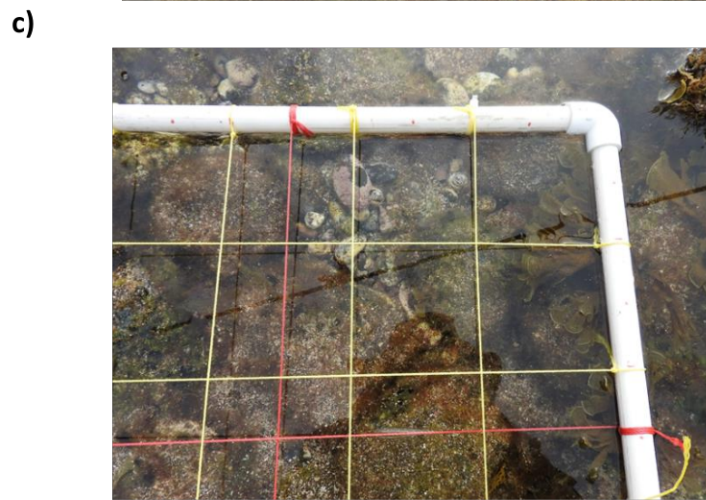
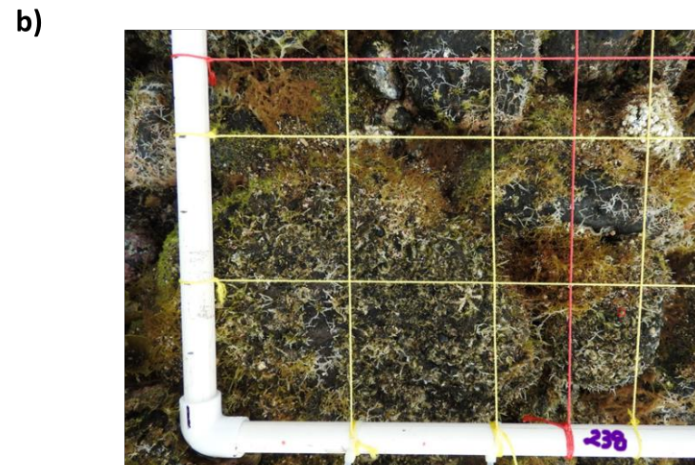
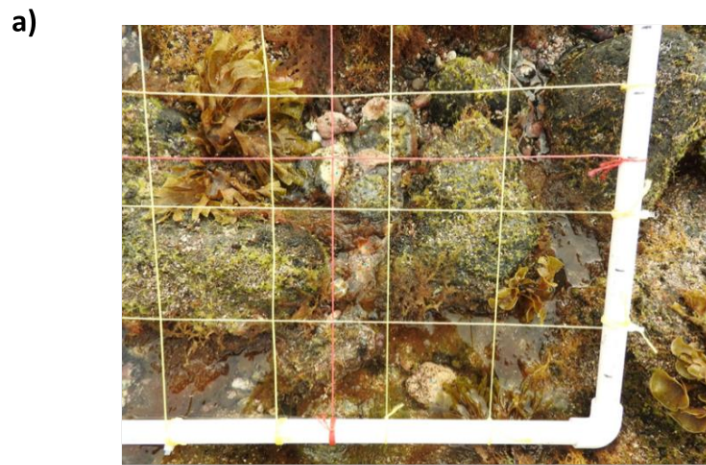


Figura 5. Características de variables ambientales en los cuadrantes: a) Cuadrante con Vegetación (V), b) Cuadrante con Sustrato móvil (M), c) cuadrante en poza de marea (P) y d) cuadrante en roca (R).

Descriptores ecológicos

Para monitorear el efecto de las variables ambientales sobre la comunidad es necesario contar con información de la diversidad biológica en la comunidad usualmente llamada “diversidad alfa”. “La diversidad beta” indica la magnitud de cambio en la composición de las comunidades o el grado de diferenciación entre comunidades en relación con un gradiente ambiental y de igual manera, pero a nivel regional la “diversidad gamma” (Moreno, 2001).

Medir la abundancia relativa de cada especie permite identificar aquellas especies que por su escasa representatividad en la comunidad son más sensibles a las perturbaciones ambientales. Además, identificar un cambio en la diversidad, ya sea en el número de especies, en la distribución de la abundancia de las especies o en la dominancia, ayuda a dilucidar procesos que están ocurriendo en la comunidad (Magurran, 1988).

Entonces, para obtener parámetros completos de la diversidad de especies en un hábitat, es recomendable cuantificar el número de especies y su representatividad. Para obtener dichas aproximaciones, en el presente estudio se consideró la diversidad alfa o riqueza de especies como la totalidad de especies del macrobentos registradas en el muestreo.

El Índice de Shannon (H') indica el grado en promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar dentro de la comunidad, por lo cual se toma como una medida uniformidad de los valores de abundancia de todas las especies (Magurran, 2004) y se calculó de la siguiente manera:

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

Donde “ S ” es el número de especies registradas en el muestreo, “ p_i ” representa la proporción de la abundancia relativa de cada especie “ i ” en relación con la abundancia de todas las especies detectadas en el muestreo.

En este índice el valor mínimo puede aproximarse al cero cuando hay una sola especie y al logaritmo de “ S ”, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988).

Análisis de datos.

Para llevar a cabo los análisis estadísticos se generaron dos matrices de datos de escala nominal: 1) las abundancias de organismos de cada una de las especies registradas por cuadrante y, 2) una matriz con las variables por transecto (pendiente, H_MSL, Rugosidad) y de las variables por cuadrante (vegetación, sustrato móvil, poza de marea y rocas).

Se comprobó la ausencia de normalidad en la distribución de los datos de abundancia, riqueza y de diversidad (H'). Para garantizar que las estimaciones sean imparciales, se seleccionaron al azar 80 % (44) de los cuadrantes analizados que se distribuyeron de la siguiente manera: 9 cuadrantes para la franja inferior, 14 para la franja media y 21 para la franja superior.

Para determinar la existencia de diferencias entre franjas, en la abundancia, riqueza y la diversidad (H'), éstas se contrastaron por pares utilizando el estadístico No Paramétrico de Wilcoxon, suma de rangos para muestras independientes (Wilcoxon y Wilcoxon, 1963).

En esta prueba, para comparar las medias entre dos grupos, la decisión se basa en utilizar valores jerarquizados en lugar de los valores numéricos con la finalidad de obtener las diferencias entre pares a contrastar (Wilcoxon, 1945).

En consecuencia, se le denomina valores calculados a la sumatoria de los valores jerarquizados de cada método de muestreo y estos se comparan con los valores de tablas o valores críticos. Los valores críticos de tablas se obtienen con base en el número de observaciones de cada variable a comprar (n, m) y la probabilidad ($1-\alpha = 0.95$), de esta

manera se tiene T_{Low} para el límite inferior y T_{Up} para el límite superior (Wilcoxon y Wilcox, 1970). El límite inferior de la sumatoria de la muestra con los valores menores estará determinado por T_L y el límite superior para la muestra con los valores mayores por T_U , si alguno de los valores calculados cae fuera de este intervalo indicaría que las diferencias son significativas.

Se utilizó el método de agrupamiento denominado Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) basado en matrices de disimilitud de Bray-Curtis con valores jerarquizados con la finalidad de reducir, sin gran pérdida de información, el número total de dimensiones (Palacio et al., 2020), con la intención de ilustrar los patrones que se pudieran generar y facilitar la interpretación de la relación entre las densidades de las especies que conforman la comunidad bentónica.

Básicamente el nMDS representa en un espacio geométrico de pocas dimensiones a las proximidades existentes entre un conjunto de datos (Rivas y Martínez, 1991). El resultado de la reducción de dimensiones es contrastado con la medida de disimilitud original y se representa con una medida de Bondad de Ajuste (Stress). Finalmente, en el gráfico resultante se pueden relacionar los ejes de dicha ordenación con distintas variables ambientales para determinar de manera indirecta el efecto de estas sobre la matriz de sitios por especie (Clarke, 1993).

Se calculó el índice de correlación de Spearman para validar estadísticamente los patrones de asociación de abundancia de especies y variables ambientales, observados en el nMDS. El índice de correlación de Spearman es la alternativa No Paramétrica al coeficiente de correlación de Pearson y la diferencia consiste en que se basa en datos jerarquizados en lugar de datos crudos. El coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman se calcula con la siguiente ecuación.

$$r_s = \frac{Cov_{RA, RB}}{SD_{RA} \times SD_{RB}}$$

Donde; r_s es el coeficiente de correlación de Spearman, $Cov_{RA,RB}$ es la covarianza de los valores jerarquizados de A y B y SD_{RA} y SD_{RB} son las desviaciones estándar de los valores jerarquizados de A y B, respectivamente.

El resultado expresa el producto de la covarianza de las dos variables dividida entre el producto de sus desviaciones estándar en una medida de la correlación (lineal) entre dos variables; A y B, dando un valor entre +1 y -1, en el cual 1 indica una relación lineal directa, -1 indica una correlación lineal inversa y cero indica que no hay relación lineal.

Para determinar si este coeficiente es significativo se realiza una prueba de hipótesis:

$$H_0: r_s = 0 \quad \text{ó} \quad H_a: r_s \neq 0$$

Para aceptar o rechazar la hipótesis nula, los valores del coeficiente de correlación de Spearman calculados se contrastan con los valores críticos de tablas, considerando los grados de libertad de acuerdo a las observaciones ($df = n-1$) y el α (95%) de confianza (Santamaría-del-Ángel et al., 2012). Finalmente, si $r_{\text{calculado}}$ es mayor a r_{critico} , H_0 es rechazada y es estadísticamente significativo, pero si $r_{\text{calculado}}$ es menor a r_{critico} , entonces H_0 no se puede rechazar y las diferencias no son estadísticamente significativas.

Resultados

Caracterización ecológica de la macrofauna del intermareal rocoso.

En el presente estudio se encontró que la macrofauna bentónica del intermareal rocoso del Campamento Pesquero “Campo Oeste” en Isla Guadalupe está compuesta por 7 grupos taxonómicos y se cuantificaron un total de 6168 organismos en un área de 4800 m². Se identificaron 31 especies diferentes y una diversidad de Shannon de 0.7 en los cuadrantes seleccionados. Los grupos taxonómicos se distribuyeron en orden de dominancia de la siguiente manera: Moluscos: 3326 organismos pertenecientes a 17 especies; Anélidos: 1568 organismos distribuidos en dos especies; Cnidarios: 961 organismos correspondientes a 3 especies, Poríferos: 143 organismos de tres especies; Artrópodos: 112 organismos referidos a 5 especies; Cordados: 51 organismos de una especie; y Equinodermos: 7 organismos relacionadas a dos especies. (tabla 2).

Tabla 2. Abundancias, Riqueza y Diversidad de especies registradas en el estudio. Se muestran datos por Transectos (T1, T2 y T3) y por Franja (Franja Inferior, Media y Superior).

| TAXON | T1 | T2 | FRANJA INFERIOR | T1 | T2 | FRANJA MEDIA | T1 | T2 | T3 | FRANJA SUPERIOR | TOTAL |
|-------------------|------|------|-----------------|------|-----|--------------|----|----|----|-----------------|-------------|
| CORDADOS | 4 | 24 | 28 | 6 | 17 | 23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 51 |
| CNIDARIOS | 209 | 503 | 712 | 123 | 75 | 198 | 51 | 0 | 0 | 51 | 961 |
| ANÉLIDOS | 204 | 892 | 1096 | 355 | 117 | 472 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1568 |
| ARTRÓPODOS | 8 | 4 | 12 | 50 | 31 | 81 | 19 | 0 | 0 | 19 | 112 |
| MOLUSCOS | 1284 | 737 | 2021 | 1077 | 146 | 1223 | 10 | 58 | 14 | 82 | 3326 |
| EQUINODERMOS | 3 | 2 | 5 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 |
| PORÍFEROS | 33 | 64 | 97 | 33 | 13 | 46 | 0 | 0 | 0 | 0 | 143 |
| Total | 1745 | 2226 | 3971 | 1646 | 399 | 2045 | 80 | 58 | 14 | 152 | 6168 |
| Riqueza | | | 24 | | | 15 | | | | 10 | 31 |
| Diversidad | | | 0.67 | | | 0.79 | | | | 0.7 | 0.7 |

De los moluscos, la especie *Thylacodes squamigerus* fue la especie más abundante del muestreo, con 3,100 organismos. Los Moluscos representan la mitad de los organismos

registrados (53.9%) seguido por Anélidos (25.4%) y Cnidarios (15%), mientras que los grupos estantes en conjunto representan el 5% (figura 6).

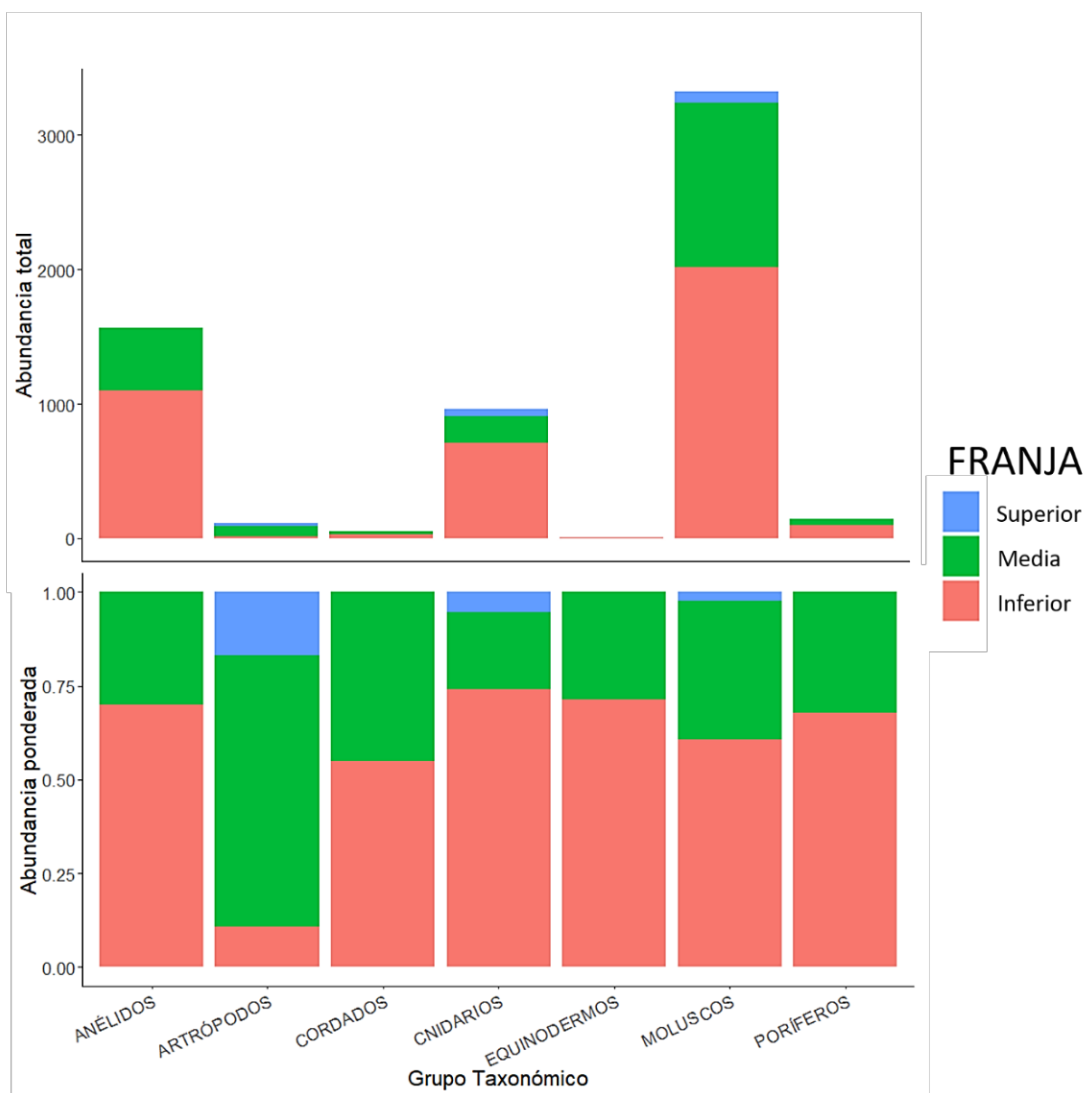


Figura 6. Distribución de las abundancias por grupo taxonómico en las franjas del intermareal rocoso.

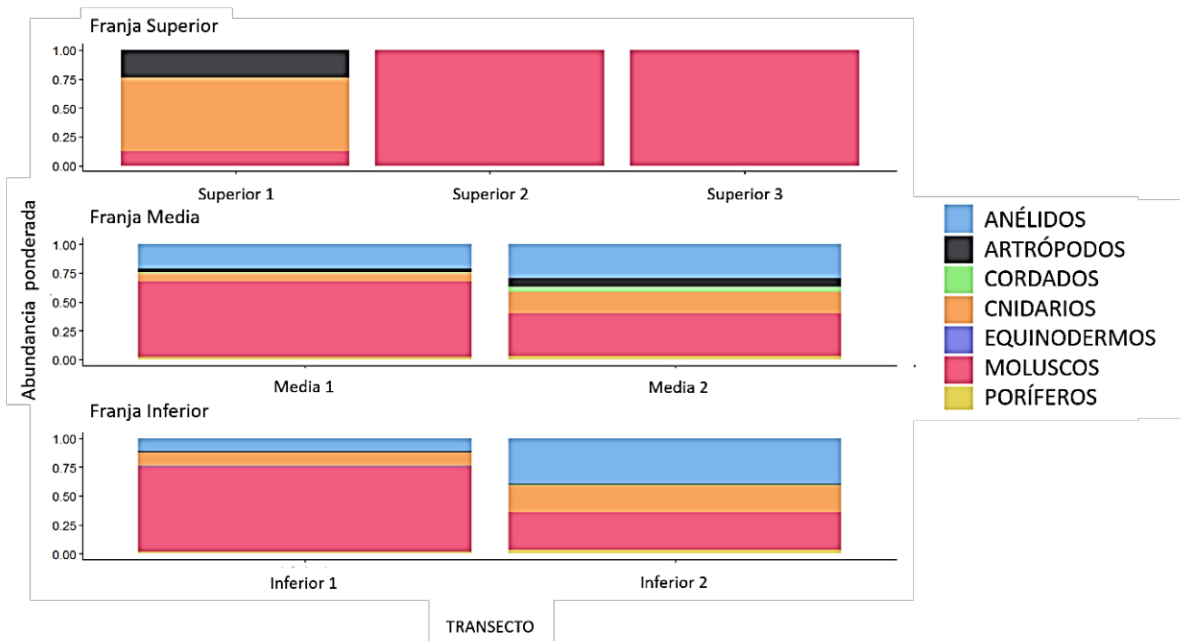


Figura 7. Abundancias ponderadas de los principales taxones observados por franja y por transecto en el intermareal rocoso en Isla Guadalupe.

Zonación vertical de la macrofauna bentónica

Franja Inferior

A lo largo del gradiente vertical, la distribución de la macrofauna del intermareal rocoso fue la siguiente. La franja inferior, la más cercana al ambiente marino, fue la que presentó mayores abundancias con 3971 organismos pertenecientes a los 7 principales taxones registrados en el estudio. Moluscos, Anélidos y Cnidarios fueron los grupos más abundantes, además se registró 24 especies y un índice de diversidad de 0.67 (tabla 2, figura 7).

En la Franja Inferior se registraron las mayores abundancias para todos los taxones, con excepción de los artrópodos que fueron más abundantes en la franja media.

Franja Media

En la franja media se registraron 2045 organismos pertenecientes a 15 especies en los 7 principales grupos taxonómicos identificados en el estudio. En esta franja se registró el mayor índice de diversidad por cuadrante: 1.5 (figura 8) y por franja: 0.79 (tabla 2).

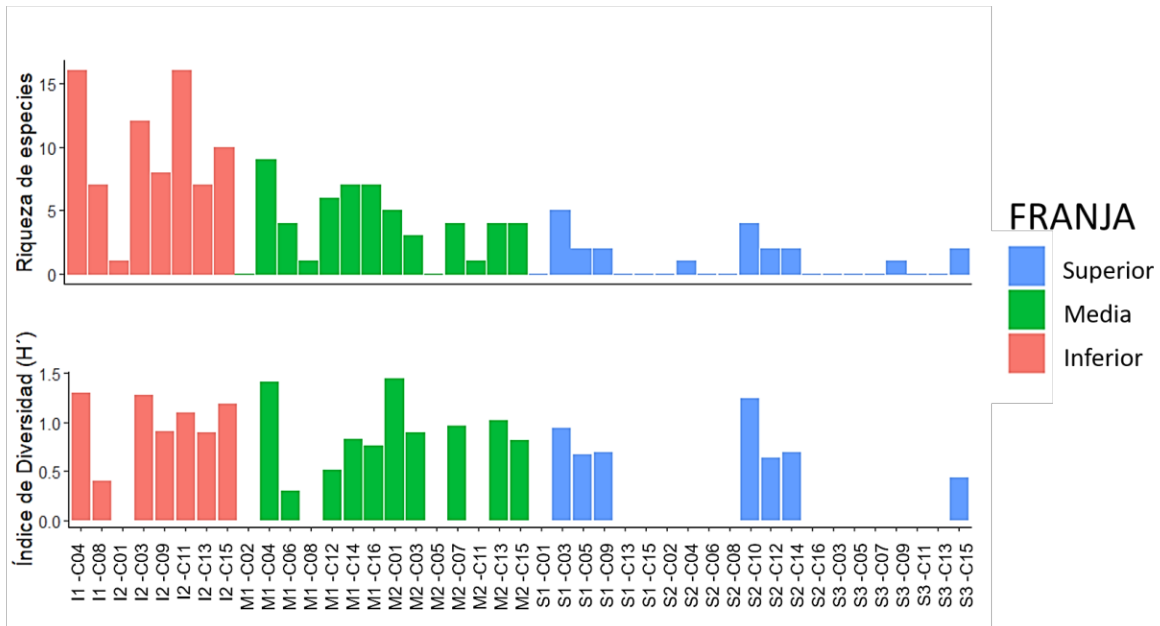


Figura 8. Riqueza e Índice de Diversidad de Shannon por cuadrante. En color se muestra la división por franjas del intermareal.

Franja Superior

Finalmente, en la franja superior se registraron 152 organismos de 10 especies y referidos en 3 de los 7 grupos taxonómicos: Moluscos, Cnidarios y Artrópodos respectivamente además del índice de Diversidad por franja: 0.7 (tabla 2).

Análisis entre franjas del intermareal

Composición taxonómica por franja.

En los dos transectos de la franja inferior (Inferior 1 e Inferior 2) y en el transecto 1 de la franja media (Media 1) se registraron los 7 grupos taxonómicos, mientras que en el transecto 2 de la franja media (Media 2) no se registró Equinodermos. (figura 7).

En el transecto 1 de la franja superior (Superior 1) se registraron Cnidarios, Artrópodos y Moluscos y finalmente en los transectos 2 y 3 de la franja superior (Superior 2 y Superior 3) solo se registraron Moluscos (figura 7).

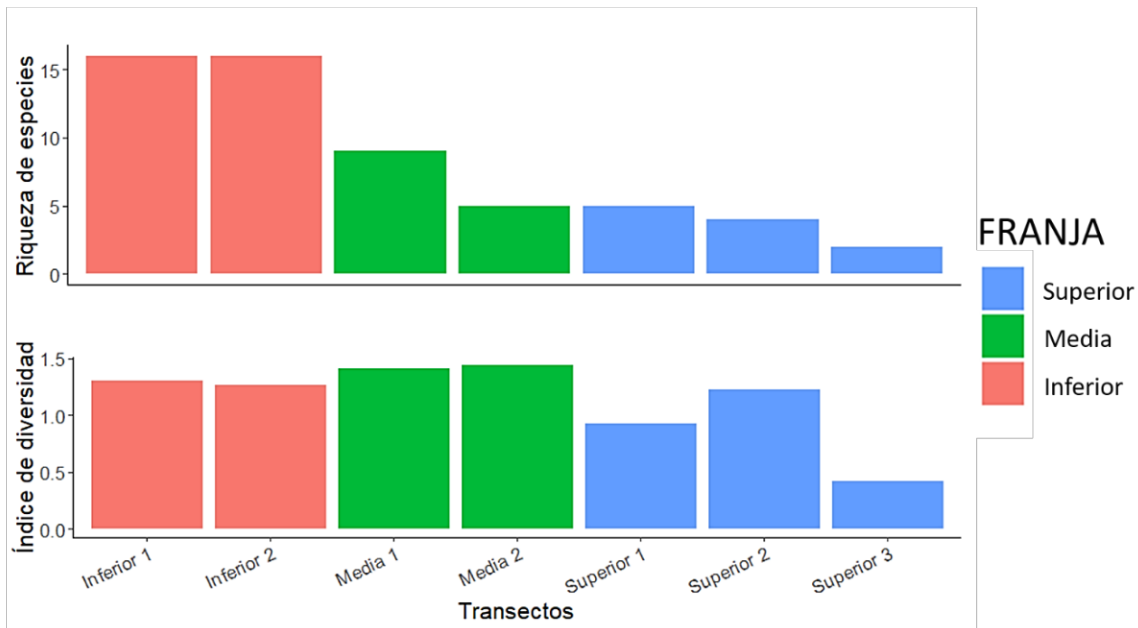


Figura 9. Valores de Riqueza de especies y Diversidad (H') por franja del intermareal

En referencia a la abundancia total y riqueza de especies, en el transecto 1 y 2 de la franja inferior se registraron los valores más altos por cuadrante, seguidos del transecto 1 de la franja media. A partir del transecto 1 de la franja media hasta el transecto 3 de la franja superior los valores de abundancia total, riqueza y diversidad disminuyeron hacia el ambiente terrestre (tabla 2, figura 9).

Con respecto a la Riqueza de especies y Diversidad (H) por cuadrante y por franja, los valores más altos se registraron en la franja Inferior (figura 8 y 9 respectivamente).

Distribución de las especies por franjas.

Los organismos que solo se registraron en la franja inferior fueron los siguientes: *Lepidozona* sp. (Molusco-Gastropoda), *Ophionereis annulata* (Equinodermo-Ophiuroidea), *Semibalanus cariosus* (Artrópodo-Crustacea), *Fissurella volcano* (Molusco-Gastropoda), *Haliotis* sp (Molusco-Gastropoda), Nudibranchios (Molusco-Gastropoda), *Chthamalus* sp (Artrópodo-Crustacea) y moluscos: Trochidae (tabla 3).

Organismos que únicamente se registraron en la franja media fueron: *Zoanthus* sp (Cnidario-Anthozoa), *Lottia digitalis* (Molusco-Gastropoda), *Ophioderma* sp (Equinodermo-Ophiuroidea) y los organismos registrados únicamente en la franja superior: *Acanthina* sp (Molusco-Gastropoda), *Pagurus* sp (Artrópodo-Decapoda) y *Anthopleura* sp (Cnidario-Anthozoa) (tabla 3).

Algunos organismos se registraron en las tres franjas del intermareal, tal es el caso de los moluscos: *Lottia scabra*, *Lottia limatula*, *Littorina keenae*, *Littorina plena* y el crustáceo cirrípedo *Tetraclita* sp. Esto se debió a que los cuadrantes en que se registraron se localizaban sobre una roca o en sustrato que sobre sale del nivel medio del mar, lo cual ocasionó que las características propias del sitio se semejaran más a las propias de la franja superior. La misma situación sucedió para el caso particular del molusco *Chlorostoma* sp, que se registró en la franja superior e inferior (tabla 3).

Tabla 3. Abundancia de especies identificadas en el Intermareal Rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” de Isla Guadalupe, México. Se presenta en escala de grises la afinidad de los organismos por las franjas según sus abundancias.

| TAXON | ESPECIES | ---- FRANJA ---- | | |
|-------------|-------------------------------|------------------|-------|----------|
| | | INFERIOR | MEDIA | SUPERIOR |
| MOLUSCO | Trochidae | 1 | 0 | 0 |
| ARTRÓPODO | <i>Chthamalus</i> sp | 2 | 0 | 0 |
| MOLUSCO | <i>Nudibranchia</i> | 2 | 0 | 0 |
| MOLUSCO | <i>Haliotis</i> sp | 2 | 0 | 0 |
| MOLUSCO | <i>Fissurella volcano</i> | 3 | 0 | 0 |
| ARTRÓPODO | <i>Semibalanus cariosus</i> | 4 | 0 | 0 |
| EQUINODERMO | <i>Ophionereis annulata</i> | 5 | 0 | 0 |
| MOLUSCO | <i>Lepidozona</i> sp | 10 | 0 | 0 |
| CNIDARIO | <i>Anthozoa</i> sp | 712 | 197 | 0 |
| ANÉLIDO | <i>Paradexiospira vitrea</i> | 778 | 181 | 0 |
| ANÉLIDO | <i>Spirorbis bifurcatus</i> | 318 | 291 | 0 |
| MOLUSCO | <i>Thylacodes squamigerus</i> | 1971 | 1129 | 0 |
| PORÍFERO | esponja sp2 | 21 | 5 | 0 |
| PORÍFERO | esponja sp3 | 45 | 10 | 0 |
| CORDADO | <i>Botrylloides</i> sp | 28 | 23 | 0 |
| PORÍFERO | esponja sp1 | 31 | 31 | 0 |
| MOLUSCO | <i>Fissurella</i> sp | 3 | 8 | 0 |
| MOLUSCO | <i>Lottia gigantea</i> | 1 | 5 | 0 |
| CNIDARIO | <i>Zoanthus</i> sp | 0 | 1 | 0 |
| MOLUSCO | <i>Lottia digitalis</i> | 0 | 2 | 0 |
| EQUINODERMO | <i>Ophioderma</i> sp | 0 | 2 | 0 |
| ARTRÓPODO | <i>Isopodo</i> | 0 | 1 | 13 |
| MOLUSCO | <i>Acanthina</i> sp | 0 | 0 | 1 |
| ARTRÓPODO | <i>Pagurus</i> sp | 0 | 0 | 4 |
| CNIDARIO | <i>Anthopleura</i> sp | 0 | 0 | 51 |
| ARTRÓPODO | <i>Tetraclita</i> sp | 6 | 80 | 2 |
| MOLUSCO | <i>Lottia scabra</i> | 1 | 16 | 4 |
| MOLUSCO | <i>Lottia limatula</i> | 2 | 43 | 13 |
| MOLUSCO | <i>Littorina plena.</i> | 3 | 14 | 13 |
| MOLUSCO | <i>Littorina keenae.</i> | 14 | 6 | 38 |
| MOLUSCO | <i>Chlorostoma</i> sp | 8 | 0 | 13 |

Ecología descriptiva de la comunidad bentónica del intermareal

En la prueba estadística no paramétrica de Wilcoxon para comparar las abundancias, la riqueza y el Índice de Diversidad entre franjas, se encontraron diferencias significativas para todos los casos (tabla 4).

Tabla 4. Prueba estadística Wilcoxon Rank Sum Test para evaluar diferencias entre franjas del intermareal rocoso en Abundancia, riqueza y diversidad (H'). Se indican el número cuadrantes analizados (n), el estadístico T calculado (TLcal, TUcal), y los valores críticos (TL y TU). La última columna indica si la decisión fue de igualdad o diferencia. (Wilcoxon 1945; Wilcoxon y Wilcoxon 1963) utilizando los valores críticos (TL, TU) en (Wilcoxon et al., 1970). Se indica en negritas las variables cuya diferencia fue significativa.

| Variable | n | | | Valor calculado | | Valor critico | | Diferencia |
|-------------------------------------|----------|-------|----------|-----------------|-------|---------------|-----|------------|
| | Inferior | Media | Superior | TLcal | TUcal | TL | TU | |
| ABUNDANCIAS | 8 | 14 | | 125.5 | 127.5 | 67 | 117 | ≠ |
| | | 14 | 21 | 271.5 | 358.5 | 202 | 302 | ≠ |
| | 8 | | 21 | 195.5 | 239.5 | 85 | 155 | ≠ |
| RIQUEZA | 8 | 14 | | 121 | 132 | 67 | 117 | ≠ |
| | | 14 | 21 | 285 | 344 | 202 | 302 | ≠ |
| | 8 | | 21 | 196 | 239 | 85 | 155 | ≠ |
| ÍNDICE DE DIVERSIDAD (H') | 8 | 14 | | 111 | 142 | 67 | 117 | ≠ |
| | | 14 | 21 | 310 | 320 | 202 | 302 | ≠ |
| | 8 | | 21 | 177 | 258 | 85 | 155 | ≠ |

El análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) de datos normalizados (0-1) con dos dimensiones (ajuste = 0.13) muestra visualmente diferencias entre la franja superior y la franja inferior además de la presencia de la franja media entre ambas franjas (figura 10).

El porcentaje total de varianza acumulada de los dos primeros componentes fue 33% y en total los siete primeros componentes explicaron el 73%.

De acuerdo al nMDS, la franja inferior se muestra en los valores negativos sobre el eje 1 y positivos sobre el eje 2, con excepción de los cuadrantes 2 y 5. Estos cuadrantes tienen en

similitud la presencia dominante de los organismos *Thylacodes squamigerus*, *Anthozoa* sp y *Spirobis bifurcatus* (organismos que se distribuyen ampliamente en la franja inferior y media; tabla 3).

La franja media se encuentra representada por la porción media del grafico con algunas excepciones. Los cuadrantes 13 y 17 (fig. 10) se muestran entre la zona de la franja inferior y coinciden en la presencia de los organismos más abundantes registrados en el muestreo y de amplia distribución en la franja media y baja (*Thylacodes squamigerus*, *Anthozoa* sp y *Spirobis bifurcatus*). En estos cuadrantes se registraron altos valores de abundancia además de que se presentaron sobre pozas de marea, es decir, que se encuentran sumergidos la mayor parte del tiempo, características propias de las de la franja inferior.

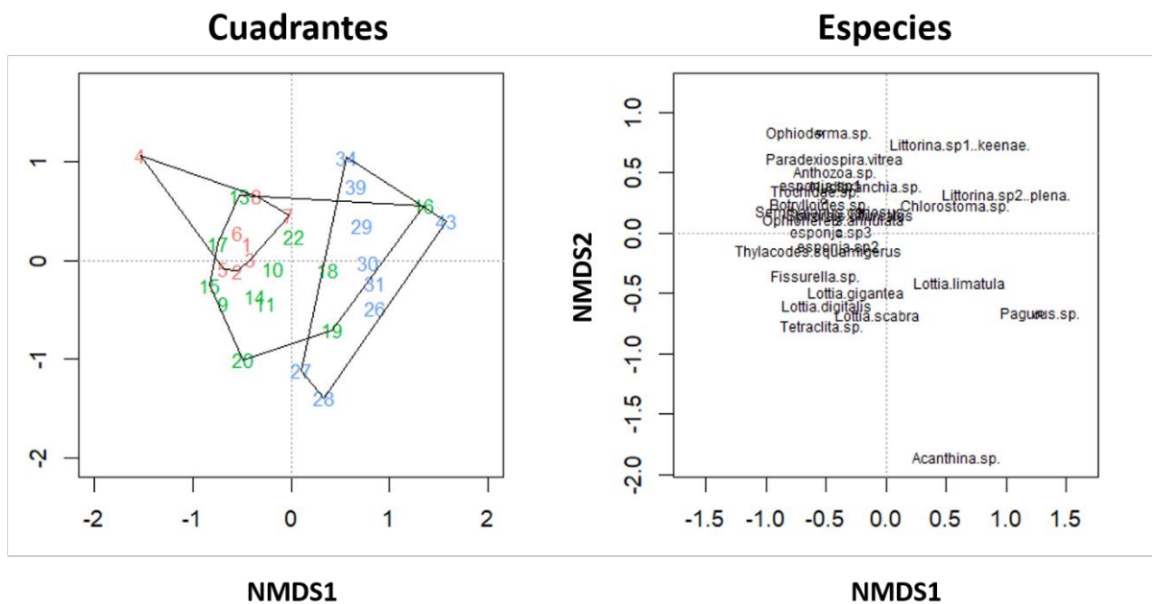


Figura 10. Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) de los cuadrantes en el intermareal rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” en Isla Guadalupe. En número se indica el orden de los cuadrantes y en color la franja a la que pertenecen: rojo para la franja inferior, verde para la franja media y azul para la franja superior.

En cuanto a la franja superior, esta se separó completamente de la franja inferior, para el caso específico de los cuadrantes de la franja media: 16, 18 y 19 se presentaron sobre rocas (figura 11). Es posible que esta variable ocasionara que la diversidad, la riqueza y la abundancia de los organismos fuesen bajas y semejantes a las registradas a la franja superior (ANEXO 1).

En particular, el cuadrante 22 de la franja media muestra una pequeña tendencia hacia la franja superior ya que registró baja abundancia de *Thylacodes squamigerus* a diferencia de los cuadrantes característicos de la franja media. También se registró *Lottia limatula*, organismo que se distribuye en las ambas franjas, pero con tendencias a la franja superior (tabla 3).

Aquellos cuadrantes más alejados en el espacio reducido (nMDS), son los de menor similitud, por ejemplo, el cuadrante 4 (franja inferior) que solo registró 1 especie/organismo *Lepidozona* sp; en el cuadrante 28 (franja media) solo 2 especies/organismos: *Acanthina* sp Y *Lottia scabra* y el cuadrante 43 (franja superior) una *Littorina* sp (ANEXO 1).

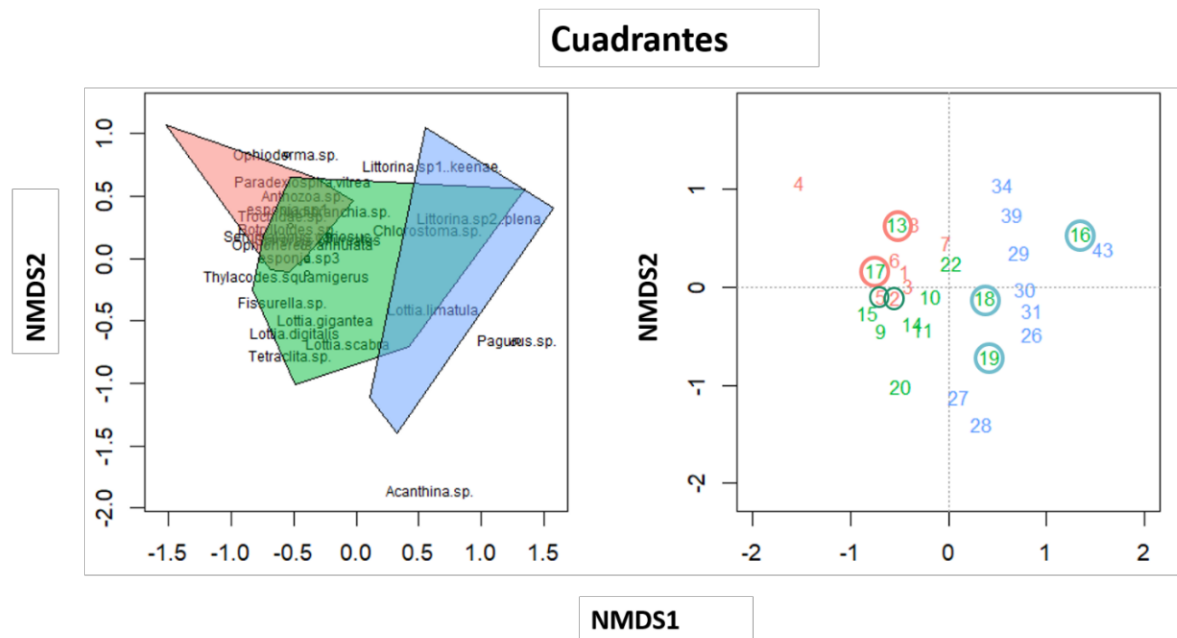


Figura 11. Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) de los cuadrantes en el intermareal rocoso del campamento pesquero “Campo Oeste” en Isla Guadalupe. Se muestran encerrados los cuadrantes que presentan características ambientales propias a las de otra franja (color del círculo).

Efecto de las variables ambientales en la estructura de la comunidad bentónica del intermareal rocoso.

Con base en los patrones observados en el Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico, los análisis de correlación de Spearman que asocian las abundancias de organismo con las características del sustrato por cuadrante, esto es: presencia de algas, poza de marea, presencia de rocas o sustrato móvil, además de las características de los transectos: rugosidad del sustrato, grados de inclinación y altura sobre el nivel medio del mar, se tiene una correlación significativa para las variables: presencia de algas ($r_s = 0.59$), grados de inclinación de la pendiente ($r_s = -0.74$) y altura del transecto sobre el nivel medio del mar ($r_s = -0.74$), (tabla 5).

Se encontró que la presencia de algas tiene una correlación positiva con el aumento en las densidades de la macrofauna y se representa en el nMDS en dirección de los valores negativos con respecto al eje 1, mientras que la altura sobre el nivel medio del mar y los grados de inclinación de la pendiente de los transectos mostraron correlación negativa; por lo que se muestran hacia los valores positivos con respecto al eje 1 (figura 12).

Tabla 5. Coeficiente de Correlación No Paramétrico de Spearman. Se muestran las variables ambientales asociadas con la abundancia de organismos, el tipo de correlación por variable y las diferencias significativas para: los grados de inclinación, la presencia de algas y altura sobre el nivel medio del mar.

| | df | r Spearman | decisión |
|--|-----------|-------------------|-----------------|
| 1) Grados de inclinación de la pendiente | 42 | -0.74 | Hay correlación |
| 2) Presencia de algas | 42 | 0.59 | Hay correlación |
| 3) Altura sobre el nivel medio del mar | 42 | -0.74 | Hay correlación |
| 4) Rugosidad | 42 | -0.15 | No correlación |
| 5) Sustrato móvil | 42 | -0.04 | No correlación |
| 6) Poza de marea | 42 | 0.12 | No correlación |

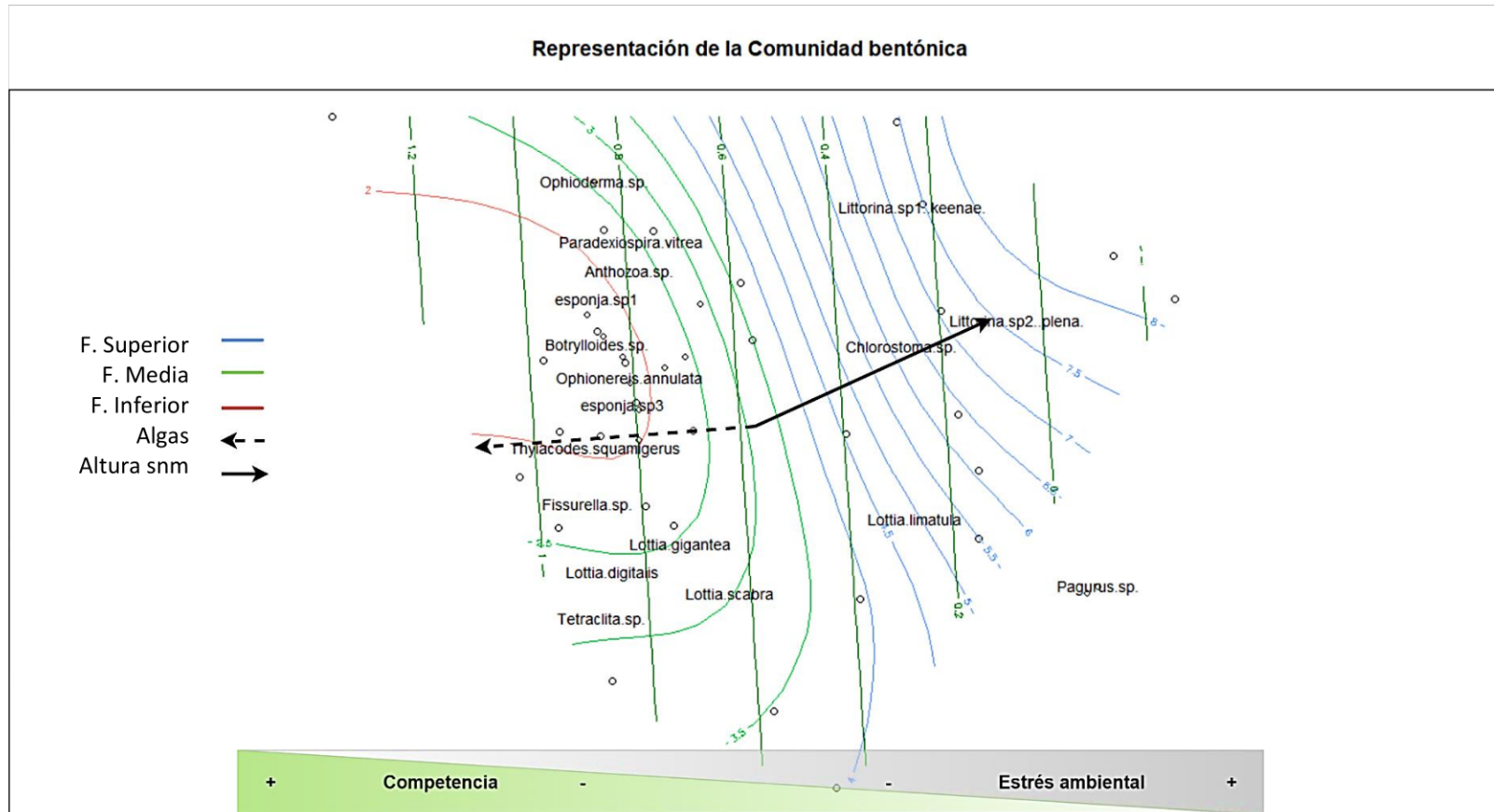
Representación de la macro fauna bentónica del intermareal rocoso.

La comunidad macrobentónica del intermareal rocoso y el efecto de las variables ambientales y ecológicas es representada en la figura 12, teniendo como base el gráfico de reducción de dimensiones del Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS). En este sentido, la distancia entre dos puntos en el espacio (atributos) está en función de su grado de (di)similitud referidos a las abundancias de especies, es decir, cuanto más semejantes sean, más próximos estarán en el espacio (Sánchez, 1984). (Figura 12).

En la figura se observa que las isocurvas muestran el aumento progresivo en los grados de inclinación de la pendiente mientras que en color se señala la división por franjas. Las isocurvas verticales en color verde oscuro muestran en “gradiente” la forma en la que se va registrando vegetación a través de los cuadrantes.

En referencia a los vectores, estos muestran la dirección y la intensidad de las variables que fueron significativas en la estructuración de la comunidad del intermareal (figura 12). De esta forma se observa con línea punteada el efecto de la vegetación y, en sentido opuesto, con línea continua, el efecto de la altura sobre el nivel medio del mar (figura 12). En la misma figura, en la parte inferior, se muestra la intensidad y dirección en que suceden los procesos generadores de estrés físico-ambiental (escala de grises) y biológico-ecológico (escala de verdes)

Figura 12. Representación de la comunidad bentónica del intermareal rocoso en Isla Guadalupe ("Campo Oeste"), basada en el Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (nMDS). Se muestran las variables que resultaron significativas sobre la distribución de la macro fauna del intermareal rocoso.



Discusión

Conocer la estructura y el funcionamiento de la comunidad de la macro fauna del intermareal rocoso para poder hacer predicciones ante algún escenario en particular, depende en gran medida del conocimiento que se tenga sobre las especies que la componen (Hernández et al., 2010). El amplio historial de estudios ecológicos en el intermareal rocoso ha generado un buen entendimiento sobre factores bióticos y abióticos que modifican la estructura de las comunidades (Benedetti-Cecchi, 2001).

Anteriormente la distribución, abundancia y diversidad de especies era atribuida a factores ambientales asociados a las fluctuaciones en los niveles de marea (Colman 1933; Doty 1946; Evans 1957; Farrel y Critchely, 1997; Benedetti-Cecchi, 2001), a las características del sustrato (Stephenson y Stephenson, 1972) y a los factores bióticos como el herbivorismo y la competencia por espacio (Connell 1972; Lubchenco 1980; Moreno y Jaramillo 1983). Más recientemente, Hawkins y colaboradores (2019) profundizan en cómo los procesos en biogeografía y filogeografía influyen en la composición de los ensamblajes y en la estructura de la comunidad, además de cómo ésta es moldeada por los factores ambientales y las interacciones biológicas.

Factores que modifican la estructura en el intermareal

A partir de los resultados del presente estudio, el análisis muestra dos procesos que actúan en dirección opuesta sobre la estructura de la comunidad de macro bentos en el intermareal rocoso de “Campo Oeste”: por un lado, el factor físico-ambiental; la altura sobre el nivel medio del mar y los grados de inclinación de la franja del intermareal, y, por otro lado, en sentido inverso, el factor biológico-ecológico relacionado con la competencia, la presencia de vegetación y el pastoreo.

En el intermareal rocoso de Campo Oeste se pueden distinguir tres franjas diferentes entre sí, de acuerdo a la composición de la biota, es decir, su riqueza, abundancia y diversidad de especies.

Franja Superior

La composición de especies de la zona del intermareal, en su mayoría, son de origen marino. Por ello, el grado de estrés se incrementa conforme aumenta la altura sobre el nivel del mar, por lo que es de esperar que las especies presentes en esta franja sean más tolerantes a los periodos de desecación (Norton, 1985).

Campo Oeste está situada en una pequeña bahía, por lo que tiene una costa protegida. La playa rocosa tiene una pendiente menor a 12° de inclinación y se extiende en algunos puntos por más de 80 m. Esto ocasiona que la fuerza de las olas se disipe en la zona del intermareal que, junto al patrón de vientos que predomina en esta región de la isla, producen que la brisa del mar apenas alcance a llegar a la franja superior.

El intermareal rocoso compuesto en su mayoría de roca de origen volcánico, así como los periodos de emersión y el tipo de clima semidesértico que impera en isla Guadalupe, promueve que se seque rápidamente la franja superior en cuanto baje la marea (Holmes et al., 1997). Estas características de ambientes tan particulares han permitido la presencia de organismos de rápido movimiento como isópodos y otros artrópodos o, de organismos altamente especializados como: *Littorina* sp., *Lottia* sp. y *Chlorostoma* sp.

De acuerdo a Vegas-Vélez (1971) y Osorio y Cantuarias (1989), las especies de litorínidos están especialmente adaptadas a soportar altas temperaturas y al estrés por desecación, debido a que estos organismos tienen la habilidad de conservar agua en sus cuerpos para disipar el calor (Wieser, 1980; Shick *et al.* 1988). Ahmad y colaboradores (2011) mencionan que algunas especies de litorínidos producen un tipo de mucus que les permite reducir el contacto con la roca caliente permitiéndoles permanecer en estos ambientes extremos.

Stephenson (1949) y Moore (1958) reconocieron un patrón general en esta subzona llamándola “la Zona de Litorina” debido a su dominancia en la franja superior. La supervivencia de estos organismos es de gran importancia ya que limitan el crecimiento y proliferación de micro algas en los límites entre la franja media y superior.

Esto quedó demostrado por los estudios de Southward y Southward (1978) quienes observaron que la reducción de presión de pastoreo causada por la muerte de caracoles marinos tras el derrame de petróleo en Torrey Canyon en Reino Unido, provocó la extensión en la distribución de algas rojas y macro algas hacia niveles superiores del intermareal. De igual forma, Hawkins y Hartnoll (1985) observaron que las clorofitas (*Prasiola stipitata*), comúnmente encontradas en la franja superior durante el invierno, mueren en verano. Análogicamente durante el mismo periodo, especies de algas (*Fucus vesiculosus* y *Fucus serratus*) comúnmente encontradas en la zona media del intermareal pueden sobrevivir en los límites superiores de su distribución habitual.

Es claro que el estrés físico por sí mismo no es un factor determinante único que establezca los patrones de distribución vertical de las especies; existen otros factores como el pastoreo y la competencia que son también señaladas y, en su conjunto o integración, son determinantes en la estructuración de la comunidad del intermareal (Hawkins et al., 2019).

Por lo tanto, mientras que el límite superior en la distribución vertical de muchas especies está determinado por factores físicos como: la tolerancia a las altas temperaturas, la exposición prolongada al aire durante la emersión o la inmersión prolongada, los factores biológicos -ecológicos actúan principalmente en los límites inferiores de cada franja, aunque en algunas ocasiones también pueden actuar sobre los límites superiores (Hill et al., 1998).

Franja Media

De acuerdo a Scrosati y Eckersley (2007), los generadores de estrés se encontrarían en nivel intermedio, por lo que el factor determinante de la estructura de la comunidad del macrobentos, sería el resultado de procesos físicos y ecológicos actuando de manera sinérgica. Estos autores señalan que sería imposible separar ambos procesos ya que cada

uno tiene injerencia sobre el otro; sin embargo, se han propuesto algunos modelos para intentar explicar la dinámica dentro de la estructuración de la comunidad bentónica.

De acuerdo a los procesos de *control bottom-up* (Leonard et al., 1998; Worm et al., 2002; Bryson et al., 2014), la presencia de micro algas en la franja media, aunado a las conchas o restos de conchas de organismos superiores, modificarían el medio, aumentando la complejidad del sustrato. Esta complejidad ambiental permitiría la captura y retención de nutrientes, larvas de organismos y otros tipos de material orgánico que son aportados a través de los procesos de surgencia y los flujos de marea (Hawkins et al., 2019). Desde la perspectiva de *control top-down* (Menge y Sutherland, 1976, 1987) en una costa protegida del oleaje, la presencia de *Tetraclita* sp favorecería la formación de refugios para que se establezcan microalgas bentónicas y éstas no sean pastoreadas por *Lottia* sp o *Littorina* sp.

De la misma forma, los asentamientos de microalgas producirían un aumento en la heterogeneidad en el sustrato permitiendo alojar, además de lapas, a una amplia variedad de formas de vida (Stephenson y Stephenson, 1949). De acuerdo con lo anterior, la dinámica que se presenta entre los consumidores y el aporte de los nutrientes estaría mediada por factores hidrodinámicos regionales (Menge, 1976, 1983; Lubchenco y Menge, 1978), los cuales estarían promoviendo a que la diversidad de especies sea mayor en niveles intermedios de consumo, así como también en el suministro de recursos (Tilman, 1982; Kassen et al., 2000).

La alta diversidad de especies en la franja media es un atributo que está determinado por la riqueza de especies y la similitud en las abundancias de las mismas (Krebs, 1999), además de ser una propiedad importante de las comunidades ya que está altamente relacionada al funcionamiento y potencial resistencia a la sustitución de especies (Hooper et al. 2005; Stachowicz et al. 2007; Gamfeldt y Hillebrand 2008).

Franja inferior

La franja inferior es la porción del intermareal que se encuentra sumergida la mayor parte del tiempo (Lewis, 1964). El agua marina proporciona amortiguamiento a los cambios

bruscos de temperatura y mantiene constantes las concentraciones de sal y nutrientes (Hill et al., 1998). Debido a esto, la competencia por espacio y el pastoreo serían los principales factores determinantes de la comunidad de esta franja (Menge y Sutherland, 1987). Es aquí donde se presenta una mayor riqueza y abundancia de organismos como los poliquetos (*Paradexiospira vítrea* y *Spirorbis bifurcatus*), los moluscos sésiles (*Thylacodes squamigerus*) y microalgas bentónicas. Estos organismos se caracterizan por fijarse, moldear y acondicionar el sustrato, creando micro hábitats que permitirían albergar a otros organismos consumidores como los moluscos *Lottia* sp y *Fissurella* sp, equinodermos como *Ophioderma* sp y algunos organismos que incursionan en esta franja para alimentarse como *Chlorostoma* sp (Hernández, 2010).

La presencia constante de microalgas en la franja inferior favorecería el incremento en el número de especies debido a la complejidad de hábitats (Chapman, 1992). Paralelamente, las abundancias de los organismos estarían asociadas a la disponibilidad de los recursos y su habilidad para competir por ellos (Kostylev et al., 1996). Interacciones biológicas como la competencia inter e intraespecífica en zonas de alto reclutamiento de larvas, también influirían en la estructura de la comunidad (Gaines y Roughgarden, 1985; Menge et al., 1985; Menge y Olson, 1990; Menge, 1992; Gaines y Bertness, 1992).

Otro factor relacionado con la competencia por el espacio sería la ocupación del mismo, es por ello que la tasa de producción de larvas sería un factor determinante en esta zona (Hill et al., 1998). Si bien es cierto que las especies dominantes son de poca movilidad o sésiles, éstas producen larvas móviles que preferentemente se establecen cerca de parches de organismos adultos (Hill et al., 1998), fortaleciendo de esta manera los patrones mismos de zonación. Este proceso que relaciona factores ambientales y ecológicos podría interpretarse de la siguiente manera: el suministro de larvas y propágulos depende de la temporada del año y de la cantidad de organismos reproductivos (Hill et al., 1998). Parches de alta densidad como: *Thylacodes* sp y *Spirorbis* sp podrían generar alta competencia intra e interespecífica por lo que los individuos crecerían abruptamente en sentido vertical pero no podrían crecer horizontalmente debido a la falta de espacio, de esta manera la fijación al sustrato sería muy

débil y susceptible a desprenderse por procesos hidrodinámicos (Barnes y Powell, 1950). Paradójicamente, altas densidades en los parches (estrategas “r”), también asegurarían que por lo menos algunos juveniles sobrevivan a la depredación y alcancen la etapa reproductiva (Sebens y Lewis, 1985).

Otros factores

Identificar y separar cada una de las variables que afectan de alguna manera la estructura de la comunidad bentónica sería un ejercicio imposible de realizar, sin embargo, existen otros factores que, aunque no se midieron directamente en este estudio, podrían estar incorporados dentro de las variables que resultaron significativas en los análisis estadísticos.

Esfuerzo del viento

En el caso de islas Oceánicas como isla Guadalupe, la formación a larga distancia de tormentas en el Océano Pacífico provoca que vientos predominantes den origen a oleaje de gran altura. Esta exposición al oleaje afecta la distribución de los organismos debido a que reduce la sedimentación, aumenta la oxigenación y aumenta el suministro de material orgánico particulado, favoreciendo así a especies sésiles que se alimentan por filtración (Hill et al., 1998).

Las intensidades del oleaje en conjunto con la geomorfología de la línea de costa también pueden promover diferencias morfológicas entre organismos de la misma especie, p. ej. poblaciones de *Littorina keeane* de Isla Guadalupe muestran diferencias morfométricas en razones de medida con respecto a la altura, ancho y apertura de la concha. Esta plasticidad fenotípica se da como respuesta a la exposición al oleaje (Ortiz-Sartorius et al., 2021).

Pozas de marea

La presencia de pozas de marea permitió registrar especies del ambiente marino (*Anthopleura* sp y *Pagurus* sp) en la franja superior. Las pozas son muy comunes en el intermareal, sin embargo, conforman un ambiente *per se* debido a las altas fluctuaciones

físicas y químicas que experimentan en periodos de tiempo relativamente cortos a diferencia del ambiente marino (Morris y Taylor, 1982).

Las pozas que se encuentran sobre el nivel más alto de la marea experimentan largos periodos sin inundarse, esto desencadena una serie de procesos físicos y químicos que se sintetizan a continuación. Como respuesta a largos periodos sin aporte de agua marina la temperatura aumenta y hace que se evapore el agua restante dentro de la poza. Al disminuir la cantidad de agua, aumentan las concentraciones de sales y otros elementos. En estos sitios, durante el día las microalgas saturan de oxígeno al agua y durante la noche la concentración de oxígeno y los niveles de pH disminuyen abruptamente, generando condiciones más acidas (Naylor y Slinn, 1958).

Distribución de las especies

Las condiciones climatológicas impactan de diferente manera en las diferentes especies y en diferentes estados de su desarrollo (Southward et al., 1995; Hawkins et al., 1993). En este sentido, el estrés que experimentan los individuos de cada especie está directamente relacionado con las condiciones climáticas regionales. Por lo tanto, las variaciones climáticas impactan en la capacidad reproductiva y de igual forma en la distribución y abundancia de especies.

Burrows y colaboradores (1992), observaron la estrecha relación entre la temporada de reproducción en *Chthamalus stellatus* y *Chthamalus montagui* con la temperatura principalmente. Por esta razón la densidad en la producción de huevos es menor en las zonas de distribución más boreal. De igual manera, la estructura de la comunidad bentónica en Isla Guadalupe también estaría modificada por el tamaño de la comunidad reproductiva en el sitio emisor de organismos que podrían colonizar el territorio insular (MacArthur y Wilson, 1963).

La tasa de reproducción también estaría supeditada al suministro de nutrientes, el cual a su vez obedece a la dirección e intensidad de las corrientes oceánicas, la intensidad de luz, la temperatura y la capacidad a sobrevivir a la depredación y competencia (Hill et al., 1998).

Conclusión

A partir de los resultados del presente capítulo se encontró que: 1) la macrofauna bentónica del intermareal rocoso en “Campo Oeste” en Isla Guadalupe está compuesta por 7 grupos taxonómicos pertenecientes a 31 especies diferentes y una diversidad de Shannon de 0.7; 2) La franja media registró el mayor índice de diversidad por cuadrante y por franja; 3) de acuerdo a la prueba estadística no paramétrica de Wilcoxon se registran diferencias significativas entre franjas en las abundancias, la riqueza y el Índice de Diversidad; 4) Con base en los patrones observados en el Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico, los análisis de correlación de Spearman por cuadrantes fueron significativos para la variable: presencia de algas, mientras que en el análisis por transecto fueron significativas con la altura sobre el nivel medio del mar y los grados de inclinación de la pendiente; 5) La presencia de algas tiene una correlación positiva con el aumento en las densidades de la macrofauna, mientras que la altura sobre el nivel medio del mar y los grados de inclinación de la pendiente de los transectos mostraron correlación negativa; 6) Se logró representar la comunidad macrobentónica del intermareal rocoso y el efecto de las variables ambientales y ecológicas apoyándose del Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico. Las tendencias que refieren este análisis fueron significativas en la estructuración de la comunidad del intermareal.

Existe una gran variedad de hipótesis que explican las variaciones en la riqueza y diversidad de especies. Dentro de estas, se encuentran las que asocian el incremento de la riqueza de especies en función al aumento del área (Rosenzweig, 1995), en relación al tiempo de estabilidad ambiental (Connell, 1978), al aumento de la complejidad ambiental (Simpson, 1969), a eventos geológicos como: variaciones en el nivel del mar y climáticas (Jackson, 1992), en función a la latitud (Ekman, 1953; Sanders, 1968), a los procesos de especiación (MacArthur y Wilson, 1967), a procesos de depredación (Paine, 1969; Menge et al., 1994), a la productividad regional (Grassle y Maciolek, 1992), a la estabilidad ambiental a través del

tiempo (Fischer, 1960; Sanders, 1968) y a procesos de sucesión (Fischer, 1960; Sanders, 1968; Simpson, 1969).

Los patrones observados en el presente trabajo podrían coincidir con algunas de estas hipótesis y no ser muy claros con respecto a otras, sin embargo, varias de ellas se demuestran a escala global y no a escala regional como es el caso de este estudio.

Es clara la necesidad de continuar este tipo de estudios con el fin de determinar con más precisión la estructuración de la macrofauna bentónica del intermareal rocoso. En el caso de "Campo Oeste" en Isla Guadalupe ya se dio el primer paso.

Referencias

Abbott, R. T. (1974). American seashells: the marine mollusca of the Atlantic and Pacific coast of North America, segunda edición. *Van Nostrand Reinhold*, New York. 663 p.

Abbott, I. A. y Hollenberg, G. J. (1976). Marine Algae of California. *Stanford University Press*, Stanford, CA: 826 pp.

Aguirre-Muñoz, A., Bezaury-Creel, J., Carranza, J., Enkerlin-Hoeflich, E., García-Gutiérrez, C., Keitt, B., Luna-Mendoza, L. M., Sánchez Pacheco, J. A. y Tershy, B. R. (2003). *Propuesta para el Establecimiento del Área Natural Protegida "Reserva de la Biósfera de la Isla Guadalupe"*. Estudio Técnico justificativo. Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C. Ensenada, Baja California, México. 67 pp.

Ahmad, O., Fang, T. P. y Yahya, K. (2011). Distribution of intertidal organisms in the shores of Teluk Aling, Pulau Pinang, Malaysia. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 41, 51-61.

Andrew, N. L. y Mapstone, B. D. (1987). Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanography and Marine Biology*, Ann. Rev. 25: 39-90.

Barnes, H. y Powell, H. T. (1950). The development, general morphology and subsequent elimination of barnacle populations, *Balanus crenatus* and *B. balanoides*, after a heavy initial settlement. *Journal of Animal Ecology*, 25, 72-84

Batiza, R. (1977). Petrology and chemistry of Guadalupe Island: An alkali seamount on a fossil ridge crest. *Geology*, 5:760-764.

Bedolla-Guzmán, Y. R. (2011). *Análisis de la distribución geográfica de los macroinvertebrados del intermareal rocoso de las islas del Pacífico del estado de Baja*

California, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Posgrado en Oceanografía Costera. Instituto de Investigaciones Oceanológicas-Faculta de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California. México. 118p.

Behrens, D. W. (1991). *Pacific Coast Nudibranchs*. A Guide to the Opisthobranchs Alaska to Baja California. Sea Challengers, Monterey, California. 107 p.

Behrens, D. W. y Hermosillo, A. (2005). *Eastern Pacific Nudibranchs: A guide to the Opisthobranchs from Alaska to Central America*. Sea Challengers. California. 137 p.

Benedetti-Cecchi, L. (2001). Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Marine Ecology, Progress Series*, 217: 79-92.

Berdegú, J. (1957). Redescubrimiento de la foca fina (*Arctocephalus townsendi*, Merriam) en Isla Guadalupe, México; con otras notas acerca de la biología de otros pinnípedos existentes en esas aguas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 18:173-198 p.

Bertness, M. D. y Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9:191–193.

Bryson, E. S., Trussell, G. C. y Ewanchuk, P. J. (2014). Broad scale geographic variation in the organization of rocky intertidal communities in the Gulf of Marine. *Ecological Monographs*, 84, 579-97.

Carlton, J. T. (2007). *The Light & Smith Manual: Intertidal Invertebrates of the California and Oregon Coast*. University of California Press, Berkeley, CA: 1001 pp.

Caso, M. E. (1948). Contribución al conocimiento de los Equinodermos de México. II. Algunas especies de equinoideos litorales. *Anales del Instituto de Biología U.N.A.M.* 19: 183-231.

Caso, M. E. (1971). Contribución al conocimiento de los Equinoideos de México. Estudio morfológico de *Brissopsis alta* Mortensen, erizo de profundidad. *Anales del Instituto de Biología U.N.A.M. Serie Ciencias del Mar y Limnología*. 42: 41-56.

Caso, M. E. (1978). Los Equinoideos del Pacífico de México. Parte 1. Ordenes Cidaroidea y Aulodonta; Parte 2. Ordenes Stiridonta y Camarodonta. *Anales Cent. Ciencias del Mar y Limnología U.N.A.M. Publ. esp. 1*: 244.

Caso, M. E. (1979). Los Equinodermos (Asteroidea, Ophiuroidea y Echinoidea) de la Laguna de Términos, Campeche. *Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Especial 3*: 1-186.

Caso, M. E. (1980). Los Equinoideos del Pacífico de México. Orden Clypeasteroidea. *Anales Cent. Ciencias del Mar y Limnología. U.N.A.M. Publ. esp. 4*: 1-252.

Caso, M. E., Laguarda-Figueras, A., Solís-Marín, F.A., Ortega-Salas, A., Durán-González, A.L. (1994). Contribución al conocimiento de la ecología de las comunidades de equinodermos de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. U.N.A.M. 21*: 67-85.

Castro, P. y Huber, M. E. (2003). *Marine Biology*. Nueva York, EE. UU.: McGraw-Hill.

Castro, R., Mascarenhas, A., Sánchez-Barba A., Durazo, R. y Gil-Silva, E. (2005). *Condiciones meteorológicas en el sur de Isla Guadalupe*. Capítulo de libro en Restauración y conservación de la Isla Guadalupe. ISBN 968-817-725-3, pp. 27-36. Ed. SEMARNA, INE, CICESE, Grupo de Ecología y Conservación de Islas (GECI) y Secretaría de Marina-Armada de México (SeMAR).

Chapman, A. R. O. (1992). *Vegetation ecology of rocky shore*. In Coastal plant communities of Latin America, U. Seelinger (ed.). Academic, London. p. 13-30.

CICESE. (2015). Predicción de mareas. Recuperado de <http://predmar.cicese.mx/calmen/pdf/igp/igp1909.pdf>

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117-143.

Colman, J. (1933). The nature of the intertidal zonation of plants and animals. *Journal of Marine Biology. Assoc.* 18:435–476.

Connell, H. (1971). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 3: 169- 192.

Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.

Dethier, M. (2002). Biological Units. En Steven M. (edit) *Monitoring, Impact, and Ecological Studies on Rocky Shores*. MMS OCS Study 2001-070. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California. MMS Cooperative Agreement Number 14-35-0001-30761. Pp. 48-73.

Doty, M. S. (1946). Critical tide factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the pacific coast. *Heol.* 27: 315- 328.

Doyle, L. J. y Gorsline, D. S. (1977). Marine geology of Baja California Continental Borderland, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*. 61:903-917.

Durazo, R., Ramírez-Manguilar, A. M., Miranda, L. E. y Soto-Mardones, L. A. (2010). *Climatología de variables hidrográficas*. En: Gaxiola-Castro G, Durazo R (eds.), *Dinámica del Ecosistema Pelágico frente a Baja California, 1977–2007: Diez años de Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California*. Pp. 25-57.

Drummond, S. P. y Connell, S. D. (2005). Quantifying percentage cover of subtidal organisms on rocky coasts: a comparison of the costs and benefits of standard methods. *Marine and Freshwater Research*, 56, 865-876.

Ekman, S. (1953). *Zoogeography of the sea*. *Sidgwick and Jackson*, London.

Engel, A. E. J. y Engel, C. G. (1971). *Mafic and ultramafic rocks*. In *The sea*, v.3. Wiley Interscience, New York, N. Y.

Evans, R. G. (1957). The intertidal ecology of some localities on the Atlantic south coast of France. *Journal of Ecology*. 45: 245-271.

Farrell, E. G. y Critchley, A. T. (1997). Rocky shore zonation at Isipingo Beach, KwaZulu-Natal, South Africa: An historical perspective and comparison of subjective, qualitative and objective, multivariate assessments, *South African Journal of Botany*, Vol. 63, 6: 491-497.

Fischer, A. G. (1960). Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14, 64-81.

Gaines, S. D. y Bertness, M. D. (1992). Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature*, 360, 579-580.

Gaines, S. D. y Roughgarden, J. (1985). Larval settlement rate: a leading determinant of structure in ecological communities of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, U.S.A., 82, 3707-3711.

Gamfeldt, L. y Hillebrand, H. (2008). Biodiversity effects on aquatic ecosystem functioning
Maturation of a new paradigm. *International Review of Hydrobiology*, 93:550–564.

Garth, J. S. (1958). *Brachyura of the Pacific coast of America*. Oxyrhyncha. Allan Hancock Pac.
Exped. 211-854.

Grassle, J. F. y Maciolek, N. J. (1992). Deep sea species richness: regional and local diversity
estimate from quantitative bottom samples. *American Naturalist* 139, 313-341.

Haig, J. (1960). *The Porcellanidae* (Crustacea: Anomura) of the Eastern Pacific. Allan Hancock
Pac. Exped. 24: 1-440.

Hartman, O. (1969). *Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California*. 1-812.
Allan Hancock Foundation, University of Southern California.

Hartnoll, R. G., Hawkins, S. J. (1985). Patchiness and fluctuations on moderately exposed
rocky shores. *Ophelia* 24:53-63.

Hawkins, S. J., Hartnoll, R. G., Kain, J. M. y Norton, T. A. (1992). *Plant animal interactions on
hard substrata in the north-east Atlantic*. En: John, D. M., Hawkins, S. J., Price, J. H. (eds.)
Plant-animal interactions in the marine benthos. Oxford University Press, Oxford, p 1-32

Hawkins, S. J., Bohn, K., Firth, L. B. y Williams, G. A. (2019). *Interactions in the Marine Benthos:
Global Patterns and Processes*. Cambridge University Press as part of the Systematics
Associate Special Volume Series.

Hernández-de-la-Torre, B., Gaxiola-Castro, G., Alvarez-Borrego, S., Gómez-Valdés, J. y Nájera Martínez, S. (2003). Interannual variability of new production in the southern region of the California Current. *Deep-Sea Res. II* 50: 2423–2430.

Hernández, C., Álvarez, F. y Villalobos, L. (2010). Crustaceans associated to hard substrate in the intertidal zone of Montepío, Veracruz, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (1976): 141–51

Hilbe, J. M. (2007). *Negative Binomial Regression*, Cambridge University Press.

Hill, S., Burrows, M. T. y Hawkins, S. J. (1998). Intertidal Reef Biotopes (volumen VI). An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. *Scottish Association for Marine Science* (UK Marine SACs Project).

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. y Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecology Monographs*. 75:3–35.

Holmes, S. P., Sturges, C. J., Davies, M. S. (1997). The effect of rock-type on the settlement of *Balanus balanoides* (L) cyprids. *Biofouling*, 11, 137-147.

Jackson, J. B. C. (1992). Pleistocene perspectives on coral reef community structure. *American Zoologist*, 32, 719-731.

Kassen, R., Buckling, A., Bell, G. y Rainey, P. B. (2000). Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, 406, 508-12.

Keen, A. M. (1971). *Sea shells of tropical west of America*. Marine mollusks from Baja California to Peru, segunda edición. Stanford University Press. California. 1064 p.

Kostylev, V. E., Williams, G. A., Mak, Y. M. (1996). *Macrofaunal community structure and habitat complexity: the importance of substratum complexity in assessing rocky shore communities*. En, Spatial heterogeneity and habitat complexity affecting marine littoral fauna, Kostylev, V.E., PhD thesis, Göteborg University.

Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology*. Benjamin Cummings, Menlo Park.

Leonard, G. H., Levine, J. M., Schmidt, P. R. y Bertness, M. D. (1998). Flow-driven variation in intertidal community structure in a Maine estuary. *Ecology*, 79, 1395– 411.

Lewis, J. R. (1964). *The Ecology of Rocky Shores*. English University Press, London.

Lindberg, D. R., Roth, B., Kellogg, M. G. y Hubbs, C. L. (1980). Invertebrate megafossils of Pleistocene (Sangamon Interglacial) age from Isla de Guadalupe, Baja California, Mexico. *Scripps Institution of Oceanography*, La jolla. California.

Littler, M. M. (1980). *Overview of the rocky intertidal systems of southern California*. 117 D. M. Power. ed. The California islands: proceedings of a multidisciplinary symposium. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara. Calif. (in press).

Little, C. y Kitching, J. A. (1996). *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, New York, USA.

Londoño-Cruz, E., López de Mesa-Agudelo, L. A., Arias-Galvez, F., Herrera-Paz, D. L., Prado, A., Cuellas, L. M. y Cantera, J. (2014). Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). *Revista de Biología Tropical*, 62(1), 189-198.

Lubchenco, J. (1980). Algal zonation in the New England rocky intertidal community: an experimental analysis. *Ecology*. 61: 333- 344.

Lubchenco, J. y Menge, B. A. (1978). Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecological Monographs*, 59, 67-94.

Luckhurst, B. E. y Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*. 49, 317–323.

MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17:373– 83.

MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.

Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, a Blackwell Publishing company.

McLean, J. H. (1978). Marine shells of southern California. Natural History Museum of Los Angeles County, *Science Series* 24:104 p.

Menge, B. A. (1976). Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs*, 46, 355-93.

Menge, B. A. (1983). Components of predation intensity in the low zone of the New England rocky intertidal region. *Oecologia*, 58, 141-55.

Menge, B. A. (1992) Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology*, 73, 755-765.

Menge, B. A., Lubchenco, J. y Ashkenas, L. R. (1985) Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical intertidal community. *Oecologia*, 65, 394-405.

Menge, B. A., Berlow, E. L., Blanchette, C. A., Navarrete, S. A. y Yamada, S.B. (1994). The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs*, 64, 249-286.

Menge, B. A. y Branch, G. M. (2001). Rocky Intertidal Communities. In M. D. Bertness, S. D. Gaines, and M. E. Hay (eds.), *Marine community ecology*, pp. 221–251. Sinauer Associates, Sunderland.

Menge, B. A. y Olson, A. M. (1990). Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Evolution and Ecology*, 5, 52-57

Menge, B. A. y Sutherland, J. P. (1976). Species diversity gradients: Synthesis of roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *American Naturalist*. 110, 351-69.

Menge, B. A. y Sutherland, J. P. (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*, 130:730–757.

Moore, B. H. (1958). *Marine Ecology*. Nueva York, EE. UU.: Wiley & Sons.

Moreno, C. A y Jaramillo, E. (1983). The role of grazers in the zonation of intertidal macroalgae of the Chilean coast. *Oikos*, 41: 73- 76.

Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.

Morris, R. H., Abbott, D. P. y Haderlie, E. C. (1980). *Intertidal Invertebrates of California*. Stanford University Press, Stanford, CA: 690 pp.

Mosiño, A. P., (1983). *Climatología de las zonas áridas y semiáridas de México*. E: Memorias del simposio "Caracterización, uso actual y potencial de los recursos agrícolas de zonas áridas y semiáridas de México" (1983, Chapingo, Mexico). Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. pp. 9-36.

Naylor, E. y Slinn, D. J. (1958). Observations on the ecology of some brackish water organisms in pools at Scarlett Point, Isle of Man. *Journal of Animal Ecology*, 27, 15-25.

Nybakken, J. W. (2005). *Marine biology: an ecological approach*. Pearson/Benjamin Cummings. E. U. A. 579 pp.

Norton, T. A. (1985). The zonation of seaweeds on rocky shores. In, *The Ecology of Rocky Coasts* (eds. P. G Moore and R. Seed), Hodder and Stoughton, London, p. 7-21. Paine,

Oberbauer, T. A. (2006). *La vegetación de Isla Guadalupe. entonces y ahora*. Gaceta Ecológica, (81),47-58. [fecha de Consulta 27 de enero de 2021]. ISSN: 1405-2849.

Ortiz-Sartorius, A., Correa-Sandoval, F., Santamaría-del-Ángel, E., Giffard-Mena, I. y Camarena-Rosales, F. (2021). Relaciones Biogeográficas Insulares de *Littorina keenae* Rosewater, 1978, de Isla Guadalupe e Isla Cedros en el Pacífico Mexicano, un análisis morfométrico. *Áreas Naturales Protegidas Scripta*. Vol. 7 (1): 23-35.

Osorio, C. y Cantuarias, V. (1989). Vertical distribution of mollusks on the rocky intertidal of Easter Island. *Pacific Science*, 43(4), 302-315.

Paine, R. T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, 103, 91-93.

Palacio, F. X., (2020). Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R /Facundo Xavier Palacio; María José Apodaca; Jorge Víctor Crisci. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2020.

Rathbun, M. J. (1918). The grapsoid crabs of America. *Bulletin of the United States Natural Museum*, 97: 1-461.

Rathbun, M. J. (1930). The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bulletin of the United States Natural Musseum*. 152: 1-593.

Ricketts, E. F., Calvin, J., Hedgpeth, J. W. y Phillips, D. W. (1968). *Between Pacific Tides*, Stanford University Press, Stanford, California, USA.

Ricketts, E. F., Calvin, J. y Hedgpeth, J.W. (1985). *Between Pacific Tides*, 5th edn, revised by D. W. Phillips. Stanford University Press, Stanford, CA: 365 pp.

Rico, C. J. (1983). Mapa de Vegetación de Isla Guadalupe, *Revista Chapingo* 8:46-54.

Rivas, T., y Martínez, R. (1991). Relación entre escalamiento multidimensional métrico y análisis de componentes principales. *Psicothema*, 3(Número 2), 443-451.

Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

Sánchez, J. J. (comp.) (1984) *Introducción a las técnicas de análisis multivariable aplicadas a las ciencias sociales*, Madrid, C.I.S.

Santamaría-del-Ángel, E., Millán-Núñez R., González-Silvera, A., y Cajal-Medrano, R., (2012), Comparison of In Situ and Remotely-Sensed Chl-a Concentrations: A Statistical Examination of the Match-up Approach In book: *Handbook of Satellite Remote Sensing Image Interpretation: Applications for Marine Living Resources Conservation and Management*. Chapter: 19, Publisher: EU PRESPO and IOCCG, Editors: Jesus Morales, Venetia Stuart, Trevor Platt, Shubha Sathyendranath.

Sanders, H. L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, 102, 243-282.

Scrosati, R., Eckersley, L. K. (2007). Thermal insulation of the intertidal zone by the ice foot. *Journal of Sea Research*, 58:331–334.

Sebens, K. P. y Lewis, J. R. (1985). Rare events and the population structure of the barnacle *Semibalanus cariosus* (Pallas, 1788). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 87, 55-65.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 100 años de conservación en México: *Áreas Naturales Protegidas de México*, CONANP- SEMARNAT, México, 2016.

Shick, J. M., Widdows, J. y Gnaiger, E. (1988). Calorimetric studies of behavior, metabolism and energetics of sessile intertidal animals. *American Zoologist*, 28(1), 161-181.

Simpson, G. G. (1969). Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, 13, 57-73.

Southward, A. J., Southward, E.C. (1978). Recolonization of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean up t Torrey Canyon spill. *Journal of Fisheries Research Board Canada*, 35: 682–706.

Southward, A. J., Hawkins, S. J. y Burrows, M. T. (1995). 70 years observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. *Journal of Thermal Biology*, 20, 127- 155.

Stachowicz, J. J. Bruno, J. F. Duffy, J. E. (2007). Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38:739–766.

Stephenson, T. A. y Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tide marks on rocky coasts. *Journal of Ecology*, 37(2), 289-305.

Stephenson, T. A. y Stephenson, A. (1972). *Life between tidemarks on rocky shores*. W. H. Freeman, San Francisco, California, USA.

Strong, A. M. y Hanna, G. D. (1930). Marine Mollusca of Guadalupe Island, Mexico. *Proc. Calif. Academie des Science Series*. 4, 19, 1-6.

Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Vegas-Vélez, M. (1971). *Introducción a la ecología de bentos marino*. Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Serie de Biología 9. Washington, D. C., EE. UU.: OEA

Venrick, E. L., Reid, F. M. H. y Lange, C. B. (2003). *Siliceous phytoplankton of the Santa Barbara Channel: a seven year study of species in a near bottom sediment trap and in water samples from the euphotic layer*, The California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report. vol. 44 (pg. 107-122).

Wieser, W. (1980). Metabolic and products in three species of marine gastropods. *Journal of Marine Biologist. Association*. U.K., 60(1), 175-180.

Wilcoxon, F. (1945). Individual comparisons by ranking methods, *Biometrics*, 1:80-83.

Wilcoxon, F., Kattii, S.K. y Wilcoxon, R. (1963). *Critical Values and Probability Levels for the Wilcoxon Rank Sum Test and the Wilcoxon Signed Rank Test*. Pearl, River, N.Y.: American Cyanamid Co and Florida State University.

Wilcoxon, F., Katti, S.K. y Wilcox, R. A., (1970). *Critical values and probability levels for the Wilcoxon rank sum test and the Wilcoxon signed rank test*. Selected tables in mathematical statistics, 1, pp.171-259.

Worm, B., Lotze, H. K., Hillebrand, H. y Sommer, U. (2002). Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature*, 417, 848– 51.

Yoshiyama, R. M., Sassaman, C. y Lea, R. B. (1986). Rocky intertidal fish communities of California: temporal and spatial variation. *Environmental Biology of Fishes*, 17, 23–40.

Anexo 1. Cuadrantes analizados en el muestreo del campamento pesquero “Campo Oeste” Isla Guadalupe.

| NMSD-ID | Cuadrante | Caracter. | Características del Transecto | | | Características ecológicas | | |
|---------|-----------|-----------|-------------------------------|----------|-----------|----------------------------|---------|-----------------|
| | | cuadrante | Rugosidad | m.s.n.m. | Pendiente | Abundancia | Riqueza | Diversidad (H') |
| 1 | B1-Q 4 | VM | 1.20 | 0.094 | 0.08 | 888 | 16 | 1.30 |
| 2 | B1-Q 8 | VMR | 1.20 | 0.094 | 0.08 | 857 | 7 | 0.40 |
| 3 | B2-Q 1 | PVM | 1.26 | 0.147 | 1.8 | 1 | 1 | 0 |
| 4 | B2-Q 11 | VM | 1.26 | 0.147 | 1.8 | 490 | 16 | 1.10 |
| 5 | B2-Q 13 | VM | 1.26 | 0.147 | 1.8 | 346 | 7 | 0.90 |
| 6 | B2-Q 15 | PVM | 1.26 | 0.147 | 1.8 | 495 | 10 | 1.19 |
| 7 | B2-Q 3 | PVM | 1.26 | 0.147 | 1.8 | 115 | 12 | 1.27 |
| 8 | B2-Q 9 | VM | 1.26 | 0.147 | 1.8 | 779 | 8 | 0.91 |
| 9 | M1-Q12 | V | 1.30 | 0.272 | 2.6 | 432 | 6 | 0.52 |
| 10 | M1-Q14 | M | 1.30 | 0.272 | 2.6 | 453 | 7 | 0.82 |
| 11 | M1-Q16 | M | 1.30 | 0.272 | 2.6 | 83 | 7 | 0.76 |
| - | M1-Q2 | PVM | 1.30 | 0.272 | 2.6 | 0 | 0 | 0 |
| 13 | M1-Q4 | PV | 1.30 | 0.272 | 2.6 | 346 | 9 | 1.42 |
| 14 | M1-Q6 | V | 1.30 | 0.272 | 2.6 | 79 | 4 | 0.30 |
| 15 | M1-Q8 | VM | 1.30 | 0.272 | 2.6 | 253 | 1 | 0 |
| 16 | M2-Q11 | R | 1.34 | 0.341 | 3.5 | 5 | 1 | 0 |
| 17 | M2-Q13 | PV | 1.34 | 0.341 | 3.5 | 176 | 4 | 1.02 |
| 18 | M2-Q1 | R | 1.34 | 0.341 | 3.5 | 28 | 5 | 1.45 |
| 19 | M2-Q15 | PVMR | 1.34 | 0.341 | 3.5 | 30 | 4 | 0.82 |
| 20 | M2-Q3 | PV | 1.34 | 0.341 | 3.5 | 36 | 3 | 0.89 |
| - | M2-Q5 | V | 1.34 | 0.341 | 3.5 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | |
|----|--------|-----|------|-------|------|-----|---|------|
| 22 | M2-Q7 | V | 1.34 | 0.341 | 3.5 | 124 | 4 | 0.96 |
| - | U1-Q13 | M | 1.29 | 0.486 | 3.7 | 0 | 0 | 0 |
| - | U1-Q1 | PR | 1.29 | 0.486 | 3.7 | 0 | 0 | 0 |
| - | U1-Q15 | M | 1.29 | 0.486 | 3.7 | 0 | 0 | 0 |
| 26 | U1-Q3 | PM | 1.29 | 0.486 | 3.7 | 73 | 5 | 0.93 |
| 27 | U1-Q5 | PVM | 1.29 | 0.486 | 3.7 | 5 | 2 | 0.67 |
| 28 | U1-Q9 | M | 1.29 | 0.486 | 3.7 | 2 | 2 | 0.69 |
| 29 | U2-Q10 | M | 1.17 | 0.615 | 7.6 | 33 | 4 | 1.24 |
| 30 | U2-Q12 | M | 1.17 | 0.615 | 7.6 | 9 | 2 | 0.64 |
| 31 | U2-Q14 | M | 1.17 | 0.615 | 7.6 | 2 | 2 | 0.69 |
| - | U2-Q16 | P | 1.17 | 0.615 | 7.6 | 0 | 0 | 0 |
| - | U2-Q2 | M | 1.17 | 0.615 | 7.6 | 0 | 0 | 0 |
| 34 | U2-Q4 | M | 1.17 | 0.615 | 7.6 | 14 | 1 | 0 |
| - | U2-Q6 | M | 1.17 | 0.615 | 7.6 | 0 | 0 | 0 |
| - | U2-Q8 | M | 1.17 | 0.615 | 7.6 | 0 | 0 | 0 |
| - | U3-Q11 | M | 1.35 | 1.922 | 11.8 | 0 | 0 | 0 |
| - | U3-Q13 | M | 1.35 | 1.922 | 11.8 | 0 | 0 | 0 |
| 39 | U3-Q15 | M | 1.35 | 1.922 | 11.8 | 13 | 2 | 0.43 |
| - | U3-Q3 | M | 1.35 | 1.922 | 11.8 | 0 | 0 | 0 |
| - | U3-Q5 | M | 1.35 | 1.922 | 11.8 | 0 | 0 | 0 |
| - | U3-Q7 | M | 1.35 | 1.922 | 11.8 | 0 | 0 | 0 |
| 43 | U3-Q9 | PM | 1.35 | 1.922 | 11.8 | 1 | 1 | 0 |

Capítulo III

Análisis biogeográfico comparativo preliminar de la composición de especies de la macrofauna bentónica del intermareal rocoso de isla Guadalupe, México.

Índice de Figuras

| | |
|---|--------|
| Figura 1. Patrón general de circulación superficial oceánica del Pacífico Oriental durante el verano (izquierda) e invierno (derecha) (Tomado de Correa y Rodríguez, 1998)..... | 999 |
| Figura 2. Masas de agua presentes en el Pacífico de la Península de Baja California en condiciones normales (izquierda) y en condiciones de El Niño (derecha). ASA) Agua Subártica, ASsT) Agua Superficial Subtropical, AST) Agua Superficial Tropical (Modificado de Durazo y Baumgartner, 2002). | 100100 |
| Figura 3. Isotermas de verano (izquierda) e invierno (derecha) en el Pacífico Oriental Americano (Tomado de Correa y Rodríguez, 1998)..... | 1022 |
| Figura 4. Anomalía térmica superficial del océano (en °C) durante un evento “El Niño”. Promedio de ENSOs de 1950 a 1973. Se muestra información por meses a) Marzo-Abril, b) Agosto-October, c) Diciembre-Febrero y d) Mayo-Julio. (Rasmusson y Carpenter,1982). | 1044 |
| Figura 5. Regiones biogeográficas del Pacífico Oriental (Modificado de Correa y Rodríguez, 1998). | 1066 |
| Figura 6. Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) del intermareal de 27 sitios analizados desde Alaska (EE.UU) hasta Baja california Sur (México). Se muestran en círculo los sitios de costa continental y en triangulo los sitios de intermareal insular, en color las provincias zoogeográficas (Correa y Rodríguez, 1998) a las que pertenece cada sitio y agrupados en elipses las provincias biogeográficas (Vermeij, 1978)..... | 1111 |
| Figura 7. Dendrograma de agrupamiento basado en las distancias de similitud de Jaccard según las especies presentes en cada sitio. Se muestra; con una línea punteada de color rojo, la división al 60% de similitud y, enmarcado en color rojo a isla Guadalupe; reporte de especies de 2011 (Bedolla-Guzmán et al., 2011) y reporte en 2019 (presente estudio)..... | 1122 |
| Figura 8. Distribución latitudinal de 200 especies de la macrofauna intermareal, desde Alaska (EE.UU.) hasta Baja California Sur (México). En color se muestra la división de provincias zoogeográficas según Correa y Rodríguez (1998). | 1133 |

Índice de Tablas

| | | | | |
|---|---|-----|----------|----------|
| Tabla 1. Sitios considerados para sus análisis ordenados latitudinalmente. Registros de 2003 y 2007 (Blanchette et al., 2018), Registros de 2011 (Bedolla-Guzman, 2011) e Isla Guadalupe 2019 en el capítulo | 2 | del | presente | estudio. |
| | | | | |
| | | | | 1088 |

Anexo 1. Relación de sitios del Pacífico Nororiental. Se muestra en color azul las costas continentales, en amarillo las costas insulares y en escala de grises los valores de similitud de Jaccard según la riqueza de especies. Valores de 0 a 1, cercanos a cero indican mayor similitud y cercanos a 1 mayor diferencia..... 1255

Introducción

Uno de los objetivos de la biogeografía es comprender cómo los procesos bióticos y abióticos influyen en la variación de la distribución espacial y temporal de las especies, así como en sus abundancias.

Semejante a la ecología, pero a mayor escala, la variabilidad en las condiciones ambientales y los cambios en las interacciones de las especies a través del gradiente ambiental explican la conformación de un mosaico complejo de especies que varían tanto espacial como temporalmente (Menge y Sutherland, 1987; Bertness y Callaway, 1994). Comprender cómo la variabilidad de los factores ambientales en el espacio afecta la distribución de las especies conducirá a una mejor comprensión de cómo los sistemas bióticos y los procesos abióticos influyen en las comunidades ecológicas.

Dentro de las comunidades del intermareal, las especies viven en su límite superior fisiológico durante los eventos de marea baja (Hofmann y Somero, 1995; Buckley et al., 2001). Durante un ciclo de marea los factores abióticos varían mucho y en diferente magnitud dependiendo del nivel del intermareal, creando de esta manera subzonas o bandas caracterizadas por la presencia de diferentes especies (Ricketts et al., 1985). Dentro del intermareal rocoso, se ha demostrado que muchos factores ambientales afectan el patrón de distribución de las especies, como la fuerza del oleaje (Lewis, 1964), la inclinación de la pendiente (Stephenson y Stephenson, 1961), la temperatura del agua (Blanchette et al., 2008), el color de la roca (Raimondi, 1988), el tipo de roca (Guidetti et al., 2004), las corrientes y el aporte de nutrientes (Menge, 2000), la salinidad (Zacharias y Roff, 2011) y la geomorfología de la costa (Schoch y Dethier, 1996; Menconi et al., 1999). En conjunto, estos factores bióticos-ecológicos y físicos-ambientales pueden influir de diferentes formas estableciendo los límites superior e inferior de distribución de las especies dentro del intermareal (Menge y Olson, 1990; capítulo 2).

Los patrones de distribución vertical de las especies también se pueden vincular a patrones biogeográficos. Esclarecer la forma en que los factores abióticos y la geomorfología del litoral afecta la distribución de especies puede conducir a una mejor comprensión de la complejidad del hábitat y su relación con la diversidad local.

La estructura biogeográfica de los sistemas intermareales del Pacífico Nororiental, están altamente relacionados con la temperatura superficial del mar (Vermeij, 1978), la concentración de nutrientes y el transporte de larvas, los cuales, a su vez, están inmersos en procesos de surgencia (Fenberg et al., 2014).

La estructura biogeográfica del noreste del Pacífico también está fuertemente relacionada con la distribución vertical de las especies de invertebrados más abundantes (Blanchette et al., 2008). De esta manera, aunque sitios con composición similar de especies coinciden en la distribución de sus especies dominantes, cada sitio pueda presentar variabilidad en la distribución vertical de sus especies (Blanchette et al., 2008).

De acuerdo a los resultados expuestos en los capítulos anteriores, en el presente capítulo se analiza la similitud en la composición de especies con trabajos realizados anteriormente en Isla Guadalupe y las islas del Pacífico mexicano (Bedolla-Guzmán, 2011), además de situarlas en comparación con algunos sitios de las costas del Pacífico Norteamericano (Blanchette et al., 2018).

Materiales y método

Características del área de estudio

Aspectos oceanográficos

Pacífico Nororiental

En el Pacífico Nororiental (PNO) se presentan dos sistemas de corrientes oceánicas: la Corriente de Alaska (CA) y el Sistema de la Corriente de California (SCC).

La corriente de Alaska (CA) se forma cuando el giro del Pacífico Norte se encuentra con la costa oeste de Norteamérica y se bifurca en la isla Vancouver para crear la corriente de

Alaska al norte y la corriente de California al sur (figura 1). La CA tiene un flujo relativamente débil (5-15 cm s⁻¹) que tiende a estar más concentrado a lo largo del margen continental en invierno que en verano. La salinidad superficial es muy constante a través del año, (33 - 33.8‰) y la temperatura varía entre 4 a 6 °C (Bedolla-Guzmán, 2011).

La Corriente Costera de Alaska (CCA) presenta una circulación dominante cerca de la costa que se extiende más de 2,500 km a lo largo de la costa sur de Alaska y se identifica por su baja salinidad, la cual resulta de su gran entrada de agua dulce, y es una de las corrientes de mayor velocidad de entre 25 a 175 cm s⁻¹ (Weingartner 2007).

El Sistema de la Corriente de California (SCC) es el segmento Este del giro subtropical anticiclónico del Pacífico Norte, transporta agua hacia el ecuador y fuera de la costa oeste de los Estados Unidos y norte de México.

El SCC comprende tres grandes corrientes a lo largo de la costa: la Corriente de California (CC), la Contracorriente Costera Superficial (CCS) (conocida como corriente de Davidson) y la Contracorriente Subsuperficial "CCsS" (Hickey 1998). La CC es una corriente superficial (0-300 m de profundidad) que transporta hacia el ecuador una masa de agua fría Subártica (ASA) con características en su origen de baja salinidad y altos contenidos de oxígeno disuelto y nutrientes, pero a medida que avanza en hacia el ecuador la temperatura y salinidad van incrementándose y disminuyen los nutrientes (Lynn y Simpson, 1987). La sección oceánica de la CC consiste en un flujo ancho (~1000km) y relativamente lento a lo largo del año (~10-30 cm/s) mientras que el flujo más cercano a la costa presenta grandes meandros, remolinos y contracorrientes estrechas hacia el polo. Bajo la CC se encuentra la CCsS, una corriente subsuperficial, estrecha (~10-40 km) y relativamente débil (~2-10 cm/s) que fluye hacia el polo por debajo de los 200 m de profundidad, siguiendo el talud continental desde la Península de Baja California al norte más allá del Río Columbia. Esta corriente transporta agua de temperatura, salinidad y contenido de nutrientes relativamente altos pero pobre en oxígeno, denominada Agua Ecuatorial Subsuperficial (AEsS) (Hickey 1979). Cerca de los 300 metros de profundidad es usualmente más fuerte y representa el principal ingreso de aguas

ecuatoriales al sistema (Wooster y Jones, 1970). La CCS es una corriente estacional relativamente débil (~ 5 cm/s), de alta salinidad que fluye hacia el polo en la superficie entre los meses de octubre y febrero sobre la plataforma desde Punta Concepción hasta la isla Vancouver (Reid et al. 1958, Hickey 1979, Durazo y Baumgartner 2002, Collins et al. 1996).

Pacífico Oriental Tropical

En el Pacífico Oriental Tropical (POT) se presentan cuatro corrientes superficiales: la Corriente Norecuatorial (CNE), la Corriente Surecuatorial (CSE), ambas paralelas y con sentido de circulación este-oeste, la Contracorriente Norecuatorial (CCNE) que fluye entre las anteriores, pero en sentido contrario cerca de los 10° N. y que al aproximarse hacia Centroamérica gira hacia al norte y alimenta la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR). Esta corriente fluye a lo largo de las costas centroamericana y mexicana hasta el extremo sur de la Península de Baja California. Allí, la CCCR también conocida como Corriente Mexicana, confluye con la CC y, en conjunto con ella, gira hacia el oeste en uno o más ramales para alimentar la CNE (Badán, 1997). Los cambios más notables en el patrón de circulación se registran estacionalmente y se pueden distinguir tres épocas del año, cada una caracterizada por intensidades y configuraciones diferentes de las corrientes (Wyrski 1965, 1966; Fiedler 1992). La primera, caracterizada por la dominancia de agua típicamente tropical desde agosto a diciembre en que la CCNE está más desarrollada y alimenta a la CCCR, igualmente intensificada. La CC se desprende de la costa a los 25° N. y alimenta a la CNE al norte de los 20° N. En enero, la CC se extiende más hacia el sur conforme la CCNE se va debilitando. El segundo período se extiende desde febrero hasta abril, en que la CCNE está prácticamente ausente al este de los 120° W y la CCCR está muy debilitada y la mayor parte del agua que fluye en la CNE la provee la CC. El tercer período, de mayo a julio, es un periodo de transición, en que la CC aún está bien desarrollada y contribuye en una fracción importante de la CNE pero se va debilitando hacia finales de julio a medida que la CNE se intensifica progresivamente.

Las principales masas de agua presentes en la región son: el Agua Superficial Tropical (AST), en el centro del POT a lo largo de los 10° N, es la de mayor temperatura y menor salinidad.

Las aguas menos calientes y de alta salinidad (ASsT) se encuentran en el límite noroeste de esta región y en la parte sur está el Agua Ecuatorial Superficial (AES) que aparece como una franja de agua anómalamente fría extendiéndose hacia el oeste desde la costa del Perú y cuya salinidad es intermedia entre el ASsT y AST (Wyrtsky 1965, Wyrtsky 1966, Fiedler 1992).

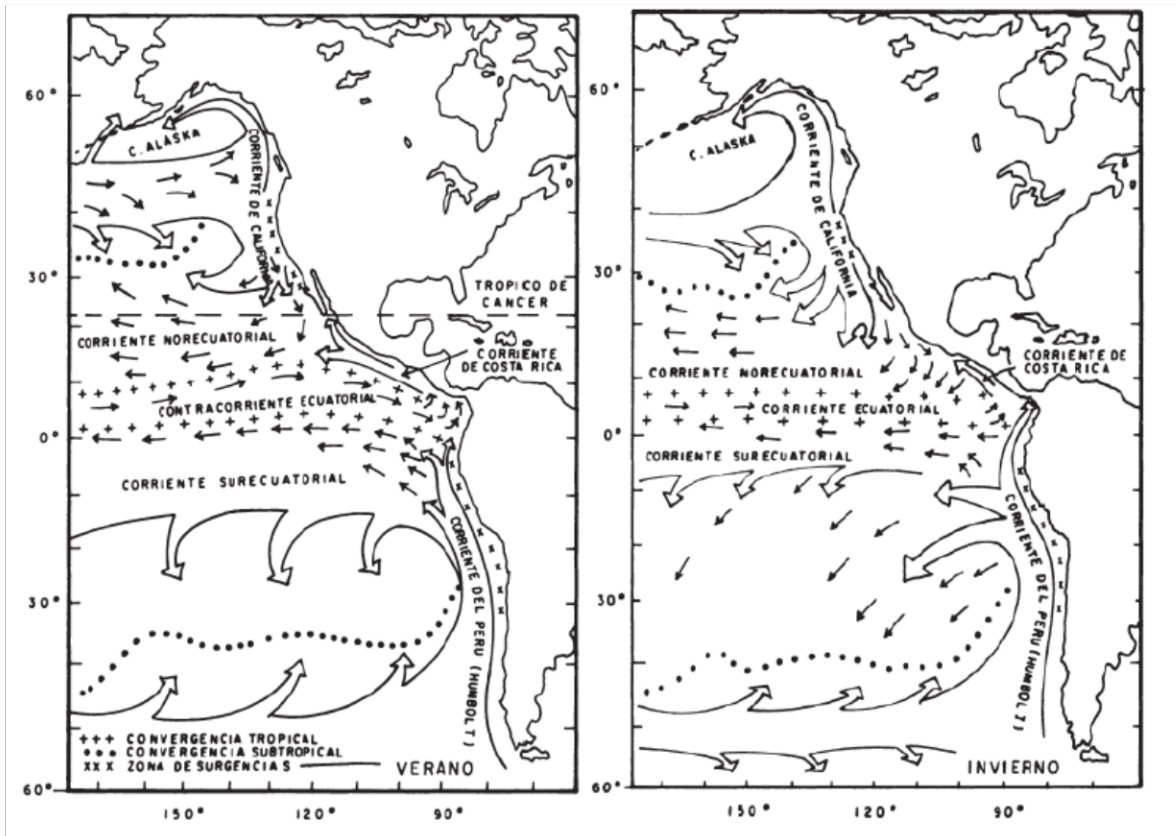


Figura 1. Patrón general de circulación superficial oceánica del Pacífico Oriental durante el verano (izquierda) e invierno (derecha) (Tomado de Correa y Rodríguez, 1998).

Características oceanográficas en el Pacífico de la Península de Baja California.

La costa oeste de la Península de Baja California es dominada oceanográficamente por el flujo de norte a sur de la Corriente de California, aunque también está influenciada por las surgencias locales, la Contracorriente Subsuperficial y la extensión de la Contracorriente Ecuatorial (Morgan et al., 2005). Las propiedades del agua de la CC observadas frente a Baja California son generalmente atribuidas a la presencia de tres masas de agua: Agua Subártica del Pacífico (ASA), Agua Superficial Subtropical (ASsT) y Agua Ecuatorial Subsuperficial (AEsS).

Existe también la presencia de agua con propiedades que son transicionales entre el agua subártica y la ASsT y el Agua Superficial Tropical (AST) al sur (Roden, 1971). El Agua Subártica del Pacífico entra al SCC en el norte alrededor de los 48° N. y forma un núcleo de agua de baja temperatura y salinidad, pero altamente oxigenada, la cual es encontrada entre la superficie y los 100m de profundidad frente a California (Hickey 1979, Lynn 1986). El amplio flujo hacia el ecuador de ASA fuera de la costa gira hacia el oeste a 25° N. y entra a formar parte de la Corriente Norecuatorial (Reid et al., 1958).

Frente a Baja California el ASA incrementa la temperatura y salinidad debido a la mezcla con aguas más cálidas y saladas a lo largo de su trayectoria hacia el ecuador (Durazo y Baumgartner, 2002). El AEsS es una masa de agua subsuperficial cálida, salada, baja en oxígeno y con alta concentración de nutrientes que aflora al norte en la CCsS (Lynn y Simpson, 1987).

La región sur del SCC frente a Baja California es considerada como una zona de transición ecológica entre las aguas subtropicales del Pacífico Central y templado cálidas de la Corriente de California, en donde las especies del norte son reemplazadas por especies de aguas cálidas del Pacífico Central y Ecuatorial (Moser y Smith 1993; McGowan et al., 1996; figura 2).

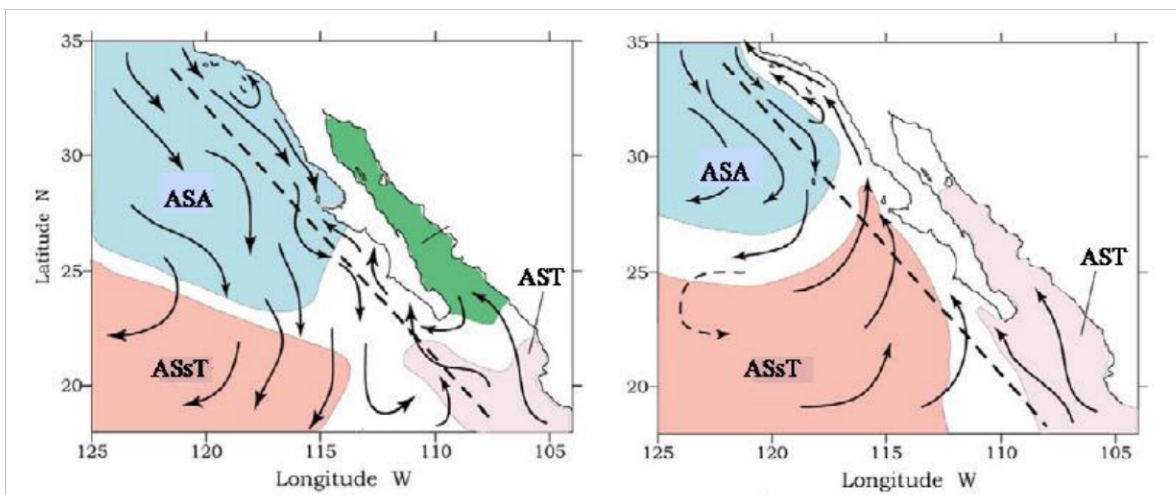


Figura 2. Masas de agua presentes en el Pacífico de la Península de Baja California en condiciones normales (izquierda) y en condiciones de El Niño (derecha). ASA) Agua Subártica, ASsT) Agua Superficial Subtropical, AST) Agua Superficial Tropical (Modificado de Durazo y Baumgartner, 2002).

Surgencias.

La alta productividad en la costa del Pacífico de la Península de Baja California (PPBC) está relacionada con los procesos de surgencias costeras. Las surgencias son corrientes en sentido vertical ascendente altamente fluctuantes, que se originan por el desplazamiento de agua superficial inducido por la combinación del esfuerzo de los vientos predominantes que soplan paralelo a la costa y el efecto de la rotación de la Tierra. El volumen de agua desplazado es reemplazado por aguas subsuperficiales más frías y salinas, las cuales provienen de profundidades de 100 m, trayendo nutrientes a la capa superficial. En la PPBC el proceso de surgencia tiene una máxima intensidad de abril a junio. A lo largo de la costa de la península, la intensidad de las surgencias varía de acuerdo a las condiciones locales del viento y a la topografía del fondo (Zaytsev et al., 2003). Debido a estos eventos, en latitudes relativamente bajas y en determinadas épocas del año, la superficie muestra características de aguas septentrionales, encontrándose temperaturas que difieren tanto como 12°C y comúnmente 3 a 9°C. Estos parches reproducen ambientes fríos a templado-fríos los cuales representan eslabones sureños que son aprovechados por las especies de hábitats fríos para extender su distribución (Dawson 1960, Hubbs 1960, Stepien et al. 1991, Blanchette et al. 2008).

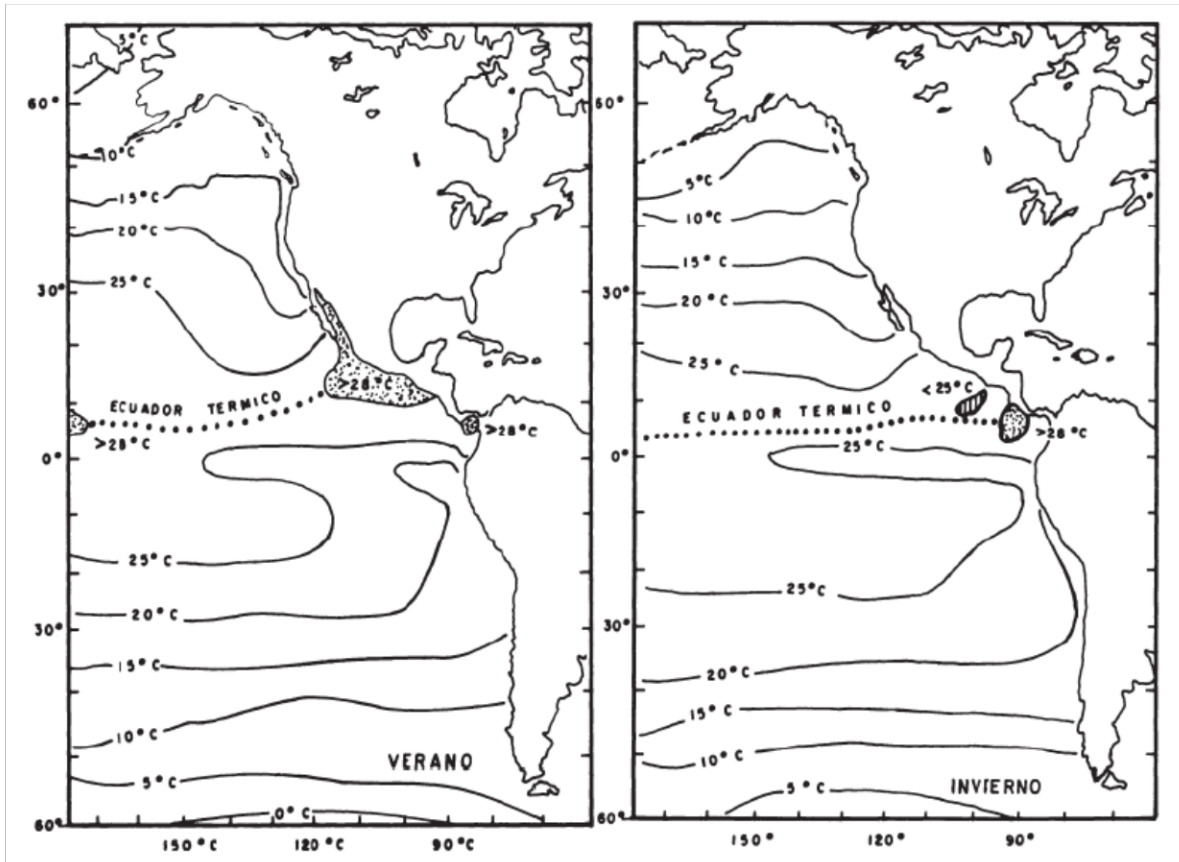


Figura 3. Isotermas de verano (izquierda) e invierno (derecha) en el Pacífico Oriental Americano (Tomado de Correa y Rodríguez, 1998).

Fenómeno ENOS

Las corrientes del SCC cambian en intensidad a escalas estacionales e interanuales. La variabilidad interanual está fuertemente relacionada con los cambios en la circulación atmosférica de latitudes medias, asociada a eventos ENOS (El Niño/Oscilación del Sur y su contrapartida La Niña). El fenómeno ENOS resulta de la interacción en el Pacífico Oriental Tropical entre las capas superficiales del océano y la atmósfera. Los procesos físicos involucrados son complejos y determinan variaciones en el patrón de vientos y lluvias, en la profundidad de la termoclina, así como en la circulación y movimiento de las masas de agua más superficiales (Philander, 1999). De esta forma, el sistema oscila entre lo que se conoce como condiciones cálidas (El Niño) y condiciones neutras o frías (La Niña) con una periodicidad entre 3 a 8 años (Chavez et al., 1999; figura 4).

La señal del ENOS se genera en el Pacífico ecuatorial central, pero se propaga hacia la costa afectando primero el POT, y luego hacia los polos, afectando a la Corriente de Humboldt y la Corriente de California en los hemisferios sur y norte, respectivamente. Al noreste del Pacífico el fenómeno se presenta en forma más atenuada y con un cierto retraso (Fiedler, 1992).

Durante El Niño los vientos Alisios se debilitan o se revierten desapareciendo de esta manera, el principal forzamiento que produce la surgencia ecuatorial. Este debilitamiento de los vientos origina a su vez ondas Kelvin que se propagan en el océano de oeste a este a alta velocidad. En consecuencia, la profundidad de la termoclina se modifica, haciéndose más somera al oeste del Pacífico Ecuatorial mientras que se hace más profunda hacia el este. Ligado a esto hay una elevación del nivel del mar en la zona costera de la CC (Huyer y Smith 1985, Philander 1990, Murphree y Reynolds 1995). Al hundirse la termoclina la temperatura aumenta en la capa superficial, por lo que las surgencias durante este fenómeno transportan hacia la superficie agua cálida y con baja concentración de nutrientes. Esto resulta en anomalías positivas de la temperatura superficial del mar típicas de la fase cálida del ENOS (Picaut et al., 1996).

Durante la fase fría o La Niña, hay un regreso a las condiciones normales, pero con una fuerza acentuada de los vientos del Este, aumentando también el contraste de temperatura superficial entre las regiones este y oeste del Pacífico. La pendiente de la termoclina ecuatorial se incrementa, de manera que concentra agua más caliente al oeste y acarrea aguas más frías a la superficie en la parte este frente a las costas de América (McPhaden 2002, Sheinbaum 2003).

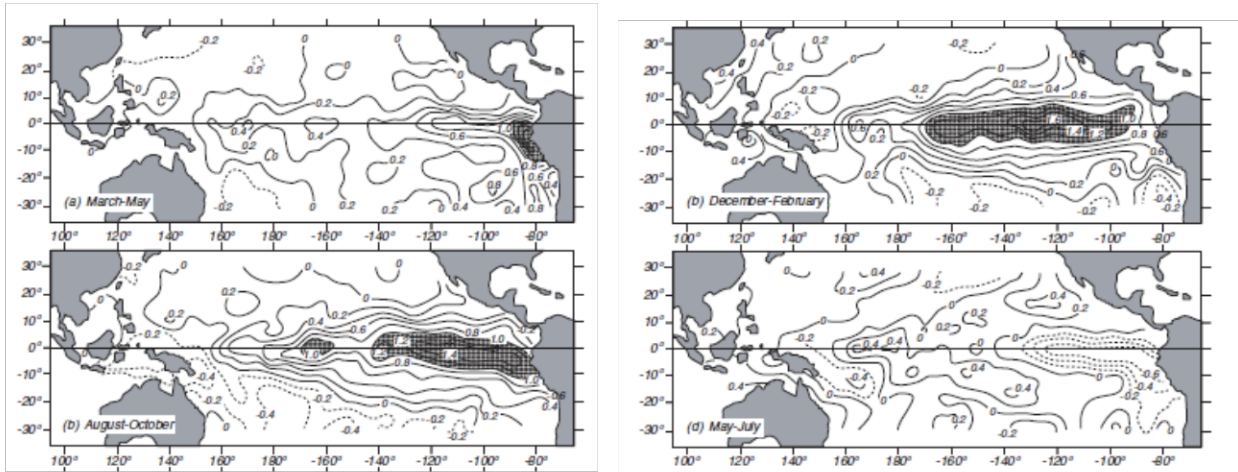


Figura 4. Anomalía térmica superficial del océano (en °C) durante un evento “El Niño”. Promedio de ENSOs de 1950 a 1973. Se muestra información por meses a) Marzo-Abril, b) Agosto-Octubre, c) Diciembre-Febrero y d) Mayo-Julio. (Rasmusson y Carpenter,1982).

Provincias biogeográficas y provincias zoogeográficas

Para el análisis de datos de macro invertebrados marinos en Isla Guadalupe y de las costas e islas del Pacífico norteamericano, en la presente investigación se utilizó como referente la clasificación de provincias biogeográficas propuesta por Correa y Rodríguez (1998; figura 5), la cual es una modificación e integración de las propuestas por Ekman (1953), de Briggs (1974) y Vermeij (1978). Vermeij (1978) propone una clasificación sencilla de Provincias en función de las isothermas superficiales del océano. En su clasificación el Pacífico Oriental queda dividido en las siguientes provincias, y dentro de ellas se incluyen las provincias zoogeográficas propuestas por Ekman (1953) y Briggs (1974).

Provincia Templado Frío del Pacífico Nororiental. Incluye a Siberia, norte de Japón, y de las islas Aleutianas a Puget Sound, Washington y también el área de transición entre Puget Sound a Point Conception, California. De acuerdo a Ekman (1953) y Briggs (1974) esta región se divide en dos provincias: la provincia Oregoniana al sur, la cual abarca desde Point Conception, California a el área de transición entre Puget Sound, Washington a Dixon Entrance, Canadá; y la provincia Aleutiana al norte, con su límite septentrional ubicado en la isla Nunivak, Alaska. La Provincia Templado Cálido del Pacífico Nororiental Comprende desde

Point Conception, California a Bahía Magdalena, Baja California Sur. Esta región es la denominada provincia Californiana (Ekman 1953, Briggs 1974).

Provincia Tropical del Pacífico Oriental que abarca desde Bahía Magdalena, B.C.S. y el Golfo de California hasta el norte de Perú. Incluye las islas Revillagigedo, Clipperton, Cocos y Galápagos.

Las provincias Mexicana, Cortesiana, Panámica y Galápagos entran en esta clasificación (Ekman 1953, Briggs 1974). El límite norte de la provincia mexicana está marcado por Bahía Magdalena, B.S.C., La Paz, B.C.S. y Topolobampo, Sinaloa, y el límite sur en la Bahía Tangola-Tangola, Oaxaca. La provincia Cortesiana incluye al Golfo de California con un límite sur en Topolobampo, Sinaloa. La provincia Panámica se extiende desde la Bahía Tangola-Tangola, Oaxaca al Golfo de Guayaquil, Perú. Las islas Galápagos son consideradas una provincia debido al alto grado de endemismo de su fauna marina.

La Provincia Templado Cálido del Pacífico Suroriental incluye desde el norte de Perú a la parte central de Chile. Corresponde a la Provincia Peruana que abarca desde el Golfo de Guayaquil, Perú hasta el norte de la isla Chiloé, Chile (Ekman 1953, Briggs 1974).

Provincia Templada Frío de Sudamérica. Corresponde a la región desde el sur de la isla Chiloé, Chile hasta la mayor parte de la costa de Argentina. Esta región corresponde a la Provincia de Magallánica con delimitación en la punta norte de la isla Chiloé en la costa oeste y en la boca del Río de la Plata en la costa este de Sudamérica (Briggs, 1974).

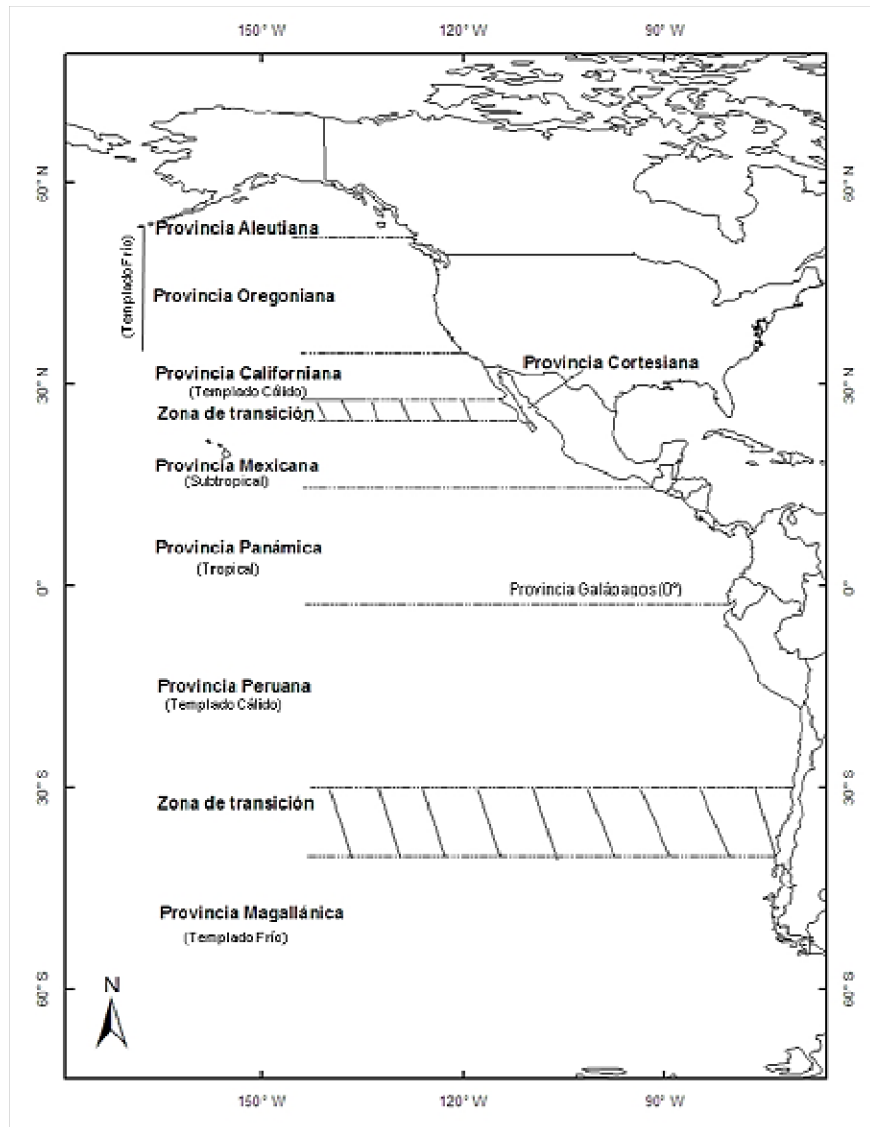


Figura 5. Regiones biogeográficas del Pacífico Oriental (Modificado de Correa y Rodríguez, 1998).

Análisis de datos

De acuerdo a los resultados obtenidos en el presente estudio (detalles de método de muestreo en capítulo 1 y 2) la composición de la comunidad bentónica del intermareal rocoso en el Campamento Pesquero “Campo Oeste” en Isla Guadalupe está compuesta por 7 grupos taxonómicos; Moluscos: 3326 organismos pertenecientes a 17 especies; Anélidos: 1568 organismos distribuidos en dos especies; Cnidarios: 961 organismos correspondientes a 3 especies, Poríferos: 143 organismos de tres especies; Artrópodos: 112 organismos

referidos a 5 especies; Cordados: 51 organismos de una especie; y Equinodermos: 7 organismos relacionadas a dos especies, teniendo así, un total de 31 especies registradas en el muestreo.

Bedolla-Guzmán (2011) reportaron 56 especies de macro invertebrados en Isla Guadalupe a partir de un muestreo directo en campo. Con base en revisión exhaustiva de diversos registros de especies y en registros propios en campo registraron para las islas del Pacífico mexicano; 49 especies en Isla Coronado, 67 especies en Isla Todos Santos, 46 especies en Islas San Martín, 54 especies en San Jerónimo, 60 especies en San Benito y 59 especies en Cedros (ver detalles de metodología en Bedolla-Guzmán, 2011).

Por su parte, Blanchette y colaboradores (2018) identificaron 296 taxones, de los cuales 127 pertenecen a macro invertebrados marinos provenientes de 67 sitios con intermareal rocoso; desde Graves Harbor (Alaska) a 58° N., hasta Punta Abreojos (Baja California Sur, México) a 26°N.

Construcción de la base de datos

Con la intención de generar un solo registro actualizado y corregido de las especies de macro invertebrados marinos en Isla Guadalupe, se unificó el registro obtenido en el presente estudio (capítulo 1 y 2) con los registros de Bedolla-Guzmán (2011). Se identificaron los registros repetidos entre ambos estudios, se corrigieron y actualizaron los nombres de las especies que no aparecen con estatus de “aceptado” por el Registro Mundial de Especies Marinas (WoRMS Editorial Board, 2021).

Para el caso de las Islas del Pacífico mexicano, se utilizó el registro de especies propuesto por Bedolla-Guzmán (2011) y de la misma manera se actualizó y corrigió el nombre de las especies que no aparecen con estados de “aceptadas” por el WoRMS Editorial Board (2021).

Los registros de abundancia y riqueza de especies en los sitios de las costas del Pacífico Norteamericano fueron proporcionados por el grupo de trabajo de Blanchette y Colaboradores (2018).

La base de datos fue depurada con la finalidad de generar datos que pudiesen ser comparables entre sí, para ello se seleccionaron los datos obtenidos en una sola campaña en cada sitio. Los sitios se dividieron por estados y se seleccionaron los datos reportados en el mismo año o, de no ser así, a los años más próximos entre las campañas de captura de cada sitio. De esta manera se tienen datos del año 2003 para los sitios continentales de Baja California (México), 2007 para los datos de EE. UU, y las islas de Baja California Sur (México), 2011 para las islas del Pacífico mexicano y 2011 y 2019 para Isla Guadalupe, México (Tabla 1).

Tabla 1. Sitios considerados para sus análisis ordenados latitudinalmente. Registros de 2003 y 2007 (Blanchette et al., 2018), Registros de 2011 (Bedolla-Guzman, 2011) e Isla Guadalupe 2019 en el capítulo 2 del presente estudio.

| Latitud | Longitud | Pcia. biogeo. | Pcia. zoogeo. | Estado | Sitio | Origen | Año | No. de especies |
|---------|----------|---------------|---------------|------------------|-------------------|------------|------|-----------------|
| 58.2708 | -136.731 | TFN | AL | Alaska | Graves Harbor | Continente | 2007 | 20 |
| 58.0815 | -136.555 | TFN | AL | Alaska | Yakobi | isla | 2007 | 22 |
| 50.6012 | -128.271 | TFN | AL | British Columbia | Palmerston | isla | 2007 | 49 |
| 48.8528 | -125.183 | TFN | AL | British Columbia | Little Ohiat | isla | 2007 | 33 |
| 47.9471 | -124.663 | TFN | OR | Washington | Sokol Point | Continente | 2007 | 27 |
| 44.2446 | -124.114 | TFN | OR | Oregon | Bob Creek | Continente | 2007 | 17 |
| 38.9379 | -123.729 | TCN | OR-CA | California | Stornetta | Continente | 2007 | 32 |
| 34.5542 | -120.612 | TCN | CA | California | Boat House | Continente | 2007 | 23 |
| 33.3850 | -118.475 | TCN | CA | California | Marker Poles | Continente | 2007 | 23 |
| 33.2849 | -119.530 | TCN | CA | California | Little Harbor | isla | 2007 | 29 |
| 33.2187 | -119.496 | TCN | CA | California | Thousand Springs | isla | 2007 | 27 |
| 32.4149 | -117.244 | TCN | CA | B. California | Isla Coronado | isla | 2011 | 50 |
| 31.8028 | -116.788 | TCN | CA | B. California | La Bufadora | Continente | 2003 | 27 |
| 31.7243 | -116.714 | TCN | CA | B. California | Punta Baja | Continente | 2003 | 22 |
| 30.4848 | -116.103 | TCN | CA | B. California | Isla Todos Santos | isla | 2011 | 67 |
| 30.4704 | -116.047 | TCN | CA | B. California | Isla Guadalupe | isla | 2019 | 72 |
| 29.9490 | -115.812 | TCN | CA | B. California | Isla Guadalupe | isla | 2011 | 53 |
| 29.7894 | -115.792 | TCN | CA | B. California | Isla San Martin | isla | 2011 | 45 |
| 28.9775 | -118.308 | TCN | ZT | B. California | La Chorera | Continente | 2003 | 31 |
| 28.9775 | -118.308 | TCN | ZT | B. California | Isla San Jerónimo | isla | 2011 | 55 |
| 28.3081 | -115.567 | TCN | ZT | B. California | Isla San Benito | isla | 2011 | 59 |

| | | | | | | | | |
|---------|----------|-----|----|-------------------|-----------------|------|------|----|
| 28.0420 | -115.184 | TCN | ZT | B. California | Isla de Cedros | isla | 2011 | 63 |
| 27.8888 | -115.219 | TCN | ZT | B. California Sur | El Tivo | isla | 2007 | 18 |
| 27.8597 | -115.182 | TCN | ZT | B. California Sur | Babencho Grande | isla | 2007 | 17 |
| 27.8515 | -115.177 | TCN | ZT | B. California Sur | El Nido | isla | 2007 | 15 |
| 27.8507 | -115.171 | TCN | ZT | B. California Sur | La Cueva | isla | 2007 | 16 |
| 27.8484 | -115.163 | TCN | ZT | B. California Sur | La Palma | isla | 2007 | 18 |

Análisis de ordenamiento

Para llevar a cabo los análisis estadísticos se generó una matriz de datos de presencia/ausencia de 200 especies de la comunidad del macrobentos registradas en 27 sitios, desde Graves Harbor (Alaska) hasta La Palma (Baja California, México). De los 27 sitios registrados, 9 se refieren a costas continentales y 18 a costas insulares.

A continuación, se calculó una matriz de distancias de similitud basada en el Índice de Jaccard (Jaccard, 1912) el cual es utilizado para relacionar el número de especies compartidas con el número total de especies exclusivas de un sitio. El atributo por el que se eligió este índice es que da igual peso a todas las especies sin importar su abundancia (Faith et al., 1987) y, por ende, da igual peso a las especies comunes y a las especies raras o que se podrían considerar endémicas.

$$I_j = \frac{c}{a + b - c}$$

En donde:

“a” es el número de especies en el sitio A, “b” es el número de especies en el sitio B, “c” es el número de especies presentes en ambos sitios A y B, es decir que están compartidas. El rango de este índice va desde cero (0) cuando no hay especies compartidas, hasta uno (1) cuando los dos sitios comparten las mismas especies.

Se realizó el análisis de Escalamientos Multivariados no Métricos (nMDS) basados en matrices de disimilitud de Jaccard para ilustrar los patrones de segregación espacial de los sitios en relación a la composición de sus comunidades bentónicas.

Básicamente el nMDS representa en un espacio geométrico de pocas dimensiones a las proximidades existentes entre un conjunto de datos. El resultado de la reducción de dimensiones es contrastado con la medida de disimilitud original y se representa con una medida de Bondad de Ajuste (Stress). Finalmente, en el grafico resultante se pueden relacionar la posición de los sitios en los ejes de dicha ordenación con distintas variables para determinar la razón del agrupamiento de manera indirecta (Clarke, 1993).

A la par se realizó un análisis de Cluster o de agrupamiento jerarquico basado en la similitud de los sitios (matriz de similitud de Jaccard) y con la intención de generar grupos homogéneos en cuanto a la composición de especies.

Inicialmente en un extremo se presentan los sitios analizados conformando cada uno su grupo independiente, mientras que en el otro extremo se conforma un solo grupo que comprende a todos los sitios. Entre estos extremos los sitios van formando diferentes grupos referentes al grado de similitud en su composición de especies.

El análisis de agrupamiento y de reducción de dimensiones no son un análisis estadístico como tal (Legendre y Legendre, 2011), sin embargo, estos análisis funcionan como una herramienta para observar la relación intrínseca que se tiene entre diferentes sitios por lo cual cumple con el fin de explorar y ubicar a isla Guadalupe con respecto a otros sitios del Pacífico Oriental, planteados en este capítulo.

Resultados

El análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) de datos de presencia-ausencia de especies de la macrofauna del intermareal con reducción a dos ejes (ajuste = 0.081) muestra visualmente diferencias entre las dos provincias biogeográficas propuestas por Vermeij (1978). Los sitios que se encuentran dentro de los límites de la provincia Templado Frío del Pacífico Nororiental (TFN) se agruparon en los negativos del eje 1 y el eje 2 (figura 6). Los sitios que se encuentran dentro de los límites de la provincia Templado Cálida

del Pacífico Nororiental se agruparon entre los valores -0.5 y 1.3 del eje 1 y en los valores -0.5 y 0.7 del eje 2.

Visualmente se pueden identificar 3 grupos, resulta interesante el grupo que incluye a isla Guadalupe (registro 2011 y 2019) ya que se separa completamente y está conformado por únicamente las islas de Baja California, México.

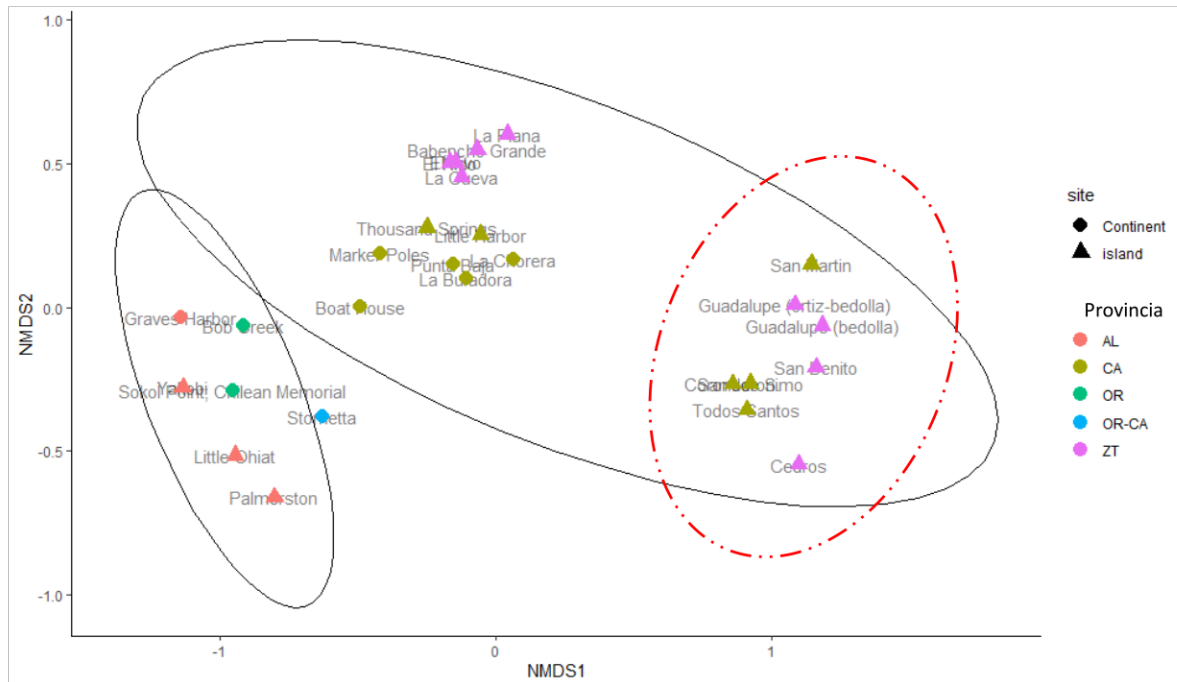


Figura 6. Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) del intermareal de 27 sitios analizados desde Alaska (EE.UU) hasta Baja California Sur (México). Se muestran en círculo los sitios de costa continental y en triángulo los sitios de intermareal insular, en color las provincias zoogeográficas (Correa y Rodríguez, 1998) a las que pertenece cada sitio y agrupados en elipses las provincias biogeográficas (Vermeij, 1978).

En el análisis de agrupamiento “cluster” basado en la similitud de especies entre los sitios, se originaron 5 grupos. El primer grupo conformado por: Graves Harbor, Yakobi, Palmerston, Little Ohiat, Sokol Point, Bob Creek y Stornetta. El segundo grupo conformado por; Boat House, Thousand Springs, Marker Poles, La Bufadora, La Chorera, Punta Baja, El Tivo, Babencho Grande, El Nido, La Cueva y La Palma. En el tercer grupo únicamente Little Harbor. En el cuarto grupo se encuentran las islas; Coronado, Todos Santos, San Martin, San Jerónimo, San Benito y Cedros y, finalmente en el quinto grupo se integraron las dos

observaciones de Isla Guadalupe (figura 7). Estos grupos homogéneos entre sí en cuanto a la composición de especies no concuerdan en su totalidad con el orden Latitudinal de los sitios.

De acuerdo al índice de similitud de Jaccard, La composición de la macrofauna bentónica en Isla Guadalupe en el 2011 y 2019 tiene mayor semejanza con las islas: Coronado (0.65 y 0.69), Todos Santos (0.58 y 0.63), San Martin (0.59 y 0.67), San Jerónimo (0.62 y 0.67), San Benito (0.60 y 0.65) y Cedros (0.68 y 0.74) respectivamente, y se diferencia progresivamente de los sitios conforme aumenta la latitud (Anexo 1).

La diferencia entre los registros de 2011 y 2019 en Isla Guadalupe fueron 19 especies. Este aumento en la estimación de especies generó que la similitud entre sitios sea en todas las ocasiones menor con respecto a las Islas del Pacifico mexicano y mayor con respecto a los sitios de mayor latitud, así como también menor con respecto a los sitios en Baja California Sur (Anexo 1).

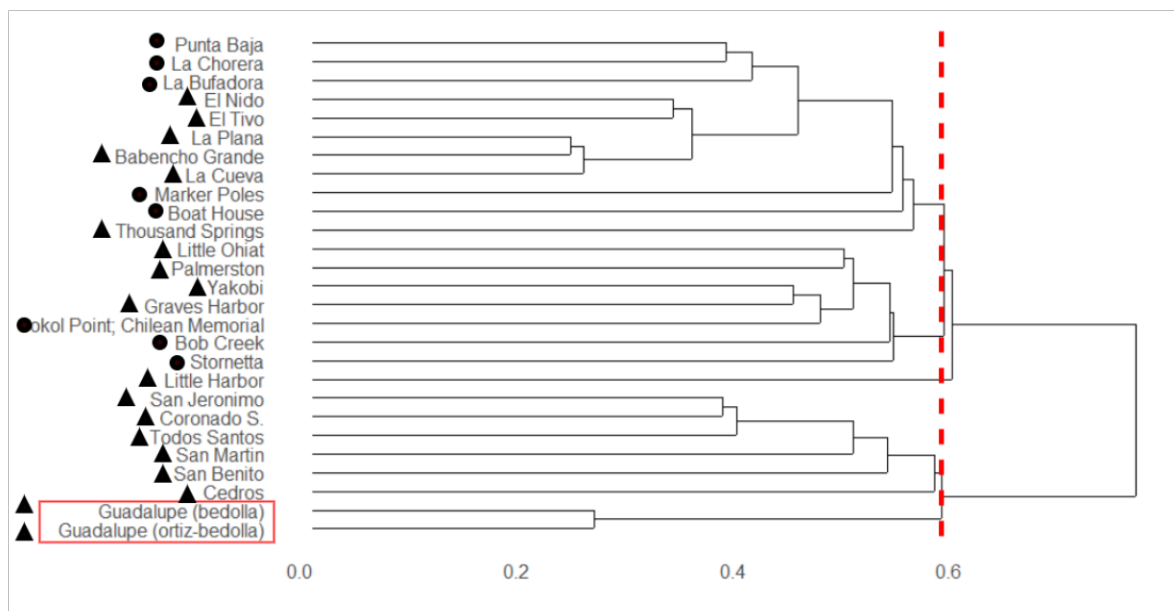


Figura 7. Dendrograma de agrupamiento basado en las distancias de similitud de Jaccard según las especies presentes en cada sitio. Se muestra; con una línea punteada de color rojo, la división al 60% de similitud y, enmarcado en color rojo a isla Guadalupe; reporte de especies de 2011 (Bedolla-Guzmán et al., 2011) y reporte en 2019 (presente estudio).

encuentran entre la provincia zoogeográfica de California y La Zona de Transición. En términos generales todos los sitios Insulares presentaron mayor número de especies que los sitios continentales con excepción de las 5 islas de Baja California Sur que fueron los sitios en los que se registraron el menor número de especies.

Discusión

La biogeografía ha sido empleada como una herramienta para dilucidar patrones de distribución de especies basándose en patrones descriptivos de presencia y ausencia (Dana, 1853).

Los factores más estudiados y que se han asociado a los cambios en la distribución de especies son aquellos que involucran la temperatura del océano (Fenberg et al., 2014).

El gradiente latitudinal se encontraría estrechamente relacionado con la temperatura del océano. Para explicar este patrón latitudinal se han propuesto diversas hipótesis que relacionan la variación de la diversidad a lo largo del gradiente latitudinal con factores bióticos y abióticos (Witman et al., 2009; Lomolino et al., 2010). En general, se encuentran las hipótesis ecológicas que indican que, hacia bajas latitudes, las condiciones ambientales son más benignas y favorables para el proceso de especiación, resultando en alta biodiversidad (Roy et al., 1998). Las hipótesis evolutivas que sugieren que el gradiente latitudinal se originó debido a las tasas de diversificación ya que en los trópicos hubo una alta especiación y una baja tasa de extinción (Jablonski et al. 2006).

Hipótesis que asocian la riqueza de especies con la energía disponible en el sistema o productividad primaria (Currie et al., 2004). De acuerdo a este supuesto, la alta radiación solar en las zonas tropicales genera altos niveles de producción primaria, de tal manera que proveen mayor energía, la cual se transforma en el soporte de grandes poblaciones y una comunidad más diversa de consumidores (Roy et al., 1998).

Hipótesis que indican que la distribución y abundancia de especies marinas a grandes escalas geográficas se rige por la capacidad de dispersión de los organismos y, a su vez es influenciada por las condiciones oceanográficas (Hubbs, 1948).

En este sentido las comunidades bentónicas están indiscutiblemente ligadas al entorno oceanográfico ya que dependen del transporte de alimentos, de nutrientes, de propágulos y de larvas de los organismos. La escala espacial a la que suceden estos procesos oceanográficos es de gran magnitud, por lo que, de esta manera se mantienen conectadas las comunidades separadas por largas distancias (Dayton y Tegner, 1984; Gaines y Roughgarden, 1985; Bustamante et. al., 1995; Polis y Hurd, 1996; Connolly et al., 2001).

Los patrones de distribución biogeográficos utilizados en el presente estudio son basados en las provincias biogeográficas propuestas por Vermeij (1978) para el Pacífico Nororiental, las provincias zoogeográficas propuestas por Eckman (1958) y sus modificaciones (Correa y Rodríguez, 1998). Estos patrones se encuentran basados en la temperatura superficial del océano y los límites de distribución de las especies, respectivamente.

Los objetivos trazados en este capítulo fueron los de identificar las implicaciones que tienen las diferencias en la estimación de riqueza de especies basándose en métodos tradicionales y modificaciones de los mismos (capítulo 1), y su impacto a escala biogeográfica.

De acuerdo con Bedolla-Guzmán (2011) el patrón de distribución de las especies en Isla Guadalupe presenta un componente predominantemente Californiano y de aguas templado frías, además de la presencia de especies endémicas.

No obstante que Isla Guadalupe presenta alto grado de aislamiento de la comunidad bentónica debido a la distancia que la separa del continente (260 km) y de otras islas, además de la profundidad de las aguas que la rodean (>3, 600 m) (Pierson, 1987), el porcentaje de endemismo que se ha reportado ha sido bajo, motivo por el cual se ha mantenido como parte integral de la provincia Californiana (Briggs, 1974; Bedolla-Guzmán, 2011).

Conclusión

De acuerdo al análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) de datos de presencia-ausencia de especies de la macrofauna del intermareal con reducción a dos ejes (ajuste = 0.081) existen probablemente diferencias entre las dos provincias biogeográficas propuestas por Vermeij (1978) por lo que requiere de un análisis más preciso para determinar, por la ubicación de las localidades o sitios de recolecta, los límites de las provincias Templado Fría del Pacífico Nororiental (TFN) y la Templado Cálida del Pacífico Nororiental. 2) A partir de este mismo análisis con los registros del 2011 y 2019, se logró identificar en forma preliminar, un grupo biogeográfico conformado por las Islas de Baja California, incluyendo Isla Guadalupe, separado de los grupos biogeográficos que se distribuyen en las Provincias TF y TC del PNO. 3) De acuerdo al análisis de agrupamiento “cluster” basado en la similitud de especies entre sitios de muestreo, se identificaron cinco grupos: El primer grupo conformado por Graves Harbor, Yakobi, Palmerston, Little Ohiat, Sokol Point, Bob Creek y Stornetta. El segundo grupo conformado por Boat House, Thousand Springs, Marker Poles, La Bufadora, La Chorera, Punta Baja, El Tivo, Babencho Grande, El Nido, La Cueva y La Palma. El tercer grupo conformado únicamente Little Harbor. El cuarto grupo constituido por las islas; Coronado, Todos Santos, San Martín, San Jerónimo, San Benito y Cedros. El quinto grupo se constituye por Isla Guadalupe con base a los registros del 2011 y 2019. 4) De acuerdo al patrón de distribución de especies, los sitios con mayor riqueza de especies fueron las islas localizadas en la Provincia Templado Cálida del Pacífico Nororiental que abarca a la Provincia zoogeográfica de California y la Zona de Transición entre la Californiana y Mexicana.

Referencias

Badán, A. (1997). La Corriente Costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. Páginas 99-112. En: Lavín, M. F. (editor). Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía No.3. *Unión Geofísica Mexicana*. México. 272 pp.

Bedolla-Guzmán, Y. R. (2011). *Análisis de la distribución geográfica de los macroinvertebrados del intermareal rocoso de las islas del Pacífico del estado de Baja California, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Posgrado en Oceanografía Costera. Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California. México. 118p.

Bertness, M. D. y Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, 9, 191–3.

Blanchette, C. A., Miner, C. M., Raimondi, P. T., Lohse, D., Heady, K. E. K. y Broitman, B. R. (2008). Biogeographical patterns of rocky intertidal communities along the Pacific coast of North America. *Journal of Biogeography*, 35, 1593–1607.

Buckley, B. A., Owen, M. E. y Hofmann, G. E. (2001). Adjusting the thermostat: the threshold induction temperature for the heat-shock response in intertidal mussels (genus *Mytilus*) changes as a function of thermal history. *The Journal of Experimental Biology*, 204, 3571–9.

Bustamante, R. H., Branch, G. M., Eekhout, S., Robertson, B., Zoutendyk, P., Schleyer, M., Dye, A., Hanekom, N., Keats, D., Jurd, M. y McQuaid, C. (1995). Gradients of intertidal primary productivity around the coast of South Africa and their relationships with consumer biomass. *Oecologia*, 102, 189–201.

Briggs, J. C. (1974). *Marine Zoogeography*. McGraw Hill, Nueva York. 475 pp.

Chavez, F. P., Strutton, P. G., Friederich, G. E., Feely, R. A., Feldman, G. C., Foley, D. G. y McFadden, M. J. (1999). Biological and chemical response of the equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Niño. *Science*. 286:2126-2131.

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117-143.

Connolly, S. R., Menge, B. A. y Roughgarden, J. (2001). A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast Pacific ocean. *Ecology*, 82, 1799–1813.

Correa, F. y Rodríguez, E. (1998). Análisis de la distribución geográfica de los anomuros (Crustacea: Decapoda) del Golfo de California. *Journal of Biogeography*. 25: 1133-1144.

Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Field, R., Guegan, J. F., Hawkins, B. A. y Kaufman, D. M. (2004). Predictions and tests of climate based hypotheses of broad scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134.

Dayton, P. K. y Tegner, M. J. (1984). Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. *Science*, 224, 283–285.

Durazo, R. y Baumgartner, T. R. (2002). Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Progress in Oceanography*. 54:7-31.

Ekman, S. (1953). Zoogeography of the Sea. *Sidgwick and Jackson*. London. 417 pp.

Faith, D. P., Minchin, P. R. y Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69, 57–68.

Fenberg, P. B., Menge, B. A., Raimondi, P. T. y Rivadeneira, M. M. (2014). Biogeographic structure of the northeastern Pacific rocky intertidal: The role of upwelling and dispersal to drive patterns. *Ecography* 37:1–13.

Fiedler, P. C. (1992). Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. *NOAA Technical Report*. NMFS 109. 65 pp.

Gaines, S. D. y Roughgarden, J. (1985). Larval settlement rate: A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 82, 3707–3711.

Guidetti, P., Bianchi, C., Chiantore, M., Schiaparelli, S., Morri, C. y Cattaneo-Vietti, R. (2004) Living on the rocks: substrate mineralogy and the structure of subtidal rocky substrate communities in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 57–68.

Hickey, B. M. (1979). The California Current System – hypotheses and facts. *Progress in Oceanography*. 8 (4):191-279.

Hickey, B. M. (1998). Coastal oceanography of western North America from the tip of Baja California to Vancouver Island. Páginas: 345- 394. En: Robinson A. R. y K. H. Brink (editores). *The Sea*. John Wiley & Sons, Inc. E.U.A. 1090 pp.

Hofmann, G. y Somero, G. (1995). Evidence for protein damage at environmental temperatures: seasonal changes in levels of ubiquitin conjugates and hsp70 in the intertidal mussel *Mytilus trossulus*. *The Journal of Experimental Biology*, 198, 1509–18.

Hubbs, C. L. (1948). Changes in the fish fauna of western North America correlated with changes in ocean temperature. *Journal of Marine Research* 7:459–482.

Hubbs, C. L. (1960). The marine vertebrates of the outer coast. Symposium The Biogeography of Baja California and adjacent seas. *Systematic Zoology*. 9:134-147.

Huyer, A. y Smith, R. L. (1985). The signature of El Niño off Oregon in 1982-83. *Journal of Geophysical Research*. 90: 7133-7142.

Jablonski, D., Roy, V. y Valentine, J. W., (2006). Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*. 314: 102–106.

Jaccard, (1912), The distribution of the flora of the alpine zone, *New Phytologist* 11:37-50.

Legendre, P. y Legendre, L. (2011). *Numerical Ecology*, 3rd English ed. Amsterdam: Elsevier Science BV.

Lewis, J. R. (1964). *Ecology of rocky shores*, English Universities Press, London.

Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Whittaker, R. J, Brown, J. H. (2010). Biogeography. 4th ed. Sunderland, MA. *Sinauer Associates*. 764p.

Lynn, R. J. y Simpson J. J. (1987). The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Physical Oceanography*. 92: 12,947-12,966.

McPhaden, M. J. (2002). El Niño and La Niña: causes and global consequences. Páginas: 353-370. En: Munn R. E. (editor). Encyclopedia of Global Environmental Change. *John Wiley and Sons*. Reino Unido. 773 pp.

McGowan, J. A., Chelton, D. B y Conversi, A. (1996). Plankton pattern, climate and change in the California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 37: 45- 68.

Menconi, M., Benedetti-Cecchi, L. y Cinelli, F. (1999). Spatial and temporal variability in the distribution of algae and invertebrates on rocky shores in the northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 233, 1–23.

Menge, B. A. y Olson, A. M. (1990). Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in ecology & evolution*, 5, 52–7.

Menge, B. A. y Sutherland, J.P. (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist*, 130, 730–757.

Morgan, L., Maxwell, S., Tsao, F., Wilkinson, T. A. C. y Etnoyer, P., (2005). Áreas prioritarias marinas para la conservación: Baja California al mar de Bering. *Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA) y Marine Conservation Biology Institute*. Canadá. 136 pp.

Moser, H. G. y Smith, P. E. (1993). Larval fish assemblages of the California Current region and their horizontal and vertical distributions across a front. *Bulletin of Marine Science*. 53(2): 645-691.

Murphree, T. y Reynolds, C. (1995). El Niño and La Niña effects on the northeast pacific: the 1991- 1993 and 1988-1989 events. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 36:45-56.

Philander, S. G. H. (1990). El Niño, La Niña and the Southern Oscillation. *Academic Press*. E.U.A. 289 pp.

Picaut, J., Loualalen, M., Menkes, C., Delcroix, T. y McPhaden, M. J. (1996). Mechanism of the zonal displacements of the Pacific Warm Pool: Implications for ENSO. *Science*. 274: 1486-1489.

Pierson, M. O. (1987). Breeding behavior of the Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi*. Páginas: 23-27. En: Croxall, J. P. y Gentry, R. L. (editores). Status, Biology, and Ecology of Fur Seals. Proceedings of an international symposium and workshop, *Cambridge*, England, 23–27 April 1984. NOAA Technical Report. NMFS 51. 212 pp.

Polis, G. A. y Hurd, S. D. (1996). Linking marine and terrestrial food webs – allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity at small islands and coastal land communities. *The American Naturalist*, 147, 396–423.

Raimondi, P. T. (1988). Settlement cues and determination of the vertical limit of an intertidal barnacle. *Ecology*, 69, 400–407.

Rasmusson, E. M. y Carpenter, T. H. (1982). Variations in tropical sea surface temperature and surface wind fields associated with the Southern Oscillation/ El Niño. *Monthly Weather Review* 110: 354–384.

Reid, J. L. Roden, G. I. y Wyllie, J. G. (1958). Studies of the California current system. *California Cooperative Oceanic Fishery Investigations Progress Report* 1. 29-56.

Ricketts, E. F., Calvin, J. y Hedgpeth, J. W. (1985). *Between Pacific Tides*, Stanford University Press, Stanford.

Roden, G. I. (1971). Aspects of the Transition Zone in the Northeastern Pacific. *Journal of Geophysical Research*. 76(15): 3462–3475.

Roy, K., Jablonski, D., Valentine, J. W. y Rosenberg, G. (1998). Marine latitudinal diversity gradients: test of causal hypotheses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. March 95:3699–3702.

Schoch, G. C. y Dethier, M. N. (1996). Scaling up: the statistical linkage between organismal abundance and geomorphology on rocky intertidal shorelines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 201, 37–72.

Sheinbaum, P. J. (2003). Current theories on El Niño-southern oscillation: A review. *Geofísica Internacional*. 42(3):291-305.

Stephenson, T.A. y Stephenson, A. (1961) Life between tide-marks in North America. *Journal of Ecology*, 49, 1–29.

Stepien, C. A. y Rosenblatt, R. H. (1991). Patterns of gene flow and genetic divergence in the northeastern Pacific myxodin Clinidae (Teleostei: Blennioidei), based on allozyme and morphological data. *Copeia*. 1991: 873-896.

Vermeij, G. J. (1978). Biogeography and adaptation. Patterns of marine life. *Harvard University Press*, Cambridge. EUA. 332 pp.

Weingartner, T. (2007). The physical environment of the Gulf of Alaska. Páginas: 12-41. En: Spies R. B. (editor). Long-term ecological change in the northern Gulf of Alaska. 417 pp.

Witman, J. D. y Roy, K. (2009). Marine Macroecology. 1st ed. Chicago: *The University of Chicago Press*. 442 pp.

Wooster, W. S. y Jones, J. H., (1970). California Undercurrent off northern Baja California. *Journal of Marine Research*. 28: 235-250.

WoRMS Editorial Board (2021). World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2021-06-08. doi:10.14284/170

Wyrtki, K. (1965). The annual and semiannual variation of the sea surface temperature in the north Pacific Ocean. *Journal of Limnology and Oceanology*. 10(3): 307-313.

Wyrtky, K. (1966). Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 33-68.

Zacharias, M. A. y Roff, J. C. (2001). Explanations of patterns of intertidal diversity at regional scales. *Journal of Biogeography* 28: 471–483.

Zaytsev, O., Cervantes-Duarte, R., Montante, O. y Gallegos-García, A. (2003). Coastal upwelling activity on the pacific shelf of the Baja California Peninsula. *Journal of Oceanography*. 59(4): 387-535.

Anexo 1. Relación de sitios del Pacífico Nororiental. Se muestra en color azul las costas continentales, en amarillo las costas insulares y en escala de grises los valores de similitud de Jaccard según la riqueza de especies. Valores de 0 a 1, cercanos a cero indican mayor similitud y cercanos a 1 mayor diferencia.

| | Graves H. | Yakobi | Palmerston | Little Ohiat | Sokol Point | Bob Creek | Stornetta | Boat House | Little Harbor | T. Springs | M.Poles | Coronado |
|------------------|-----------|--------|------------|--------------|-------------|-----------|-----------|------------|---------------|------------|---------|----------|
| Yakobi | 0.444 | | | | | | | | | | | |
| Palmerston | 0.704 | 0.642 | | | | | | | | | | |
| Little Ohiat | 0.675 | 0.625 | 0.491 | | | | | | | | | |
| Sokol Point | 0.531 | 0.469 | 0.547 | 0.500 | | | | | | | | |
| Bob Creek | 0.679 | 0.556 | 0.736 | 0.649 | 0.533 | | | | | | | |
| Stornetta | 0.738 | 0.690 | 0.544 | 0.653 | 0.537 | 0.649 | | | | | | |
| Boat House | 0.743 | 0.686 | 0.746 | 0.643 | 0.583 | 0.633 | 0.643 | | | | | |
| Little Harbor | 0.837 | 0.844 | 0.788 | 0.765 | 0.813 | 0.763 | 0.765 | 0.683 | | | | |
| Thousand Springs | 0.829 | 0.837 | 0.762 | 0.827 | 0.804 | 0.784 | 0.702 | 0.667 | 0.682 | | | |
| Marker Poles | 0.743 | 0.722 | 0.767 | 0.787 | 0.658 | 0.633 | 0.643 | 0.545 | 0.615 | 0.556 | | |
| Coronado S. | 0.971 | 0.972 | 0.914 | 0.923 | 0.946 | 0.938 | 0.880 | 0.864 | 0.843 | 0.855 | 0.846 | |
| Todos Santos | 0.965 | 0.966 | 0.907 | 0.926 | 0.933 | 0.924 | 0.878 | 0.878 | 0.847 | 0.843 | 0.878 | 0.392 |
| La Bufadora | 0.800 | 0.810 | 0.800 | 0.804 | 0.750 | 0.714 | 0.702 | 0.595 | 0.651 | 0.600 | 0.595 | 0.766 |
| San Martin | 0.985 | 1.000 | 0.957 | 0.987 | 0.986 | 0.984 | 0.918 | 0.923 | 0.866 | 0.879 | 0.889 | 0.634 |
| La Chorera | 0.870 | 0.875 | 0.845 | 0.860 | 0.796 | 0.775 | 0.774 | 0.698 | 0.591 | 0.667 | 0.727 | 0.761 |
| Punta Baja | 0.771 | 0.816 | 0.841 | 0.833 | 0.718 | 0.621 | 0.727 | 0.618 | 0.605 | 0.583 | 0.576 | 0.806 |
| San Jeronimo | 0.973 | 0.974 | 0.929 | 0.940 | 0.949 | 0.942 | 0.888 | 0.873 | 0.822 | 0.865 | 0.857 | 0.379 |
| Guadalupe (2019) | 0.955 | 0.967 | 0.930 | 0.950 | 0.958 | 0.953 | 0.929 | 0.910 | 0.830 | 0.865 | 0.885 | 0.695 |
| Guadalupe (2011) | 0.972 | 0.987 | 0.960 | 0.976 | 0.988 | 0.971 | 0.939 | 0.917 | 0.865 | 0.877 | 0.901 | 0.654 |
| San Benito | 0.987 | 1.000 | 0.972 | 0.978 | 0.988 | 0.987 | 0.955 | 0.923 | 0.861 | 0.886 | 0.909 | 0.577 |
| Cedros | 0.988 | 0.988 | 0.954 | 0.957 | 0.966 | 0.962 | 0.946 | 0.914 | 0.881 | 0.905 | 0.900 | 0.663 |
| El Tivo | 0.781 | 0.829 | 0.869 | 0.844 | 0.850 | 0.800 | 0.762 | 0.697 | 0.639 | 0.694 | 0.613 | 0.871 |
| Babencho Grande | 0.848 | 0.889 | 0.885 | 0.891 | 0.846 | 0.833 | 0.814 | 0.645 | 0.667 | 0.647 | 0.552 | 0.850 |
| El Nido | 0.800 | 0.848 | 0.862 | 0.860 | 0.838 | 0.778 | 0.805 | 0.667 | 0.606 | 0.625 | 0.571 | 0.864 |

| | | | | | | | | | | | | |
|----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| La Cueva | 0.806 | 0.853 | 0.864 | 0.864 | 0.811 | 0.786 | 0.780 | 0.633 | 0.618 | 0.636 | 0.536 | 0.847 |
| La Palma | 0.886 | 0.921 | 0.905 | 0.917 | 0.878 | 0.875 | 0.844 | 0.735 | 0.639 | 0.694 | 0.656 | 0.833 |

| | T. Santos | La Bufadora | S. Martin | La Chorera | Punta Baja | S. Jeronimo | Guadalupe (2019) | Guadalupe (2011) | S. Benito | Cedros | El Tivo | B. Grande | El Nido | La Cueva |
|------------------|-----------|-------------|-----------|------------|------------|-------------|------------------|------------------|-----------|--------|---------|-----------|---------|----------|
| La Bufadora | 0.815 | | | | | | | | | | | | | |
| San Martin | 0.575 | 0.862 | | | | | | | | | | | | |
| La Chorera | 0.780 | 0.421 | 0.853 | | | | | | | | | | | |
| Punta Baja | 0.818 | 0.406 | 0.850 | 0.382 | | | | | | | | | | |
| San Jeronimo | 0.430 | 0.817 | 0.500 | 0.811 | 0.838 | | | | | | | | | |
| Guadalupe (2019) | 0.631 | 0.852 | 0.678 | 0.871 | 0.857 | 0.670 | | | | | | | | |
| Guadalupe (2011) | 0.581 | 0.861 | 0.592 | 0.868 | 0.868 | 0.625 | 0.260 | | | | | | | |
| San Benito | 0.545 | 0.857 | 0.623 | 0.821 | 0.847 | 0.532 | 0.657 | 0.610 | | | | | | |
| Cedros | 0.693 | 0.850 | 0.721 | 0.843 | 0.885 | 0.621 | 0.743 | 0.689 | 0.575 | | | | | |
| El Tivo | 0.899 | 0.618 | 0.839 | 0.692 | 0.600 | 0.864 | 0.864 | 0.877 | 0.871 | 0.908 | | | | |
| Babencho Grande | 0.883 | 0.563 | 0.877 | 0.649 | 0.536 | 0.862 | 0.877 | 0.892 | 0.870 | 0.892 | 0.458 | | | |
| El Nido | 0.895 | 0.625 | 0.852 | 0.667 | 0.500 | 0.875 | 0.859 | 0.871 | 0.882 | 0.904 | 0.333 | 0.381 | | |
| La Cueva | 0.882 | 0.448 | 0.855 | 0.639 | 0.462 | 0.859 | 0.875 | 0.891 | 0.868 | 0.890 | 0.364 | 0.250 | 0.350 | |
| La Palma | 0.870 | 0.576 | 0.860 | 0.622 | 0.552 | 0.846 | 0.878 | 0.894 | 0.855 | 0.878 | 0.480 | 0.238 | 0.478 | 0.286 |

Insular Biogeographic Relationships of *Littorina keenae* Rosewater, 1978, from Isla Guadalupe and Isla Cedros in the Mexican Pacific, a morphometric analysis

Relaciones Biogeográficas Insulares de *Littorina keenae* Rosewater, 1978, de Isla Guadalupe e Isla Cedros en el Pacífico Mexicano, un análisis morfométrico

Alfredo Ortiz-Sartorius^{1,2}, Francisco Correa-Sandoval^{1*},
Eduardo Santamaría-del Angel², Ivone Giffard-Mena², Faustino Camarena-Rosales².

Resumen

Se realizó un análisis morfométrico del gasterópodo del intermareal rocoso *Littorina keenae* Rosewater, 1978, de Isla Guadalupe e Isla Cedros, en el Pacífico Mexicano. El análisis consideró la distancia existente entre seis puntos de la concha con los cuales se obtuvo cuatro parámetros fenéticos. Se desarrollaron Análisis de Componentes Principales (ACP) y de Funciones Empíricas Ortogonales (FEO). La correlación Canónica mostró tres grupos homogéneos entre sí pero que difieren uno del otro. Estas disimilitudes probablemente reflejan el efecto sinérgico de las variables ambientales insulares como la temperatura, el oleaje, la pendiente de la franja del intermareal y la influencia de la Corriente de California. El ACP mostró sensibilidad para diferenciar, a nivel ecológico, entre poblaciones de la misma especie; además, con la creación de las FEO, se demuestra que las diferencias entre los grupos tienen probablemente una explicación a nivel filogenético; no obstante, es necesario realizar más estudios. El uso de las distancias entre puntos sobre la concha del organismo, como dato-base, además de la descripción de los caracteres fenéticos tradicionales, es una aproximación objetiva debido a que se elimina el sesgo producido en las tallas ocasionadas a las diferencias de edad de los organismos. A partir de los resultados de este estudio, se propone el uso de distancias y razones de distancias entre puntos de la concha de litorínidos como una aproximación complementaria a la taxonomía clásica y a la ecología de las comunidades.

¹Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103, Carretera Tijuana-Ensenada, CP 22860. Ensenada, Baja California, México.

²Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México.

*Autor de correspondencia: Francisco Correa-Sandoval, correa@uabc.edu.mx

Palabras claves: Componentes Principales, Funciones Empíricas Ortogonales, Reserva de la Biosfera, morfometría.

Abstract

A morphometric analysis of the rocky intertidal gastropod *Littorina keenae* Rosewater, 1978, from Guadalupe and Cedros Islands, in the Mexican Pacific was performed. The analysis considered the distance among six shell points with which four phenetic parameters were obtained. Principal Component Analysis (PCA) and Empirical Orthogonal Function Analysis (EOF) were developed. The Canonical correlation showed three groups homogeneous with each other but differed from each other. These dissimilarities probably reflect the synergistic effect of island environmental variables such as temperature, swell, the intertidal zone's slope, and the California Current influence. The PCA showed sensitivity to differentiate, at an ecological level, among populations of the same species; Furthermore, with the creation of the EOFs, it is shown that the differences among the groups probably have an explanation at the phylogenetic level; however, more studies are needed. The use of distances among points on the shell, as a database, and the description of the traditional phenetic characters, is an objective approach because of the bias produced in the sizes caused by organisms' age differences. Based on this study's results, the use of distances and distance ratios among points of the littorinid shell is proposed as a complementary approach to classical taxonomy and community ecology.

Keywords: Principal Component Analysis, Empiric Ortogonal Function, Biosphere Reserves, morphometrics.

Introducción

Uno de los primeros pasos para entender la ecología y evolución de las especies es la cuantificación del cambio fenotípico (Queiroga *et al.*, 2011). La mayoría de los rasgos morfológicos de la concha que son empleados para analizar la variación morfológica y su plasticidad, responden a factores ecológicos tales como el oleaje, el riesgo a la desecación o depredación (Trussel, 2000; Vermeij, 1973, 1978). Así mismo, los estudios en ecología de las comunidades marinas a menudo analizan

el efecto de los factores bióticos y abióticos en la distribución y abundancia de organismos intermareales, así como en la estructura y dinámica de las comunidades (Connell, 1972; Underwood y Chapman, 1996; Underwood y Denley, 1984). Factores físicos como la temperatura, altura de la marea, exposición al oleaje, tipo y heterogeneidad del sustrato, pueden afectar la abundancia y distribución de las especies que habitan la zona intermareal (Herrera-Paz *et al.*, 2013). El análisis del efecto de estos factores genera las bases para comprender cómo ocurren las interacciones biológicas y cómo la presencia o ausencia de una especie en particular en la comunidad, depende de contar con las condiciones ambientales apropiadas (Almada y Faria, 2004; Murray *et al.*, 2002; Ritter, 2009).

Las islas situadas en el Pacífico bajacaliforniano son conocidas por su alta biodiversidad, endemismos de flora y fauna, además de bajos niveles de disturbio antropogénico (Ceballos *et al.*, 1998; Donlan, 2000). Son sitios ideales para realizar estudios de diversidad biológica, biogeografía y evolución debido a su variación en tamaño, distancia al continente, topografía, clima y geología; características que tienen un efecto importante sobre la diversidad de especies y los grados de endemismo (Oberbauer, 1984, 2000). En estos ambientes insulares, los invertebrados son un componente sobresaliente de la zona intermareal rocosa (Vassallo *et al.*, 2014). Estos se encuentran distribuidos en los tres niveles en que se subdivide esta zona: La franja superior, media e inferior, las cuales abarcan una amplia gama de grupos funcionales. Estos grupos son responsables de la transferencia de energía dentro de la comunidad y entre biomas vecinos (Vassallo *et al.*, 2014). Al ser la interface océano-tierra, la heterogeneidad ambiental del intermareal influye en las especies generando una gran variabilidad en la morfología, así como en el tamaño de los organismos, producto de las adaptaciones a las condiciones del nivel de marea (Nybakken, 2005); el género *Littorina* (Gastropoda, Littorinidae) es un ejemplo de lo anterior. Las especies del género *Littorina* soportan gradientes extremos de estrés ambiental y, desde el punto de vista ecológico, se desempeñan como pastoreadores (Rolan-Álvarez *et al.*, 2015).

A pesar de que los gasterópodos litorínidos son abundantes y de fácil recolección (Seapy y Litter, 1993, Rolán-Álvarez *et al.*, 2015), no existen hasta ahora estudios que caractericen y analicen las relaciones insulares de *Littorina* en la Isla Guadalupe e Isla Cedros, en el Pacífico bajacaliforniano. Al ser Isla Guadalupe una Reserva de la Biosfera, con especies endémicas (SEMARNAT, 2013), se hace imperativo generar información básica de las especies que ocurren en estas islas con el fin de conocer y administrar los recursos bióticos de manera adecuada. De acuerdo con lo anterior, en el presente estudio se realizó un análisis morfométrico comparativo interpoblacional de *Littorina*

keena de Isla Guadalupe e Isla Cedros, ésta última ubicada dentro la zona de transición entre las Provincias Californiana y Mexicana (Correa-Sandoval, 1995). Con fines de referencia, una población de *Littorina plena* Gould, 1849 de la costa del Pacífico de la Península de Baja California se agregó a los análisis. Para el análisis morfométrico comparativo interpoblacional se empleó el Análisis de Componentes Principales (ACP). El estudio incluyó la caracterización de la riqueza morfométrica de las poblaciones de *L. keena* y *L. plena* con base en la aplicación de Funciones Empíricas Ortogonales (FEO).

Conocer la biología y ecología de las especies del intermareal rocoso, a diferentes escalas de tiempo-espacio y cómo son éstas influidas por los procesos oceanográficos, proporcionará una base de conocimiento más amplia que ayude a entender y aplicar los principios de la biogeografía insular de MacArthur y Wilson (1963). Para la identificación taxonómica de las especies es importante la aplicación de análisis estadísticos robustos que sean sensibles a las respuestas sinérgicas de las especies, como se propone en el presente estudio con el uso del ACP y la creación de las FEO. Consideramos que lo de mayor relevancia en este trabajo es la determinación de caracteres o rasgos fenéticos y cómo combinar éstos con razones de distancia entre caracteres que permiten identificar y separar los parámetros fenéticos con probable valor biogeográfico y ecológico.

Materiales y Métodos

Los organismos de *Littorina keena* provienen de dos localidades de Isla Guadalupe: Campo Oeste (28° 58' 39" N, 118° 18' 29" W) y Punta Sur (28° 52' 49" N, 118° 17' 35" W) recolectados durante noviembre 2016 y febrero 2017 (Fig. 1); y de cuatro sitios de Isla Cedros: Punta Norte (28° 21' 48" N, 115° 11' 52" W), San Agustín (28° 04' 49" N, 115° 20' 27" W), Punta Prieta (28° 02' 15" N, 115° 15' 14" W) y Punta Morro (28° 01' 53" N, 115° 11' 16" W) obtenidos durante los meses de noviembre de 2011 y febrero 2017 (Fig. 1.2). En cada localidad insular se recolectaron 50 especímenes de la franja media-alta del intermareal rocoso. De la especie *Littorina plena* se recolectaron 50 especímenes del intermareal rocoso frente a la Universidad Autónoma de Baja California-Campus Ensenada (31° 51' 41" N, 116° 40' 03" W) en el estado de Baja California, en septiembre del 2017. Los organismos recolectados se preservaron en una solución saturada de sal en bolsas de cierre hermético para luego ser depositados en un contenedor con una mezcla de hielo, cloruro de sodio (NaCl) y alcohol etílico con el objetivo de mantener la temperatura por debajo de los -15 °C hasta su transporte

y disección en el laboratorio de Genética de Poblaciones y Biología Molecular del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC)

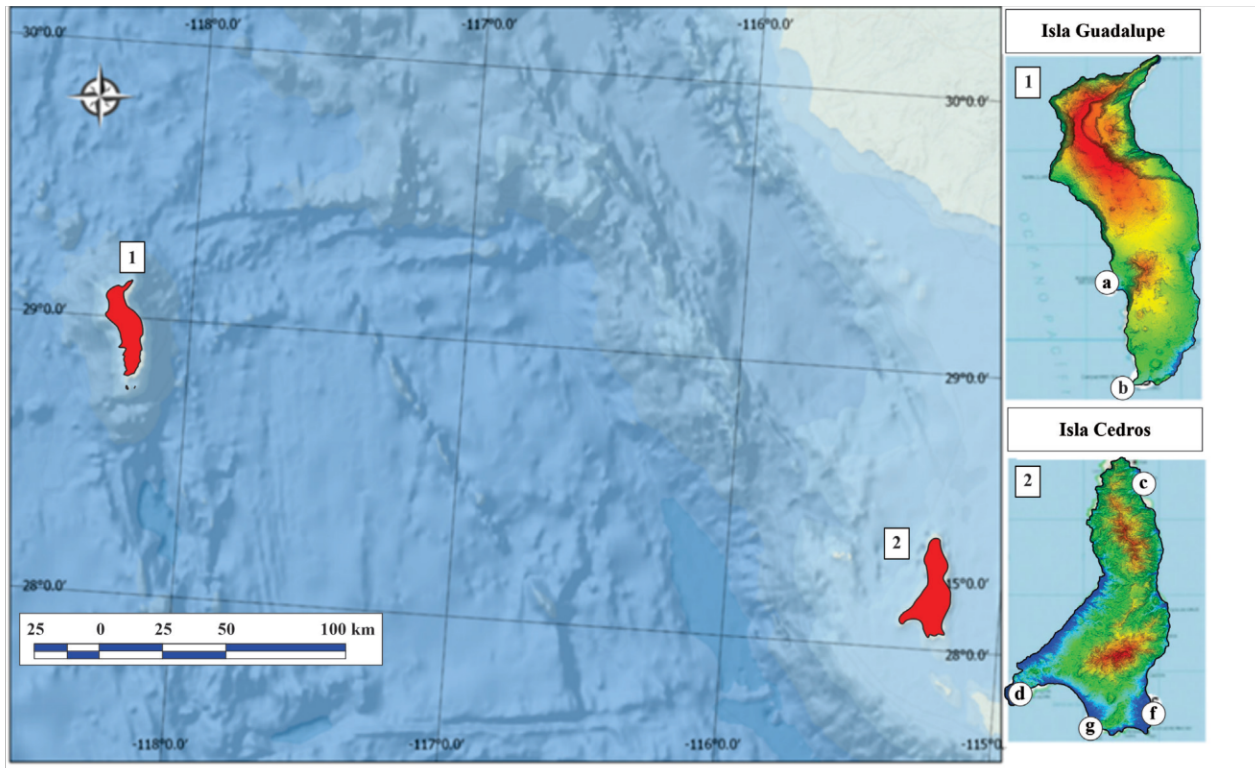


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio y poblaciones de *Littorina keenae*. 1. Campo Oeste (a) y Punta Sur (b) en Isla Guadalupe. 2. Punta Norte (c), San Agustín (d), Punta Prieta (e) y Punta Morro (f) en Isla Cedros.

Análisis morfométrico

Con un vernier metálico (Sylvac Ultra-Cal Mark III), se determinó la distancia entre seis puntos de la concha con los cuales se generaron cuatro parámetros fenéticos: largo de la concha (A-B), ancho de la concha (C-D), altura de la apertura (A-E) y ancho de la apertura (F-D) (Fig. 2).

Para el análisis morfométrico comparativo interpoblacional de *Littorina keenae* de Isla Guadalupe e Isla Cedros y su diferenciación con la población-especie de referencia de *L. plena*, se empleó el ACP. Se utilizó la muestra heterogénea de los datos cuantitativos estandarizados (ecuación 1), donde Z es la anomalía estandarizada, X es el valor observado de la variable, \bar{X} y SD son el promedio y la desviación estándar, respectivamente. Esta transformación indica el número de desviaciones estándar en las que ocurren las variaciones con respecto al promedio; si es negativo, indica que el valor de la variable está por debajo del promedio, valores positivos indican que el valor medido está por arriba del promedio.

$$Z = \frac{(x - \bar{x})}{SD} \quad (\text{Ecuación 1})$$

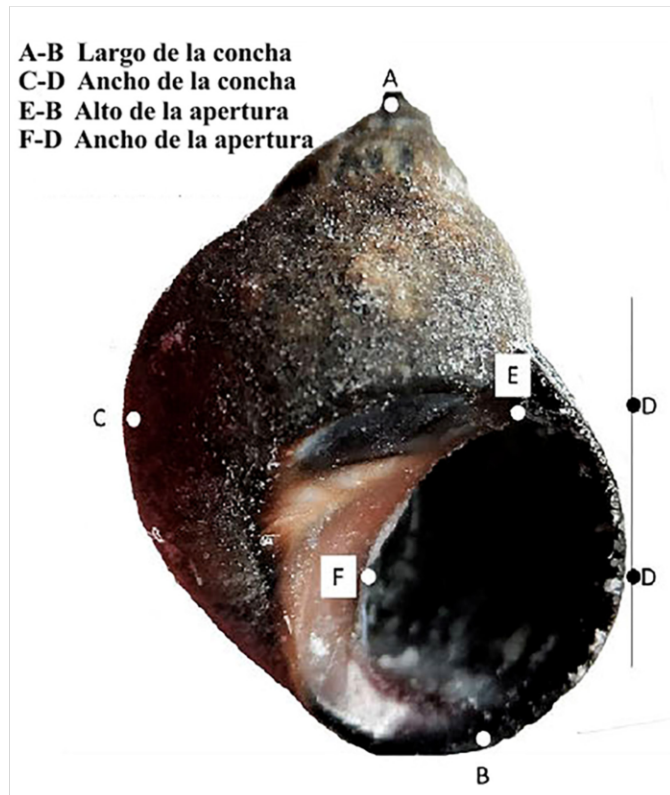


Figura 2. Parámetros fenéticos de la concha de *Littorina keenae*.

La función del ACP fue separar las poblaciones en grupos relativamente homogéneos y distintos unos de otros (Santamaría-del Ángel *et al.*, 2015). Esta separación es originada por los componentes que genera el ACP, los cuales son la mejor combinación lineal de los caracteres originales y reducen el grupo de datos multivariados, a unas pocas variables, pero sin pérdida de la información contenida en los datos originales (James y McCulloch, 1990; Santamaría-del Ángel, 1994). La aproximación matemática del ACP implicó realizar el cálculo de los componentes, expresados como una ecuación polinomial de primer orden. El cálculo inicia a partir de una matriz rectangular que integra a j variables (valores de la distancia entre 6 puntos de la concha) con ni observaciones (individuos). Esta matriz permitió calcular la matriz de correlación, que es cuadrática y simétrica, a partir de la cual se calcularon los valores propios (*eigen* valor) y los vectores propios (*eigen* vectores) (Santamaría-del Ángel *et al.*, 2015). Mediante los *eigen* valores, se identificó el número de componentes que fueron estadísticamente significativos en la aproximación matemática del ACP o, cuyo valor propio fue ≥ 1.0 . Los coeficientes de la ecuación polinomial, con la que son expresados los componentes, son los vectores propios. El componente principal I (CP I) y el componente principal II (CP II) se describen en las siguientes ecuaciones:

$$CP I = b_{1a} * A + b_{1b} * B + b_{1c} * C + b_{1d} * D + \dots + b_{1j} * j$$

$$CP II = b_{2a} * A + b_{2b} * B + b_{2c} * C + b_{2d} * D + \dots + b_{2j} * j$$

Posteriormente, se graficaron los valores del CP I y II para obtener los grupos de poblaciones con características similares y con rasgos diferentes.

Las FEO se calcularon mediante el ACP para recrear los prototipos morfométricos de las poblaciones y efectuar comparaciones entre ellas. Debido a que el CP I del ACP de cada población fue la mejor combinación lineal de los cuatro parámetros fenéticos analizados, se seleccionó como el “prototipo” SFEO de cada población ya que expresa la mayor proporción de la varianza del modelo y se caracteriza por ser ortogonal con respecto al resto de componentes significativos generados. Posteriormente, se aplicó un Análisis de Agrupamiento (Cluster Analysis) y se construyó un dendrograma de los prototipos de organismos de cada sitio, de acuerdo a las características que presentaron, como una respuesta a la interacción con el medio, que en este caso se interpreta como las condiciones ambientales (Santamaría-del Ángel *et al.*, 2015).

Resultados y discusión

Componentes Principales (ACP)

Mediante la aproximación del ACP se obtuvo, de acuerdo con el principio de Hotelling (1931, 1933) (valor propio ≥ 1), un componente significativo para cada una de las poblaciones de *L. keenae* provenientes de Isla Guadalupe e Isla Cedros. La proporción de la varianza explicada por el primer componente (CP I) siempre fue $> 80\%$, con la excepción de Campo Oeste en Isla Guadalupe; y la proporción acumulativa entre el primer y segundo componente siempre fue $> 90\%$, con la excepción de Punta Sur en Isla Guadalupe (89%). Para la población de Punta Morro en Isla Cedros, se identificaron tres parámetros fenéticos asociados al Primer Componente Principal: A-B, C-D y E-B; éstos variaron entre sí, mientras que al segundo componente se asoció el parámetro F-D. Este mismo patrón se observa en las poblaciones de San Agustín, Punta Norte en Isla Cedros y en Campo Oeste, en la Isla Guadalupe (Tabla I).

En Punta Prieta (Isla Cedros), los parámetros fenéticos A-B y E-B se asociaron al CP I mientras que C-D y F-D se relacionaron al segundo componente (CP II). En Punta Sur (Isla Guadalupe), los parámetros A-B, C-D y F-D se asociaron al CP I, mientras que E-B se asoció al CP II y varió inversamente con respecto a los otros caracteres. De lo anterior, el parámetro fenético F-D se explica

por el CP II en 5 de las 6 poblaciones de *L. keenae*, con la excepción de Punta Sur (Isla Guadalupe), donde el parámetro E-B se asocia al CP II (Tabla I).

Tabla I. Valores de los dos Componentes Principales de las distancias métricas entre parámetros fenéticos: altura de la concha (AB), ancho de la concha (CD), altura de la apertura (EB) y ancho de la apertura (FD) de *Littorina keenae*.

| Variable | Isla Cedros | | | | | | Isla Guadalupe | | | | | |
|----------|-------------|--------|-------------|--------|--------------|--------|----------------|--------|-------------|--------|------------|--------|
| | Punta Morro | | San Agustín | | Punta Prieta | | Punta Norte | | Campo Oeste | | Punta Sur. | |
| | CP I | CP II | CP I | CP II | CP I | CP II | CP I | CP II | CP I | CP II | CP I | CP II |
| A-B | 0.506 | -0.136 | 0.501 | -0.490 | 0.522 | -0.090 | 0.500 | -0.490 | 0.524 | -0.100 | 0.514 | 0.035 |
| C-D | 0.501 | -0.238 | 0.508 | -0.310 | 0.462 | -0.740 | 0.506 | -0.140 | 0.539 | -0.170 | 0.512 | 0.388 |
| E-B | 0.503 | -0.419 | 0.507 | 0.037 | 0.533 | 0.167 | 0.507 | 0.175 | 0.496 | -0.450 | 0.477 | -0.840 |
| F-D | 0.491 | 0.854 | 0.484 | 0.808 | 0.479 | 0.637 | 0.484 | 0.838 | 0.435 | 0.868 | 0.496 | 0.373 |

De acuerdo con el ACP en función de las similitudes de los parámetros fenéticos, en la distribución espacial de las seis poblaciones de *L. keenae* (Fig. 3), se observan tres grupos, los cuales se diferencian entre sí, de acuerdo a la amplitud de los ángulos partiendo de un eje central; esto es, entre mayor sea la amplitud del ángulo, mayor será la diferencia de las poblaciones y viceversa. El primer grupo está conformado por Punta Norte (Isla Cedros), Campo Oeste y Punta Sur (Isla Guadalupe), con valores dentro del plano cartesiano (+,-), el segundo grupo está compuesto por Punta Prieta y San Agustín de Isla Cedros (+,+) y el tercero por Punta Morro en Isla Cedros (-,-).

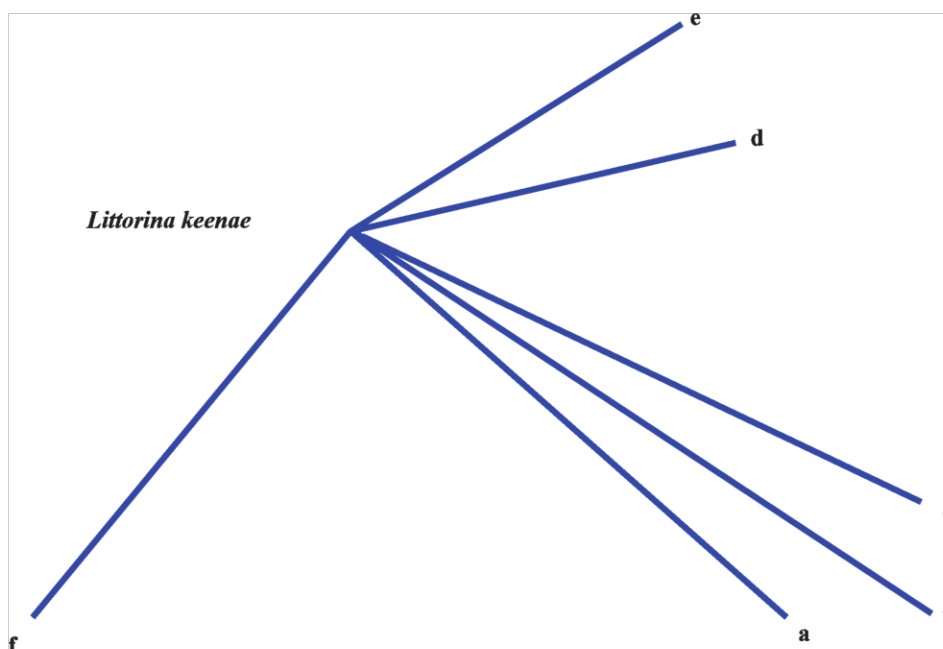


Figura 3. Distribución espacial de las seis poblaciones de *Littorina keenae* de acuerdo con el ACP de la similitud entre las distancias métricas estandarizadas de los cuatro parámetros fenéticos. Isla Guadalupe: Campo Oeste (a) y Punta Sur (b) e Isla Cedros: Punta Norte (c), San Agustín (d), Punta Prieta (e) y Punta Morro (f).

En la Tabla II se muestran los valores de los CP I y CP II, con una varianza de 3.44 y 2.12, respectivamente; juntos, explican el 92% de la varianza. La población de Punta Morro (Isla Cedros) presenta un valor negativo en el CP I, no así el resto de las poblaciones. Para el caso de San Agustín y Punta Norte (Isla Cedros) y Punta Sur (Isla Guadalupe), su varianza se encuentra mejor explicada por el CP I y, al presentar un valor positivo, indica una varianza lineal; Punta Prieta y Campo Oeste (Isla Guadalupe) presentan valores mayores en el CP II y un valor negativo para el último caso.

Tabla II. Valores de los dos Componentes Principales de cada población insular de *Littorina keenae*.

| Variable | Componente I | Componente II |
|----------------|--------------|---------------|
| Isla Cedros | | |
| Punta Morro | -0.257 | -0.593 |
| San Agustín | 0.503 | 0.211 |
| Punta Prieta | 0.404 | 0.446 |
| Punta Norte | 0.440 | -0.257 |
| Isla Guadalupe | | |
| Campo Oeste | 0.361 | -0.437 |
| Punta Sur | 0.441 | -0.383 |
| Varianza | 3.44 | 2.12 |
| % Varianza. | 57 | 35 |

Prototipo de poblaciones (FEO)

Las FEO estandarizadas (SFEO) de Punta Morro, San Agustín, Punta Prieta, Punta Norte (Isla Cedros), Campo Oeste y Punta Sur (Isla Guadalupe), explicaron una proporción de la variancia > 96% expresando un valor propio (*eigen value*) > a 1; por lo tanto, según el principio de Hotelling (1931, 1933), las funciones empíricas ortogonales o los organismos “prototipo” de cada localidad se consideran estadísticamente significativos. De acuerdo con los coeficientes de correlación existentes entre los organismos prototipo de *Littorina keenae* de las diferentes poblaciones, se obtuvo un dendrograma (Fig. 4) que agrupa, de mayor a menor similitud, las siguientes localidades: Campo Oeste y Punta Sur (Isla Guadalupe) en un 97% de similitud y éstos, a su vez, con Punta Norte (Isla Cedros) con 85.8% de similitud. En un siguiente grupo se encontró a San Agustín y Punta Prieta (Isla Cedros) que se asemejan en 94% y, a su vez, en 69.7% al primer grupo; finalmente, Punta Morro (Isla Cedros), se asemeja 36.2% a los dos grupos anteriores como se observa en la Fig. 4.

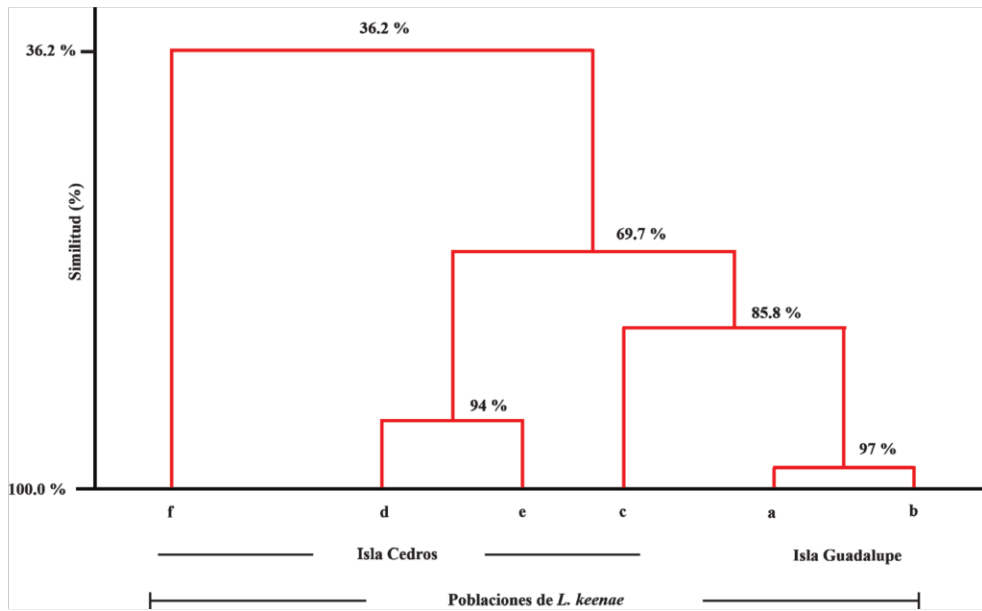


Figura 4. Análisis de agrupamiento de acuerdo con el porcentaje de similitud de Funciones Empíricas Ortogonales (FEO) entre las poblaciones “prototipo” de *Littorina keenae*: Isla Guadalupe: Campo Oeste (a) y Punta Sur (b), e Isla Cedros: Punta Norte (c), San Agustín (d), Punta Prieta (e) y Punta Morro (f).

A partir de los resultados obtenidos del ACP y de la creación de las SFEO, a continuación, se discute la probable incidencia de los factores abióticos en la variación de los parámetros fenéticos de las poblaciones de *L. keenae*, tales como el patrón de circulación oceánica, la temperatura superficial del mar, la exposición al oleaje y el ángulo de la pendiente de la franja del intermareal. El primer grupo está formado por organismos que presentaron los valores más altos de distancia promedio de los parámetros fenéticos, en comparación al resto de las poblaciones y pertenecen a Campo Oeste, Punta Sur (Isla Guadalupe) y Punta Norte (Isla Cedros) (Tabla III). En estas localidades, las costas están protegidas por pequeñas bahías y, por lo tanto, no están expuestas al oleaje (Tabla III).

El segundo grupo está formado por los organismos de tallas más pequeñas y corresponden a las poblaciones de Punta Prieta y San Agustín, ambas en Isla Cedros (Tabla III). La primera localidad tiene la franja costera expuesta al oleaje; por el contrario, la costa en San Agustín está protegida dentro de una bahía. Finalmente, Punta Morro de Isla Cedros (Tabla III), con tallas intermedias, presenta la costa expuesta. De acuerdo con Rolan-Álvarez *et al.* (2015), quienes señalan que la diferencia de tallas en litorínidos puede interpretarse desde el punto de vista ecológico, existen dos agentes de selección: la depredación por cangrejos y la fuerza del oleaje. En el primer caso, experimentos en laboratorio demostraron que los cangrejos prefieren generalmente presas de menor tamaño (Behrens *et al.*, 1998; Pérez *et al.*, 2009). Otros estudios como el de Queiroga *et*

al. (2011), quienes analizaron la variación morfométrica en *Littorina saxatilis* y *Melarphaphe neritoides* de la costa oeste de la Península Ibérica, observaron que las costas expuestas al oleaje tienden a presentar menos cangrejos depredadores y que la principal fuerza selectiva que actúa en los litorínidos, es el riesgo de desprenderse de las rocas. Estas condiciones probablemente tienden a producir conchas más globulares que reducen la fricción y con una apertura mayor que permite acomodar un pie más grande. Por otro lado, estos autores mencionan que, en las costas protegidas, el riesgo de ser depredados es mayor y tienden a permanecer un periodo mayor en desecación al reducirse la brisa producida por las olas al romper en las rocas. Este tipo de ambiente favorece a los organismos con conchas más gruesas y aperturas más pequeñas (Queiroga *et al.*, 2011). Sin embargo, Vázquez-Aguilar (2019), en su estudio sobre la estructura de la comunidad de macroinvertebrados del intermareal rocoso en Isla Guadalupe, no encontró evidencias que demuestren una mayor abundancia de depredadores entre Campo Oeste y Punta Sur.

Tabla III.- Valores de distancia promedio de los parámetros fenéticos de las seis poblaciones insulares de *Littorina keenae* y su comparación con *L. plena* (parámetros fenéticos: altura de la concha (AB), ancho de la concha (CD), altura de la apertura (EB) y ancho de la apertura (FD); valores expresados en mm; E = costa expuesta al oleaje, P = costa protegida del oleaje).

| | <i>Littorina keenae</i> | | | | Isla Guadalupe | | <i>L. plena</i> |
|-----------------------------------|-------------------------|-------------|--------------|-------------|----------------|-----------|-----------------|
| | Isla Cedros | | | | Campo Oeste | Punta Sur | Baja |
| | Punta Morro | San Agustín | Punta Prieta | Punta Norte | | | Ensenada |
| Tipo de Costa | E | P | E | P | P | P | |
| Ángulo de la zona del intermareal | 5° | 15° | 20° | 8° | 6° | 10° | |
| Parámetro fenético | | | | | | | |
| A-B | 9.77 | 7.14 | 6.16 | 11.21 | 13.25 | 12.95 | 6.27 |
| C-D | 7.23 | 5.86 | 5.48 | 9.18 | 9.92 | 9.76 | 4.04 |
| E-B | 7.13 | 5.42 | 4.49 | 7.90 | 8.60 | 8.61 | 3.80 |
| F-D | 3.93 | 2.73 | 2.27 | 4.75 | 5.17 | 4.85 | 2.32 |

En lo concerniente al efecto producido por la energía de las olas, Trussell (1997) encontró en *Littorina obtusata*, que los organismos presentes en costas expuestas a un oleaje más intenso, con frecuencia presentaban tasas de crecimiento más elevadas que los organismos de costas protegidas. Al alcanzar más rápido un mayor tamaño, los organismos pueden sujetarse con mayor fuerza a las rocas en comparación a los de menor dimensión. Contrario a los resultados de Trussell (1997), los organismos de Campo Oeste y Punta Sur (Isla Guadalupe) y Punta Norte (Isla Cedros), con costas protegidas, fueron los de mayor tamaño; los individuos de Punta Prieta y Punta Morro (Isla Cedros) con costa expuesta, registraron menores tallas (Tabla III). Otra posible explicación al patrón de tamaños registrados en el presente estudio es aquel que hace

referencia al grado de inclinación de la franja del intermareal pues se asocian otros factores de tipo abiótico como son la superficie o área potencial para ser ocupada por las especies, además del tiempo que permanece expuesta a la desecación. Vázquez-Aguilar (2019) encontró un patrón de asociación entre el grado de inclinación de la zona del intermareal y la diversidad de especies y las densidades poblacionales. Este autor observó que, al disminuir el grado de inclinación de la franja, se incrementa el ancho y, por lo tanto, el área o superficie; esto trae por consiguiente una mayor riqueza y diversidad de especies, de acuerdo con los principios de Teoría de Islas de MacArthur y Wilson (1963). Vázquez-Aguilar (2019) señala en su estudio que en el intermareal medio, se encontraron un mayor número de individuos y especies que se caracterizan por tener una fuerte capacidad de adherencia al sustrato, como lo son anémonas, balanos y mejillones, ya que es ahí donde el oleaje golpea con más fuerza. Una de las características principales y comunes de la zona del intermareal rocoso en San Agustín y Punta Prieta, es que presentan ángulos de las pendientes de 15° y 20°, respectivamente, siendo estas las de mayor inclinación (Tabla III); en Punta Morro, Punta Norte, Campo Oeste y Punta Sur, los ángulos oscilan de 5 a 10°. En el caso de los litorínidos, al menos para las poblaciones de *L. keenae* del presente estudio, solo aquellos de menor tamaño podrían eventualmente protegerse y esconderse mejor en las horadaciones y grietas de las rocas. Lo anterior podría explicar en forma parcial la presencia de organismos de menor tamaño asociados a una mayor pendiente del intermareal y, viceversa, los de mayor tamaño asociados a una menor pendiente (Tabla III). Por otro lado, de acuerdo al patrón de distribución ecológico probablemente más antiguo (Connor y McCoy, 1979; Drakare *et al.*, 2006; Lomolino y Weiser, 2001; Rosenzweig, 1995), la relación área-especie (SAR), posiblemente trae como consecuencia la reducción en el número de especies que habitan la superficie del intermareal, lo que da lugar a una disminución de la competencia interespecífica; sin embargo, la competencia intraespecífica por espacio y alimento tiende a incrementarse (Vermeij, 1978). Bergeron y Bourget (1986) en su estudio sobre topografía costera, señalan que el ángulo de la pendiente y la heterogeneidad del hábitat en el plano espacial, con relación a uno o varios descriptores físicos o biológicos, cualitativos o cuantitativos, favorecen la estabilidad del ecosistema. Estos regulan los patrones de diversidad de especies y constituyen uno de los principales factores que inciden en la estructura y dinámica de los sistemas biológicos; a su vez, éstos influyen en los mecanismos evolutivos que regulan la selección del hábitat y determinan la morfología, el comportamiento y la habilidad de las especies para obtener alimento (Cody, 1985; Menge y Olson, 1990; Menge *et al.*, 1985).

El estudio de la morfometría mediante el ACP permite elaborar hipótesis para asociar el

ambiente con la biología del organismo (Wainwright y Reilly, 1994). De esta forma, es posible identificar diferencias morfométricas entre las poblaciones, las cuales se presentan como una respuesta selectiva genético-fenotípico del organismo, a las variaciones de temperatura, exposición a la desecación e intensidad del oleaje, entre otros. La suma o acumulación de las respuestas individuales de los organismos son las que le dan una identidad genético-fenética única a la población, permitiendo de esta forma diferenciarlas del resto de las poblaciones (Mitton, 1997).

Estudios basados en la morfometría y la genética poblacional en organismos de poco movimiento en el intermareal rocoso, han sido realizados con anterioridad con el fin de describir el patrón de respuestas a nivel poblacional a la sinergia de las diferentes condiciones ambientales, así como las estrategias adaptativas a nivel poblacional, pero que se desarrollan a partir de las respuestas individuales. Duran-Gracia (2017) realizó un análisis morfométrico de cuatro poblaciones de *Lottia gigantea* en la Isla Cedros utilizando ACP y FEO donde explica que los patrones de variación de los parámetros fenéticos se asocian significativamente a las condiciones ambientales propias del intermareal rocoso donde habitan (Duran-Gracia *et al.*, 2017).

Prototipo de organismos (FEO) para diferenciar entre especies de Littorina

Los prototipos generados mediante la creación de Funciones Empíricas Ortogonales Estandarizadas (SFEO) son útiles para diferenciar entre poblaciones de *L. keenae* (Figs. 3 y 4). Sin embargo, al emplear razones de distancias de los parámetros fenéticos con referencia a la altura total de la concha y el ancho, se obtiene una diferenciación, pero entre especies (Ortiz-Sartorius, 2018). De todas las combinaciones de SFEO que emplearon datos merísticos y razones de distancia, ya sea con datos sin transformar y transformados, las combinaciones que permitieron separar las poblaciones de *L. plena* y *L. keenae* fueron el uso de promedios sin estandarizar (\bar{X}_{AB} , \bar{X}_{CD} , \bar{X}_{EB} y \bar{X}_{FD}), FEO de datos crudos sin estandarizar (AB, CD, EB Y FD) y las FEO de razones de distancia con respecto a la altura y ancho de la concha sin transformar (AB/EB, AB/EB, AB/FD, CD/FD Y CD/EB). En este análisis, se considera a este conjunto de razones, como la mayor cantidad de datos que podría ejemplificar y representar el volumen total de los organismos. De acuerdo con lo anterior, la distribución espacial de los dos principales componentes de las poblaciones de *L. keenae* y *L. plena*, mostraron una clara diferencia en la magnitud del ángulo de separación entre las poblaciones de ambas especies (Fig. 5).

Del Análisis de Agrupamiento con los valores promedio de los parámetros fenéticos de todas las poblaciones de *L. keenae*, con relación a la población de *L. plena*, se observó que presenta una

similitud de 97.8% (Fig. 7). De la misma forma, se obtuvo resultados similares con las FEO, al emplear los datos de los parámetros fenéticos (AB, CD, EB Y FD) sin estandarizar. En este mismo análisis, pero ahora considerando AB, así como las razones en función de CD de los organismos de *L. keenae* y de *L. plena*, ayudaron a diferenciar a las poblaciones por especie (Fig. 5).

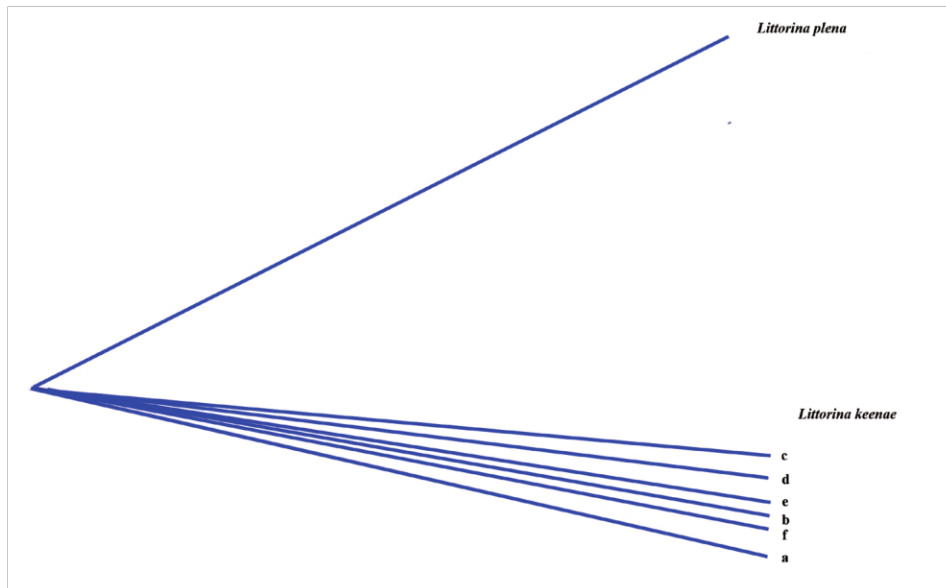


Figura 5. Distribución espacial de los Componentes Principales de la razón de los parámetros fenéticos con respecto a la altura de la concha (AB / EB, AB / CD, AB / FD) de las seis poblaciones insulares de *Littorina keenae* y su comparación con *L. plena*. Isla Guadalupe: a = Campo Oeste, b = Punta Sur. Isla Cedros: c = Punta Norte, d = San Agustín, e = Punta Prieta y f = Punta Morro.

En el análisis de Componentes Principales, con los datos sin transformar de las razones de los parámetros fenéticos con respecto a la altura y ancho de la concha, se obtuvo una varianza de 6.4 y 6.1, respectivamente. Se observó que, en el caso de las poblaciones de *L. keenae*, el C.P. I fue el que mejor expresó la varianza de las razones con respecto a la altura de la concha y variaron directamente por presentar valores positivos y negativos en el C.P. II. En contraste, la varianza de la población de *L. plena* fue mejor expresada por el C.P. II donde, de igual manera, varió inversamente a los valores de las diferentes poblaciones en función al C.P. II (Tabla IV). En relación con las razones en función al ancho de la concha, se presentó el mismo patrón, lo que demuestra que la varianza de la población de *L. keenae* en Punta Sur de Isla Guadalupe, está mejor expresada por el C.P. II; sólo *L. plena* varió inversamente a los valores negativos en el C.P. II de las diferentes poblaciones (Tabla IV).

Con el propósito de explorar con más detalle las diferencias morfométricas entre las especies de *L. keenae* y *L. plena*, se realizó un ACP en la cual se consideró el resultado de AB-EB, que consiste en el producto de sustraer la altura de la concha (AB) menos la altura de la apertura (EB), con lo

cual se obtiene un nuevo parámetro fenético (AE); además, CD-FD que es el resultado de sustraer el ancho de la concha (CD) menos el ancho de la apertura (FD), genera otro nuevo parámetro fenético (CF). En la Fig. 6 se presentan los resultados de la distribución espacial de los dos CP de cada localidad que, al aplicar una rotación VARIMAX, permite visualizar la distribución de la varianza de los factores, haciendo énfasis en aquellos con valores de correlación más altas sobre los factores con valores de correlación nula.

Tabla IV.- Valores de los Componentes Principales de las razones de los parámetros fenéticos con relación a la altura y ancho de la concha de las seis poblaciones de *Littorina keenae* y su comparación con *L. plena*.

| Variable | AB/CD, AB/EB, AB/FD | | CD/FD, CD/EB | |
|-------------------------|---------------------|---------------|--------------|---------------|
| | Componente I | Componente II | Componente I | Componente II |
| <i>Littorina keenae</i> | | | | |
| Isla Cedros | | | | |
| Punta Morro | 0.378 | -0.168 | 0.383 | -0.116 |
| San Agustín | 0.385 | -0.093 | 0.390 | -0.026 |
| Punta Prieta | 0.378 | -0.129 | 0.379 | -0.023 |
| Punta Norte | 0.382 | -0.062 | 0.389 | 0.000 |
| Isla Guadalupe | | | | |
| Campo Oeste | 0.375 | -0.302 | 0.378 | -0.244 |
| Punta Sur | 0.384 | -0.121 | 0.372 | -0.408 |
| <i>Littorina plena</i> | | | | |
| Ensenada | 0.363 | 0.915 | 0.353 | 0.871 |
| Varianza | 6.4 | 0.17 | 6.1 | 0.28 |
| % Varianza. | 92 | 0.2 | 88 | 0.9 |

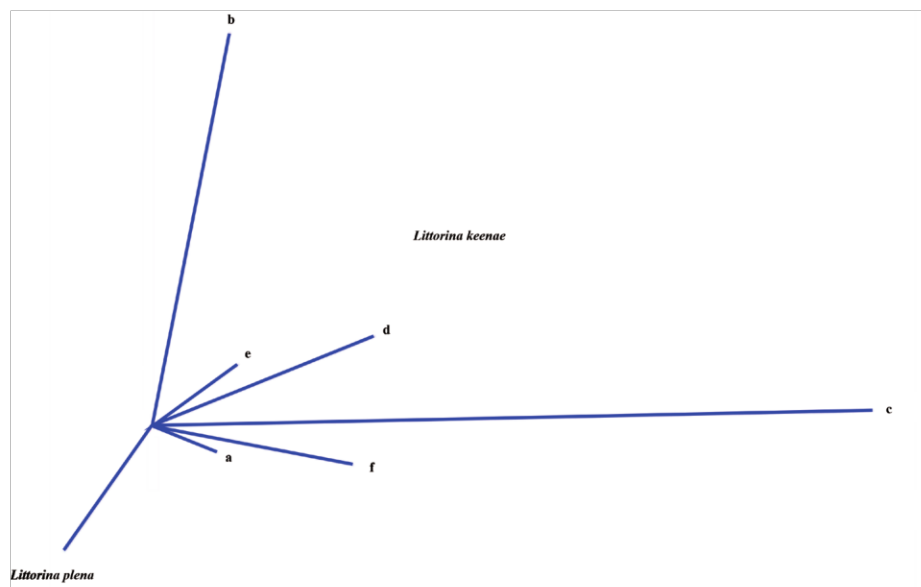


Figura 6. Distribución espacial de los Componentes Principales aplicando una rotación VARIMAX en la razón de la altura de la concha (AB) con respecto a la apertura (AE) y el ancho de la concha (CD) con respecto a la apertura (CF) de los organismos de *Littorina keenae* y su comparación con *L. plena*. Isla Guadalupe: a = Campo Oeste, b = Punta Sur. Isla Cedros: c = Punta Norte, d = San Agustín, e = Punta Prieta y f = Punta Morro.

De acuerdo al Análisis de Agrupamiento (Figura 7) con los nuevos parámetros fenéticos (AE y CF) en las seis poblaciones de *L. keenae* y la población de *L. plena*, se observan tres grupos, el primero conformado por la población de Punta Morro, San Agustín y Punta Prieta (Isla Cedros) con 75.8% de similitud; un segundo grupo formado por las poblaciones de Punta Norte (Isla Cedros), Campo Oeste y Punta Sur (Isla Guadalupe) con 53% de similitud y, un tercer grupo integrado por *L. plena*, con 33% de similitud con respecto a las poblaciones anteriores.

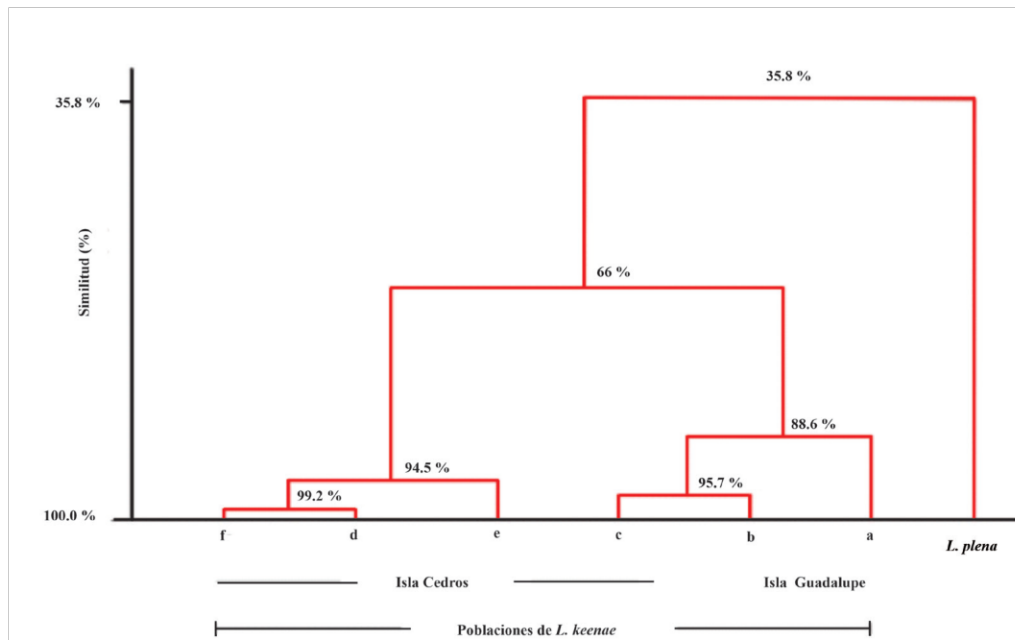


Figura 7. Análisis de agrupamiento de similitud de parámetros fenéticos AE y CF en 6 poblaciones de *L. keenae* de la Isla Cedros e Isla Guadalupe y la población de *L. plena*. Isla Guadalupe: a = Campo Oeste, b = Punta Sur. Isla Cedros: c = Punta Norte, d = San Agustín, e = Punta Prieta y f = Punta Morro.

Se observó que *L. plena* se diferencia parcialmente de las poblaciones de *L. keenae*, lo que permite señalar que los parámetros obtenidos del producto de las diferencias del alto de la concha menos el alto de la apertura ($AB-EB = AE$) y el ancho de la concha menos el ancho de la apertura ($CD-FD = CF$), los valores de AE y CF sin estandarizar, podrían ser considerados como la abstracción de rasgos “fenéticos”, sin ser propiamente una característica taxonómica en su forma clásica. Sin embargo, los resultados sustentan su utilidad como valor diagnóstico para diferenciar, al menos, entre *L. keenae* y *L. plena*; además, al ser propiamente razones, permiten descartar las variaciones en los tamaños de los organismos debidas a las diferencias en la edad. Otros trabajos donde se aplica el ACP con rasgos fenéticos o merísticos con el mismo enfoque que en el presente estudio, han ayudado a esclarecer, por ejemplo, que la almeja del género *Lyropecten* está conformada por dos subgéneros, *Lyropecten* en el Atlántico Occidental y el subgénero *Nodipecten* en el Pacífico

Oriental (Cid-Becerra, 2002). Otro trabajo importante es con la almeja *Chione* en el Pacífico mexicano (Licona-Chávez *et al.*, 2007), en el cual, los resultados del ACP concuerdan y apoyan la clasificación taxonómica de los subgéneros propuestos por Keen (1971) y Abbott (1974), no así la de Smith (1991) y Marshall (1995).

Conclusiones

- En este trabajo se propone el uso de distancias y razones de distancias entre puntos de la concha de *Littorina*, sin la necesidad inmediata de considerar la presencia o ausencia de alguna estructura de valor taxonómico. Con la implementación de esta metodología se disminuye el sesgo que se obtiene en el tamaño al medir organismos de diferentes edades, así como el número de muestras por sitio debido a que la variabilidad de los datos se mantiene reflejada en los resultados. Es importante señalar que, con la metodología empleada en este estudio, no es necesario ser un especialista en taxonomía o disponer en lo inmediato, durante el trabajo de campo, de literatura especializada como lo son claves taxonómicas, sino más bien, realizar mediciones con un vernier el cual se puede transportar con facilidad en campo.
- La aplicación del Análisis de Componentes Principales (ACP) de las distancias entre diferentes puntos sobre la concha de *Littorina keenae* y *L. plena*, permitió diferenciar entre poblaciones de la misma especie y entre especies.
- La creación de Funciones Empíricas Ortogonales Estandarizadas (SFEO) con los valores de los parámetros fenéticos sin transformar, pueden ser considerados de valor diagnóstico, debido a que permiten diferenciar sin dificultad a *L. keenae* de *L. plena*.
- De acuerdo con estos resultados, se propone que las SFEO son una herramienta potencial con nivel de resolución a escala taxonómica-evolutiva; sin embargo, se requieren más estudios para validar su aplicación.

Agradecimientos

El presente estudio fue financiado por la Universidad Autónoma de Baja California a través del Departamento de Posgrado e Investigación (403/1/C/50/14 y 403/1/C/141/18). A la Secretaria de Marina-Armada de México 2da. Zona Naval, a la M. en C. Marisol Torres-Aguilar y M. en

C. Donaxi Borjes-Flores (RBIG-CONANP), Dr. Julio Hernández-Montoya y a la Dra. Yuliana Bedolla-Guzmán (Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C. - GECI-Ensenada), Cand. Dr. Omar Santana-Morales (ECOCIMATI) y a la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera de Participación Estatal Abuloneros y Langosteros, S.C.L.

Literatura Citada

- Abbott, D. P. 1974. *American Seashells: The Marine Mollusca of the Atlantic and Pacific Coast of North America*. Van Nostrand Reinhold, New York. 449 p.
- Almada, V.C. y C. Faria. 2004. *Temporal variation of rocky intertidal resident fish assemblages – patterns and possible mechanisms with a note on sampling protocols*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 239-250.
- Behrens, Y., S.B. Navarrete y C. Needham. 1998. *Predation induced changes in behavior and growth rate in three populations of the intertidal snail, Littorina sitkana (Philippi)*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220: 213–226.
- Bergeron P., E. Bourget. 1986. *Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment*. *Mar Ecol Prog Ser* 28: 129-145.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. A. Medellín. 1998. *Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment*. *Ecological Applications*, 8: 8-17.
- Cid-Becerra, J. A. 2002. *Análisis Biogeográfico, Genético y Morfométrico de Lyropecten (Nodipecten) subnodosus (Sowerby, 1835) (Mollusca; Bivalva) en el Pacífico Oriental*, Tesis de Doctorado en Ciencias en Oceanografía Costera. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. México: 193 pp.
- Cody, M. L. 1985. *An Introduction to Habitat Selection in Birds*. Academic Press Inc., San Diego, p 4-46.
- Connell, J. H. 1972. *Community Interactions on marine rocky intertidal shores*. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 169-192.
- Connor, E.F. y E.D. McCoy. 1979. *The statistics and biology of the species–area relationship*. *The American Naturalist* 113: 791–833.
- Correa-Sandoval, F. 1995. *Biogeografía de los cangrejos braquiuros del Golfo de California*. In *Temas de Oceanografía Biológica en México II*. Universidad Autónoma de Baja California. P. 186-203. ISBN. 968-7326-34-4

- Donlan, C. J. 2000. *Island and introduced herbivores using conservation to investigate top-down and bottom-up processes*. Thesis Master in Biology. University of California-Santa Cruz, Santa Cruz, CA 104 pp.
- Drakare, S., J.J. Lennon y H. Hillebrand. 2006. *The imprint of geographical, evolutionary and ecological context on species–area relationships*. Ecology Letters 9: 215 –227.
- Duran-Gracia, Sue. 2017. *Caracterización morfométrica de Lottia gigantea (Sowerby 1834) provenientes de cuatro localidades de Isla de Cedros, B. C., México*. Tesis de Maestría en Ciencias en Ecología Molecular y Biotecnología. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. México, 101 pp.
- Duran-Gracia, S., F. Correa-Sandoval, A. Ramírez-Valdez, F. Camarena-Rosales, I. Giffard-Mena, E. Santamaría-del Ángel. 2017. *Assessing marine population connectivity in a biogeographic transition zone using a morphogenetic approach*. Poster Session 3: Phylogeography (PS3). 8th Biennial Conference of The International Biogeography Society. Tucson, AZ, USA. January 9th – 13th, 2017.
- Herrera-Paz, D., E. Londoño-Cruz y J. Blanco 2013. *Distribución espacial del ensamblaje de macroinvertebrados asociados al litoral rocoso del PNN Ensenada de Utría, Pacífico Colombiano*. Revista de Ciencias 17(2): 137-149.
- Hotelling, H. 1931. *The economics of exhaustible resources*. Journal of Political Economy 2: 137-175.
- Hotelling, H. 1933. *The generalization of Student's ratio*. Annals of Mathematical Statistics 2 (3): 360–378.
- James, F. C., y C. E. McCulloch. 1990. *Multivariate Analysis in Ecology and Systematics: Panacea or Pandora's Box?* Annual Review of Ecology and Systematics 21:129-166.
- Keen, A. M. 1971. *Seashells of tropical west America (marine mollusks from Baja California to Perú)*. Stanford University Press. EE.UU. 1064 pp
- Licona-Chávez, A., F. Correa-Sandoval, J. De la Rosa-Vélez, y F. Camarena-Rosales. 2007. *Análisis genético y morfométrico de Chione californiensis y C. subimbricata (Bivalva: Veneridae) del Pacífico Oriental Mexicano y el Golfo de California*. Ciencias Marinas 33(2): 149-171.
- Lomolino, M.V. y M.D. Weiser. 2001. *Towards a more general species–area relationship: diversity on all islands, great and small*. Journal of Biogeography 28: 431–445.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1963. *An equilibrium theory of insular Zoogeography*. Evolution 17: 373-387.
- Marshall, C. P. 1995. *Recent changes in the Pectinidae part 2*. American Conchologist 23: 4-12.

- Menge, B. A., J. Lubchenco, y L. R. Ashkenas. 1985. *Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community*. *Oecología* 65: 394-405.
- Menge, B. A. y A. M. Olson. 1990. *Role of scale and environmental factors in regulation of community structure*. *Tree* 5: 52-57.
- Mitton, J.B. 1997. *Selection in natural populations*. Oxford University Press. EE.UU. 240 pp.
- Murray, S. N., R. F. Ambrose y M. N. Dethier. 2002. *Methods for Performing Monitoring, Impact and Ecological Studies on Rocky Shores. MMs OCS Study 2001-070*. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California. MMS Cooperative Agreement Number 14-35-0001-30761. 217 pp.
- Nybakken, J.W. 2005. *Marine biology: an ecological approach*. Perarson/Benjamin Cummings. EE.UU. 579 pp.
- Oberbauer, T. 1984. *Pacific coast islands of Baja California-Part one*. Environment Southwest San Diego Society of Natural History Museum, 17-21.
- Oberbauer, T. 2000. *Floristic Analysis of Vegetation Communities on Isla de Cedros, Baja California, Mexico*. Department of Planning and Land Use County of San Diego 115-131 pp.
- Ortiz-Sartorius, J.A. 2018. *Caracterización morfológica y genética de Littorina keenae (Rosewater 1978) de Isla Guadalupe e Isla de Cedros, B.C., México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Posgrado en Oceanografía Costera. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. 114 p.
- Perez, K.O., R.L. Carlson, M.J. Shulman y J.C. Ellis. 2009. *Why are intertidal snails rare in the subtidal? Predation, growth and the vertical distribution of Littorina littorea (L.) in the Gulf of Maine*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369: 79-86.
- Queiroga, H., R. Costa, N. Leonardo, D. Soares y D. Cleary. 2011. *Morphometric variation in two intertidal littorinid gastropods*. *Contributions to Zoology* 80(3): 201-211
- Ritter, A. F. 2009. *Regional variation in oceanographic conditions influences intertidal fish assemblage structure*. *Limnology and Oceanography* 54(5): 1559-1573.
- Rolán-Alvarez, E., C. Austin y E.L. Boulding. 2015. *The Contribution of the Genus Littorina to the Field of Evolutionary Ecology*. *Oceanography and Marine Biology* 53: 157-214. 10.1201/b18733-6.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Santamaría-del Ángel, E. M. 1994. *El color de las aguas del Golfo de California registrado por el CZCS: relaciones de la biomasa fitoplanctónica y los procesos físicos de mezcla*. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Baja California. 137 p.
- Santamaría-del Ángel E., I. Soto, R. Millán-Núñez, A. González-Silvera, J. Wolny, S. Cerdeira-Estrada, R. Cajal-Medrano, F. Muller-Karger, J. Cannizzaro, Y. X. S. Padilla-Rosas, A. Mercado-Santana, M. F. Gracia-Escobar, P. Álvarez-Torres, M. C. Ruiz-de la Torre. 2015. *Phytoplankton blooms: new initiative using marine optics as a basis for monitoring programs*. Chapter 4 pag. 57-88, In *Coastal Ecosystems: Experiences and Recommendations for Environmental Monitoring Programs*. Eds. M.T.
- Seapy, R. R. y M. M. Littler. 1993. *Rocky intertidal macroinvertebrates of the Southern California Bight: an overview and checklist*. Department of Biological Science. CA 21 pp.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2013. *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe*. En https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/124_libro_pm.pdf.
- Smith, J. T. 1991. Cenozoic giant pectinids from California and the Tertiary Caribbean Province: *Lyropecten*, "*Macrochlamis*", *Vertipecten*, and *Nodipecten* species. U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 1391. Washington, D.C. 105 p.
- Trussell, G. C. 1997. *Phenotypic plasticity in the foot size of an intertidal snail*. Ecology 78: 1033-1048.
- Trussell G. C. 2000. *Phenotypic clines, plasticity, and morphological trade-offs in an intertidal snail*. Evolution 54: 151-166.
- Underwood, A.J. y M.G. Chapman. 1996. *Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates*. Oecología 107: 212-224.
- Underwood, A.J. y E.J. Denley. 1984. *Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores*. In: D.R. Strong, D. Simberloff Jr., L.G. Abele and A.B. Thistle (eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, pp. 151-180.
- Vassallo, A., D. L. Deneb-Amozurrutia, S. Vital, X. Conejeros, C. Vázquez, y F. Álvarez. 2014. *Inventario de invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz, México*. Revista Mexicana de Biodiversidad 85(2): 349-362. Consultado 13-06-2017. En: <https://dx.doi.org/10.7550/rmb.42628>
- Vázquez-Aguilar, C. 2019. *Biodiversidad de macroinvertebrados del intermareal rocoso de Isla Guadalupe, Baja California, México*. Tesis de Maestría en Ciencias en Oceanografía Costera. Instituto

de Investigaciones Oceanológicas. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. México: 107 pp.

Vermeij, G. J. 1973. *Morphological patterns in high intertidal gastropods: adaptive strategies and their limitations*. Marine Biology 30: 319-346.

Vermeij, G. J. 1978. *Biogeography and adaptation: patterns of marine life*. Harvard University Press.

Wainwright, P. C. y S. M. Reilly. 1994. *Ecological morphology. Integrative organismal biology*. Chicago, The University of Chicago Press.

Cita:

Ortiz-Sartorius A., F. Correa-Sandoval, E. Santamaría-del Angel, I. Giffard-Mena y F. Camarena-Rosales. 2021. Relaciones Biogeográficas Insulares de *Littorina keenae* Rosewater, 1978, de Isla Guadalupe e Isla Cedros en el Pacífico Mexicano, un análisis morfométrico. Áreas Naturales Protegidas Scripta, 2021. Vol. 7 (1): 23-35. <https://doi.org/10.18242/anpscripta.2027.07.07.01.0005>

Sometido: 08 de marzo de 2020

Revisado: 05 de mayo de 2020

Aceptado: 13 de abril de 2021

Editor asociado: Dr. Alejandro M. Maeda Martínez

Diseño gráfico editorial: Lic. Gerardo Hernández

Comparison of benthic macrofauna sampling methods in the rocky intertidal zone of Guadalupe Island, Mexico

Comparación de métodos de muestreo de macrofauna bentónica en el intermareal rocoso de Isla Guadalupe, México

DOI: 10.34188/bjaerv5n1-006

Recebimento dos originais: 25/11/2021

Aceitação para publicação: 03/01/2022

Alfredo Ortiz-Sartorius

Doctorado en Oceanografía Costera, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103, Carretera Tijuana-Ensenada, CP 22860. Ensenada, Baja California, México
E-mail: alfredo.ortiz@uabc.edu.mx

Francisco Correa-Sandoval

Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103, Carretera Tijuana-Ensenada, CP 22860. Ensenada, Baja California, México
E-mail: correa@uabc.edu.mx

Sérgio P. Ávila

CIBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, InBIO Laboratório Associado, Pólo dos Açores, Ponta Delgada, Açores, Portugal. Departamento de Biologia, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade dos Açores, Ponta Delgada, Açores, Portugal
E-mail: sergio.pa.marques@uac.pt

Eduardo Santamaría-Del-Ángel

Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103, Carretera Tijuana-Ensenada, CP 22860, Ensenada, Baja California, México
E-mail: santamaria@uabc.edu.mx

Gabriela Montaña-Moctezuma

Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103, Carretera Tijuana-Ensenada, CP 22860. Ensenada, Baja California, México
E-mail: gmontano@uabc.edu.mx

Adán Mejía-Trejo

Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103, Carretera Tijuana-Ensenada, CP 22860. Ensenada, Baja California, México
E-mail: amejia@uabc.edu.mx

RESUMEN

Actualmente no existe un diseño de muestreo que pueda ser implementado de manera general en el ambiente intermareal. En el presente estudio se proponen modificaciones a un método tradicional y se demuestran las diferencias en sus estimaciones. A través de un registro fotográfico, el método permite censar con rapidez y más detalle la composición de la comunidad macrobentónica considerando la heterogeneidad del sustrato. Esto es relevante, principalmente cuando se trabaja en la franja inferior y se dispone de poco tiempo. La comparación de los métodos de muestreo se llevó a cabo en una playa rocosa del intermareal, en Isla Guadalupe, en el Pacífico Nororiental Mexicano. La modificación al método tradicional, permitió censar y registrar valores superiores de riqueza de especies, abundancia y diversidad de Shannon. De acuerdo a la prueba de Wilcoxon, estas diferencias son significativas en las tres franjas del intermareal y en las estimaciones de abundancias por grupo taxonómico, con excepción de artrópodos y equinodermos.

Palabras claves: Área Natural Protegida, Análisis fotográfico, Riqueza, Diversidad, Heterogeneidad.

ABSTRACT

Currently there is no ecology sampling design that can be implemented in a general way to intertidal environments. In this study, we propose and demonstrate that modifications to traditional methods exhibit differences in their estimates. The modified method allows a quick and more detailed census of the composition of the macrobenthic community through a photographic record that also consider the heterogeneity of the substrate. This is relevant especially in the lower band due to time limit set by tidal cycles. The comparison of the sampling methods was carried out on a rocky intertidal beach on Isla Guadalupe, in the Mexican Northeast Pacific. Modification to the traditional method allowed the census and registration of higher values of species richness, abundance and Shannon diversity. Differences are significant among the three intertidal bands according to Wilcoxon test with the exception of arthropods and echinoderms abundances.

Keywords: Protected Natural Area, Photographic analysis, Richness, Diversity, Heterogeneity.

1 INTRODUCCIÓN

Se le denomina litoral rocoso a la parte del litoral costero compuesto principalmente por materiales resistentes como basalto (volcánico) y menos resistentes como calizas (sedimentarios) (Satyam y Thiruchitrambalam, 2018). El sustrato en esta zona puede estar conformado por adoquines, cantos rodados, bloques, plataforma de roca, charcos de marea y/o combinaciones de estos, en términos generales el intermareal rocoso es muy heterogéneo en cuanto a composición y estructura (Londoño-Cruz et al., 2014).

De acuerdo a los rangos de mareas se pueden encontrar tres zonas o franjas en el intermareal: la franja inferior que se ve descubierta por el mar solo durante las mareas más bajas, la franja media que regularmente se encuentra inundada por el mar y la franja superior que es cubierta por el mar durante las mareas altas (Londoño-Cruz et al., 2014). Esta heterogeneidad ambiental ha sido estudiada por varios autores (Davis y Wilce, 1987) y se ha identificado como un factor importante que influye en la distribución y abundancia de las comunidades (Archambault y Bourget, 1996). La heterogeneidad en el intermareal rocoso es considerada por albergar gran número de nichos ecológicos y gran variedad de especies de macro invertebrados (>0.5cm) (Little y Kitching, 1996).

De acuerdo con Murray y colaboradores (2001), la mayoría de los métodos y diseños de muestreo de campo se pueden aplicar para el estudio de los diferentes hábitats llevando a cabo las modificaciones pertinentes. Actualmente no existe un protocolo estándar para muestrear entornos intermareales rocosos complejos (Murray et al., 2001; Murray et al., 2002).

En este sentido, a diferencia del ambiente terrestre y marino, la zona del intermareal es accesible durante la marea baja por periodos cortos de tiempo. Esto dependerá de la magnitud de la marea y la hora del día en la que se presente dicha variación, por lo que se requiere una mayor planeación del muestreo que considere el tiempo disponible. Debido a que los organismos no se distribuyen en forma homogénea a lo largo de la zona del intermareal rocoso, la variabilidad observada en los patrones de distribución es probable que se deba, además del componente biológico/ecológico, a la precisión del método de muestreo (Andrew y Mapstone, 1987).

De acuerdo con lo anterior, en el presente estudio se realiza un análisis comparativo de dos métodos de muestreo para el intermareal rocoso y, además, se determina el grado en que puedan integrar y reflejar la heterogeneidad del sustrato y la biodiversidad de la comunidad de macroinvertebrados a través de la estimación de riqueza, la abundancia de especies y diversidad de Shannon.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se llevó a cabo en Isla Guadalupe, Baja California, México ($28^{\circ} 50'$, $29^{\circ} 12'$ N; $118^{\circ} 13'$, $118^{\circ} 22'$ W) del 23 al 29 de octubre del 2019 en la localidad de Campo Oeste ($28^{\circ} 58' 34.0''$ N; $118^{\circ} 18' 24.9''$ W). El muestreo se realizó considerando los niveles más bajos de marea con respecto al nivel medio: -11, -20, -23, -23 y -10 cm respectivamente (CICESE, 2015).

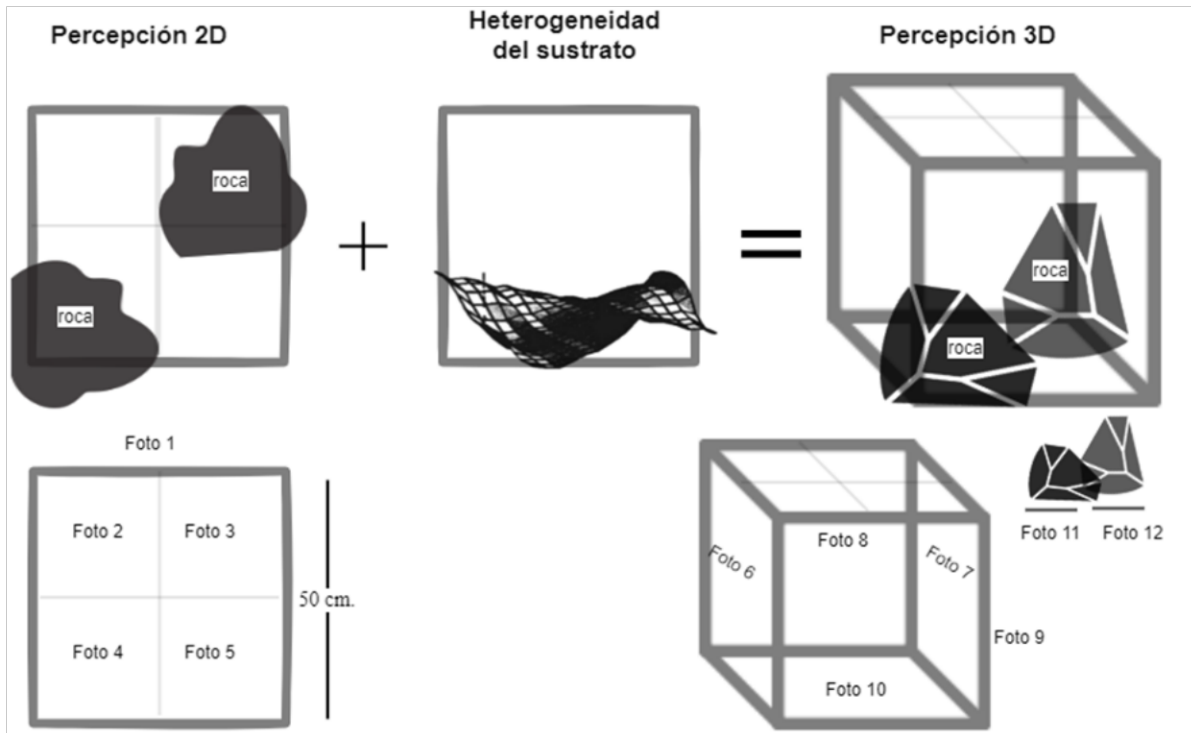
El diseño de muestreo es una adaptación de lo que Andrew y Mapstone (1987) denominan “Aleatorio simple estratificado” para el cual se trazaron 6 transectos de 80 m de longitud, paralelos a la línea de costa; dos para la franja superior, dos para la franja media y dos para la franja inferior. Se colocaron cuadrantes de 50 x 50 cm. (2500 cm^2) intercalados cada 5 m a lo largo de cada transecto entre la parte con dirección al mar y la tierra.

La subdivisión de franjas se determinó de acuerdo a estudios previos en la misma zona por Bedolla-Guzmán (2011) y Correa (2019) y en la caracterización descrita por Stephenson y Stephenson (1972) para la costa oeste de EE.UU.

Con la finalidad de evitar sesgos en el proceso de fotografiado, se utilizó el método de Littler (1980) y Drummond y Connel (2005). Las fotografías fueron tomadas por una sola persona empleando una cámara Canon Rebel T5 con macro (4608 x 3456 pixeles) y Nikon CoolPix P610 v1.1. Cada cuadrante de 2500 cm^2 , fue fotografiado en su cara superior, así como también los 4 subcuadrantes del mismo, de 625 cm^2 cada uno, además de las caras laterales. A cada fotografía se le asignó un código de identificación único que refiere el transecto, franja, cuadrante y subcuadrantes al que pertenece. Este registro consistió de 5 fotografías por cuadrante y se le denominó “método 2D”.

Con el fin de determinar de una forma más precisa la estructura de la comunidad de macrofauna bentónica, además del método 2D, se empleó lo que aquí se denomina método 3D y que consiste en lo siguiente. Al registro fotográfico 2D para cada cuadrante, se consideró también las superficies laterales e inferior de las rocas, así como la superficie del sustrato rocoso que se encuentra debajo de las rocas. A estas fotografías se les asignó un “ID” o código único que las identifica y a la vez permite diferenciarlas del “método 2D”, por ejemplo. En resumen, el método 2D consiste en 5 fotografías por cuadrante, mientras que el método 3D, además de las 5 imágenes del 2D, se incluyen de 7 a 9 imágenes más, para un total de 12 a 15 fotografías por cuadrante (figura 1).

Figura 1.- Esquema de fotografiado de acuerdo al tipo de percepción; 2D y 3D.



Se analizaron un total de 625 imágenes, cada una de 4608 x 3456 pixeles, 300 ppp de resolución horizontal y vertical, apertura máxima 3.4 y distancia focal de 4 mm. Las imágenes digitales en formato JPG se analizaron en los programas Adobe Photoshop V15.0 y Corel Photo-PaintX8. De acuerdo con Dethier (2002), los organismos se identificaron hasta especie, aunque en los casos en que no era posible, se registró el género más sp1, sp2 o sp3 para diferenciarlas.

La identificación de las especies se hizo con base al registro fotográfico de campañas anteriores a la isla (2008, 2009, 2011, 2015-2017 y 2019), además de literatura especializada. La riqueza de especies se consideró como el número de especies encontradas en cada muestreo y la diversidad de especies se estimó a partir del índice de Shannon (Mangurran, 2004).

$$H' = -1 \sum_{i=1}^s pi * \ln(pi)$$

Donde “S” es el número de especies, “pi” representa la proporción de la abundancia relativa de la especie “i” en relación a la abundancia de todas las especies detectadas en el muestreo. En este índice el valor mínimo puede aproximarse al cero y el valor máximo, en teoría, no está consolidado a un límite.

Análisis Estadístico

Para evaluar las diferencias de los resultados obtenidos con los métodos de muestreo “2D” y “3D” referente a la abundancia, riqueza y diversidad de Shannon, se utilizó el estadístico no paramétrico de Wilcoxon, suma de rangos para muestras independientes (Wilcoxon y Wilcoxon, 1963). De esta manera la hipótesis a contrastar fue:

$$[H_0: P (X < Y) = \frac{1}{2}] \text{ vs } [H_a : P (X < Y) \neq \frac{1}{2}]$$

H₀: La probabilidad de que los valores obtenidos con el método “2D” sean menores a los obtenidos con el método “3D” es igual a 50%.

H_a: La probabilidad de que los valores obtenidos con el método “2D” sean menores a los obtenidos con el método “3D” es diferente a 50%.

Para comparar las medias entre los dos grupos, la decisión se basó en utilizar los valores jerarquizados en lugar de los valores numéricos, con la finalidad de obtener las diferencias en magnitud de los dos tipos de muestreo (Wilcoxon, 1945).

3 RESULTADOS

Composición de la comunidad bentónica del intermareal rocoso

El método que registró el mayor número de grupos taxonómicos fue el 3D, en comparación al 2D. En este último, se registró 6 géneros y 20 especies. En contraste, el 3D registro 7 géneros y 34 especies.

En el caso del Índice de Diversidad de Shannon (H') se obtuvo 0.4 y 1.7 respectivamente. En el análisis por franjas se obtuvieron valores mayores en todos los casos para el método 3D (tabla 1). En la franja superior se observó más del doble de riqueza con el método 3D y más de tres veces en la franja inferior. En relación con la diversidad de Shannon, con el método 3D se obtuvo casi tres veces mayor en magnitud para la franja media y ocho veces mayor en la franja inferior (tabla 1).

Tabla 1. Riqueza y diversidad de Shannon por franja del intermareal rocoso según el método de muestreo.

| | Método 2D | | Método 3D | |
|--------------|-----------|-----------------|-----------|-----------------|
| | Riqueza | Diversidad (H') | Riqueza | Diversidad (H') |
| F. Superior. | 8 | 1.6 | 17 | 2.2 |
| F. Media. | 13 | 0.6 | 19 | 1.5 |
| F. Inferior. | 9 | 0.2 | 29 | 1.6 |
| Total Método | 20 | 0.4 | 34 | 1.7 |

Análisis de abundancia de organismos

De acuerdo con el tipo de muestreo, del análisis de 2923 organismos, se determinó que con el método 2D se reconocen 20 especies y una diversidad máxima por cuadrante de $H' = 1$, mientras que, en el 3D se tienen 7857 organismos, se registran 32 especies distintas y una diversidad máxima por cuadrante de $H' = 2$.

Análisis estadístico

De acuerdo con la prueba estadística Wilcoxon para evaluar diferencias entre los métodos de muestro 2D y 3D, estos difieren significativamente en la estimación de: abundancia de organismos, riqueza y diversidad de especies (tabla 2).

Tabla 2. Prueba estadística Wilcoxon Rank Sum Test para evaluar diferencias entre métodos de muestro "2D y 3D". Se indica el número de cuadrantes analizados por método de muestreo (n), el estadístico T calculado (T2D, T3D), y los valores críticos superior e inferior (TL y TU).

| Variable | Cuadrantes | | Valor calculado | | Valor critico 1- α = 0.95 | | Método 2D-3D Decisión |
|-------------|------------|----|-----------------|--------|-------------------------------------|------|-----------------------------|
| | 2D | 3D | T2D | T3D | TL | TU | |
| Abundancias | 44 | 44 | 1616.5 | 2299.5 | 1760 | 2156 | ≠ |
| Riqueza | 44 | 44 | 1508.5 | 2407.5 | 1760 | 2156 | ≠ |
| H' Shannon | 44 | 44 | 1496 | 2420 | 1760 | 2156 | ≠ |

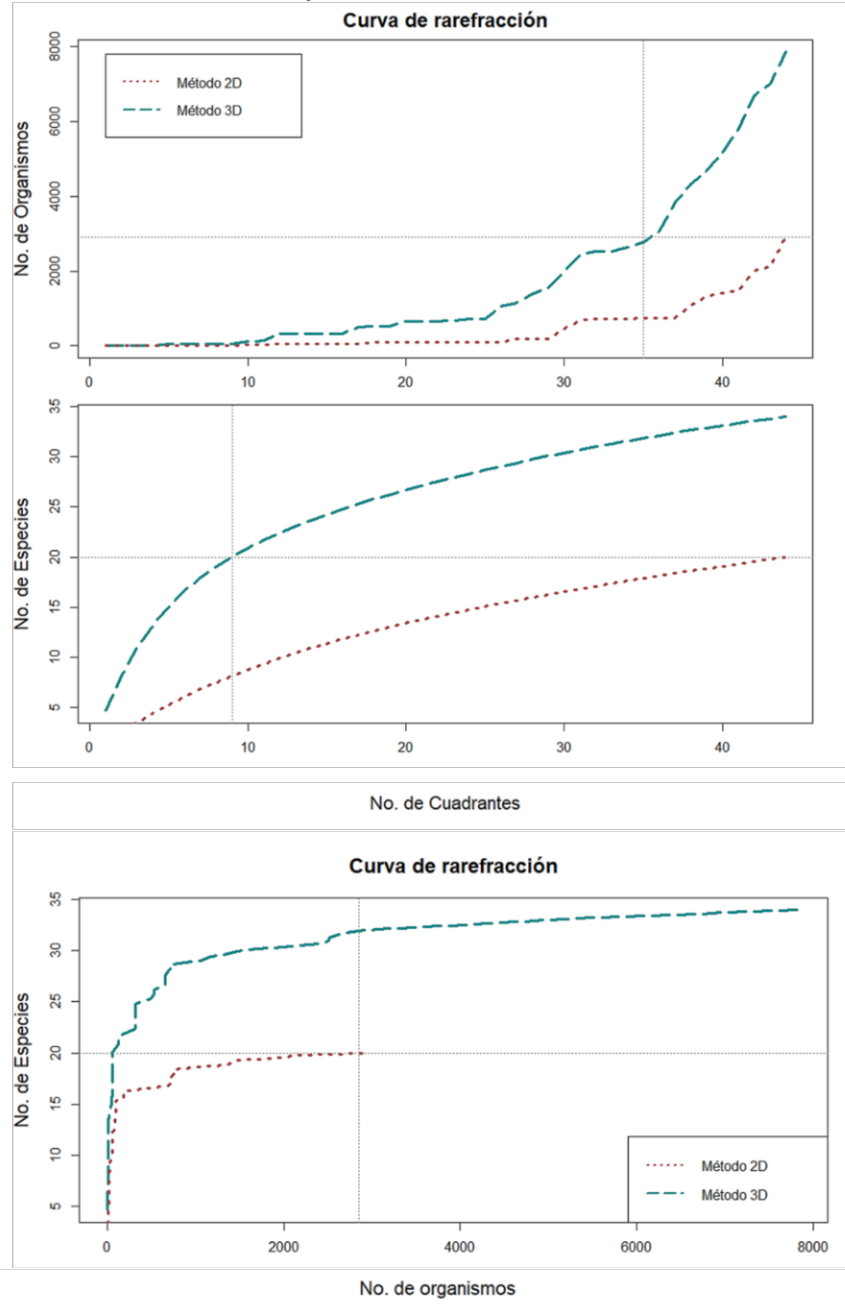
Análisis por grupos taxonómicos

De acuerdo con la prueba estadística Wilcoxon para evaluar diferencias en las estimaciones de abundancia por grupo taxonómico según los métodos de muestro 2D y 3D, estos difieren significativamente en las abundancias de: Cnidarios, Anélidos, Moluscos y Poríferos, no así para el resto de los grupos taxonómicos (no se muestra resultado).

Esfuerzo de muestreo

Al considerar que las diferencias en riqueza y diversidad de especies estuviesen en función del número de organismos registrados y el número de cuadrantes analizados, en el análisis comparativo se observa que, con el método "3D" con un menor número de cuadrantes, se obtienen abundancias, riquezas y diversidades máximas, con respecto al método 2D (figura 2).

Figura 2. Curvas de rarefacción de las tendencias en el siguiente orden: abundancia de organismos y riqueza de especies en función al esfuerzo de muestreo y riqueza de especies en función al número de organismos registrados. Se muestra en línea punteada los valores del muestreo 2D y en línea semicontinua los valores del muestreo 3D.



4 DISCUSIÓN

Sobre la estimación de especies, abundancia y diversidad

En el análisis comparativo de cuadrantes, con el método de muestreo “3D” se obtuvo valores mayores para riqueza de especies, abundancia y diversidad. Las diferencias fueron estadísticamente significativas y de los valores obtenidos por el método “2D”, estos podrían interpretarse como una subestimación del 41% referente a riqueza de especies, del 62% en abundancia total de organismos y 4 veces en magnitud para diversidad de Shannon. En base a los resultados del 3D que indican una mayor riqueza, abundancia y diversidad de especies, estos parámetros o índices, le confieren un

valor ecológico mayor al área de estudio, en comparación si solo se hubiese considerado los resultados obtenidos con el muestreo 2D.

Debido a que las conclusiones de estudios de campo se sustentan en la forma de obtener los datos (Miller y Ambrose, 2000), se hace indispensable adaptar nuevas técnicas de muestreo acorde a los objetivos del estudio (Murray et al., 2002). En este sentido Isla Guadalupe al ser un Área Natural Protegida con carácter de Reserva de la Biosfera (SEMARNAT-CONAMP, 2018) que presenta alto grado de endemismo (Oberbauer, 2006), los resultados derivados de este tipo de estudio refuerzan la importancia de proteger y mantener estos sistemas insulares.

Los resultados de ambos muestreos (2D y 3D) concuerdan con diversos estudios al demostrar que los moluscos son el grupo más rico y abundante de la macrofauna del intermareal (Archambault y Bourget, 1996; Almeida y Coelho, 2008); sin embargo, el muestreo “3D” refleja de mejor manera la alta diversidad esperada en el ambiente del intermareal.

En el comparativo por franjas, en el método “3D” la riqueza de especies se incrementa de la franja superior al inferior. Este patrón se ha observado en estudios de carácter descriptivo (Stephenson y Stephenson, 1972; Raffaelli y Hawkins, 1996; Knox, 2000 y Menge y Branch, 2000) o asociado a interacciones bióticas (Chapman et al., 1995) y en estudios fisiológicos (Tomanek y Somero, 1999; Dahlhoff et al., 200; Hochachka y Somero, 2002). En contraste, en el método “2D” se observa otro patrón en donde la riqueza es mayor en la franja media. En cuanto a la diversidad, el método “2D” muestra decremento del ambiente terrestre hacia el marino, mientras que en el método “3D” la diversidad es mayor en el siguiente orden: franja superior, inferior y media.

En cuanto especies “raras” a diferencia del método “2D”, en el método “3D” se pudo registrar: Cordados (*Botrylloides* sp.) dentro de los Moluscos los órdenes de: Lepetellida, Nudibranchia, Trochidae, Archaeogastropoda y Chitonida y en Equinodermos el orden Amphilepidida. En este sentido el orden Chitonida es de primordial importancia ya que dos especies de este orden son endémicas en Isla Guadalupe; los quitones *Lepidozona guadalupensis* y *Callistochiton leei* Ferreira (Bedolla-Guzmán, 2011).

Sobre el esfuerzo de muestreo

El número apropiado de muestras necesarias para un estudio en particular depende de una variedad de factores (Gonor y Kemp, 1978; Mace, 1964) algunos hasta precisan la realización de un estudio piloto (Andrew y Mapstone, 1987).

Como se esperaría a mayor esfuerzo de muestreo se incrementa la precisión en las estimaciones del muestreo (Miller y Ambrose, 2000). Sin embargo, la finalidad de este estudio es la comparación entre los resultados obtenidos con ambos métodos de muestreo: “2D” y “3D”.

En este estudio se realizaron 6 transectos de 80m de longitud y 44 cuadrantes en un área de 4800m² lo que significa un esfuerzo de muestreo mucho mayor que el realizado comúnmente (Miller y Ambrose, 2000; PISCO, 2017; SARCE, 2018).

Los resultados obtenidos demuestran que con el método “3D” se necesitarían 35 cuadrantes para igualar la abundancia acumulada registrada con el método “2D”, con los primeros 9 cuadrantes (en este caso pertenecientes a la franja superior) se iguala el máximo valor de riqueza registrado con el método “2D” y con 5 cuadrantes se iguala el valor máximo de diversidad de Shannon.

En caso de considerar la riqueza de especies en función de las abundancias registradas, es decir, uno podría esperar que la mayor riqueza de especies registradas en el método “3D” se debe a que se registró casi tres veces más organismos que en el método “2D”. La abundancia máxima acumulada con el método “2D” fue de 2925 registrando un total de 20 especies diferentes mientras que con la misma cantidad de organismos con el método “3D” se registraron 32 especies diferentes.

Sobre el diseño de muestreo

Las decisiones sobre el enfoque que debe tener el muestreo, la elección de la unidad de muestreo y la asignación del esfuerzo de muestreo, aparentemente son simples, pero pueden influir significativamente en las estimaciones de la abundancia de los organismos debido a que las conclusiones a las que se llegue dependen, en parte, de la siguiente pregunta: “¿Cómo se obtienen los datos?” (Miller y Ambrose, 2000). La diversidad de ambientes naturales caracterizados por una alta variedad de organismos a los que se enfrenta un investigador al momento de realizar un estudio requiere de la creación de diferentes metodologías de análisis (Villaça, 1991).

En el intermareal, por la duración del ciclo de marea, el tiempo es un factor importante al momento del muestreo (Meese y Tomich, 1992; Dethier et al., 1993; Pech et al., 2004); en este aspecto, existen análisis relacionados a los métodos de colecta (Foster et al., 1991; Dethier et al., 1993; Sabino y Villaça, 1999) y sobre la planeación del trabajo en campo (Green, 1979). Por otro lado, los transectos y cuadrantes (“2D”) son métodos adecuados para el muestreo de organismos sésiles o de movimiento lento y se han utilizado ampliamente en plantas terrestres y estudios del intermareal y submareal (Gonor y Kemp, 1978; Greig-Smith, 1983; Miller y Ambrose, 2000). Estas técnicas son implementadas por los dos programas más importantes de monitoreo regional en la costa del Pacífico Nororiental o costa oeste de EE.UU., para los ecosistemas intermareales; MARINE con su programa de monitoreo y PISCO con estudios de diversidad realizados desde las costas de Alaska, EE.UU., hasta el litoral del Pacífico en Baja California, México (Blanchette et al., 2015).

Miller y Ambrose (2000), en su estudio sobre la orientación en que deben colocarse los transectos, señalan que estos deben disponerse verticalmente a la línea de costa y, para ser más precisos en la estimación de cobertura de las especies, los cuadrantes deben ser colocados al azar; sin embargo, transectos paralelos a la línea de costa son utilizados cuando se requiere caracterizar las diferentes zonas del intermareal (Cochran, 1977; Andrew y Mapstone, 1987; Miller y Ambrose, 2000).

Fotografiar cuadrantes para su posterior análisis, representa una ventaja con respecto a identificar *in situ*, ya que requiere menor tiempo, permite tener un registro fotográfico para posteriores estudios y reduce el riesgo de una incorrecta identificación (Macedo et al., 2006).

Si bien son ciertas las ventajas mencionadas anteriormente también es cierto que el método de fotografiado depende completamente de la calidad de la imagen y la cámara digital, además de que no permite manipular los ejemplares lo cual podría representar posteriormente un problema en la identificación de especies (Macedo et al., 2006). En este aspecto, las estimaciones de riqueza, abundancia y diversidad de especies se basaron en el mismo muestreo realizado con la misma herramienta de fotografiado, por lo cual, el sesgo que supondría afectara los resultados de este estudio queda resuelto al considerar que el análisis de imágenes tendría el mismo efecto en ambos métodos de muestreo 2D y 3D.

En referencia al efecto que podría tener en la macro fauna del intermareal rocoso por el hecho de mover las rocas del sustrato durante el proceso de fotografiado de las superficies laterales y la superficie inferior de la roca, Chapman y Underwood (1996) demostraron que es mínimo debido a que la mayoría de la fauna del intermareal rocoso se recupera completamente en un periodo de 3 a 4 meses.

5 CONCLUSIONES

El intermareal rocoso es la transición del ambiente marino al terrestre por lo cual se presenta alta variabilidad espacial y temporal. En este tipo de ambientes es muy común que las aproximaciones metodológicas no tengan la capacidad de reflejar las características de la comunidad, es por ello que desarrollar nuevos métodos de muestreo que consideren tal heterogeneidad del sitio y que sean acordes con los objetivos del estudio sigue siendo un desafío que es necesario resolver.

El presente estudio es el primero en su tipo en realizarse en el intermareal rocoso de Isla Guadalupe y demuestra cómo a partir de una metodología utilizada comúnmente (“2D”) adaptada a las características del sitio (“3D”), sin alterar considerablemente el sustrato por efecto de

fotografiado, se obtiene más y mejor información de la comunidad de la macro fauna bentónica. También se genera un registro fotográfico que puede ser analizado por otros investigadores y a partir del cual se podrían implementar programas de monitoreo en un Área Natural Protegida con altos valores de endemismo.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio fue financiado por la Universidad Autónoma de Baja California a través del Departamento de Posgrado e Investigación (403/1/C/50/14 y 403/1/C/141/18). A la Secretaría de Marina-Armada de México 2da. Zona Naval, a la M. en C. Marisol Torres-Aguilar y M. en C. Donaxi Borjes-Flores (RBIG-CONANP), Dr. Julio Hernández-Montoya y a la Dra. Yuliana Bedolla-Guzmán (Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A.C. - GECI-Ensenada) y a la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera de Participación Estatal Abuloneros y Langosteros, S.C.L.

REFERENCIAS

- Almeida, A. O. y Coelho, P. A. (2008). Estuarine and marine brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from Bahia, Brazil: checklist and zoogeographical considerations. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36: 183-222.
- Andrew, N. L. y Mapstone, B. D. (1987). Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, 25: 39-90.
- Archambault, P. y Bourget, E. (1996). Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 136: 111-121.
- Bedolla-Guzmán, Y.R. (2011). *Análisis de la distribución geográfica de los macroinvertebrados del intermareal rocoso de las islas del Pacífico del estado de Baja California, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Posgrado en Oceanografía Costera. Instituto de Investigaciones Oceanológicas-Faculta de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California. México. 118p.
- Blanchette, C. A., Raimondi, P., Smith J., Burnaford, J., Bursek, J., Gaddam C. R., Altstatt, J.J., Dugan, E., y Hubbard, D. M. (2015). South Coast Baseline Program Final Report: Rocky Intertidal Ecosystems.
- Carefoot, T. (1977). Pacific seashores. A guide to intertidal ecology. University of Washington Press, Seattle, Washington, USA.
- Chapman, M. G., Underwood, A. J. y Skelleter, G. A. (1995). Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage exposed to the discharge of sewage and two control assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 189: 103-122.
- Chapman, M. G. y Underwood, A. J. (1996). Experiments on effects of sampling biota under intertidal and shallow subtidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 207: 103-126.
- CICESE, (2015). Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Predicción de mareas. Recuperado el 20 noviembre de 2020 de <http://predmar.cicese.mx/calmen/pdf/igp/igp1909.pdf>
- Cochran, W.G. (1977). Sampling techniques. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Correa-Sandoval, F. (2019). Reporte de Monitoreo de Macroinvertebrados del Intermareal rocoso de la Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe de las actividades de investigación realizadas del 24 de octubre a noviembre del 2019. Instituto de Investigaciones Oceanológicas-Universidad Autónoma de Baja California. Mexico. 25p.
- Cox, K. (1986). On the rocks. *Nature* 319, 813.
- Dahlhoff, E. y Somero, G. N. (1993). Effects of temperature on mitochondria from abalone (genus *Haliotis*): Adaptive plasticity and its limits. *Journal of Experimental Biology*, 185:151-168.
- Davis, A. N. y Wilce, R. T. (1987). Algal diversity in relation to physical disturbance: a mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 37: 229-237.
- Dethier, M. (2002). Biological Units. In Steven M. (edit) Monitoring, Impact, and Ecological Studies on Rocky Shores. MMS OCS Study 2001-070. Coastal Research Center, Marine Science

Institute, University of California, Santa Barbara, California. MMS Cooperative Agreement Number 14-35-0001-30761. Pp. 48-73.

Dethier, M. N., Graham, E. S., Cohen, S. y Tear, L. M. (1993). Visual versus random-point percent cover estimations: “objective” is not always better. *Marine Ecology Progress Series*, 96:93-100.

Drummond, S. P. y Connell, S. D. (2005). Quantifying percentage cover of subtidal organisms on rocky coasts: a comparison of the costs and benefits of standard methods. *Marine and Freshwater Research*, 56, 865-876.

Foster, M. S., Harrold, C. y Hardin, D. D. (1991). Point versus photo quadrat estimates of the cover of sessile marine organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 146:193-203.

Gonor, J. J. y Kemp, P. F. (1978). Procedures for quantitative ecological assessments in intertidal environments. US Environmental Protection Agency Report EPA-600/3-78-087, U.S. Environmental Protection Agency, Corvallis, OR.

Green, R. H. (1979). Sampling design and statistical methods for environmental biologists. New York, John Wiley and Sons. 257p.

Greig-Smith, P. (1983). Quantitative plant ecology. University of California Press, Berkeley, CA.

Hochachka, P. W., y Somero, G. N. (2002). Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. Oxford University Press, New York.

Knox, G. A. (2000). The ecology of seashores. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.

Little, C. y Kitching, J. A. (1996). The biology of rocky shores. Oxford University Press, New York, USA.

Littler, M. M. (1980). Overview of the rocky intertidal systems of southern California. 117 D. M. Power. ed. The California islands: proceedings of a multidisciplinary symposium. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara. Calif. (in press).

Londoño-Cruz, E., Mesa-Agudelo, L. Á. L. De, y Arias-galvez, F. (2014). Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). *Revista de Biología Tropical*, 62, 189–198.

Mace, A. E. (1964). Sample-size determination. Reinhold Publishing Co., New York, New York, USA.

Macedo, I. M., Masi, B. P. y Zalmon, I. R. (2006). Comparison of rocky itertidal community sampling methods at northern coast of Rio de Janeiro State, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 54(2–3), 147–154.

Mangurran, A.E. (2004). Measuring Biological Diversity. Blackwell Science Ltd, a Blacwell Publishing company.

Meese, R. J. y Tomich, P. A. (1992). Dots on the rocks: a comparison of percent cover estimation methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 165 (1):59-73.

Menge, B. A. y G. Branch. (2000). Rocky intertidal communities. En M. D. Bertness, S. D. Gaines y M. E. Hay (Eds.). *Marine community ecology*. (pp. 221-251). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.

Miller, A. W. y Ambrose, R. F. (2000). Sampling patchy distributions: Comparison of sampling designs in rocky intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 196, 1–14.

Murray, S. N., Ambrose, R. F. y Dethier, M. N. (2001). Methods for Performing Monitoring, Impact, and Ecological Studies on Rocky Shores. MMS OCS Study. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California. MMS Cooperative Agreement Number 14-35-0001-30761. 217 pages.

Murray, S. N., Ambrose, R. F. y Dethier, M. N. (2002). Methods for performing monitoring, impact, and ecological studies on rocky shores. In Minerals Management Service Pacific OCS Region.

Oberbauer, T. A. (2006). La vegetación de Isla Guadalupe. Entonces y ahora. *Gaceta Ecológica*, (81),47-58. Recuperado en 27 de enero de 2021. ISSN: 1405-2849. en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=539/53908104>

Pech, D., Condal, A. R., Bourget, E. y Ardisson, P. L. (2004). Abundance estimation of rocky shore Invertebrates at small spatial scale by high-resolution digital photography and digital image analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299:185- 189.

PISCO. (2017). On the rocks. In Partnership for Interdisciplinary Studies of Coastal Oceans. Recuperado 20, noviembre de 2020 de: <http://www.piscoweb.org/rocky-intertidal-sampling-protocols>

Raffaelli, D. y Hawkins, S. (1996). Intertidal ecology. Chapman and Hall, London, UK.

Rathbun, M. J. (1918). The grapsoid crabs of America. *Bulletin of the United States National Museum*. 97: 1-461.

Rathbun, M. J. (1930). The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bulletin of the United States National Museum*. 152: 1-593.

Sabino, C. M. y Villaça, R. (1999). Estudo comparativo de métodos de amostragem de comunidades de costão. *Revista Brasileira de Biologia.*, 59 (3):407-419.

SARCE. (2018). Protocol and sampling design for marine diversity assessments for the South American research group on coastal ecosystems 2.0. Recuperado 15, diciembre, 2020 en: <https://www.gbif.org/pt/dataset/e3803a54-b4fd-46d7-ab67-ad8f6871fae5>

Satyam, K. y Thiruchitrabalam, G., (2018). Biodiversity and Climate Change Adaptation in Tropical Island. *Elsevier*. 7: (187-215).

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 100 años de conservación en México: Áreas Naturales Protegidas de México, CONANP- SEMARNAT, México, 2018.

Stephenson, T. A. y Stephenson, A. (1972). Life between tidemarks on rocky shores. W. H. Freeman, San Francisco, California, USA.

Tomanek, L. y Somero, G. N. (1999). Evolutionary and acclimation-induced variation in the heat-shock responses of congeneric marine snails (genus *Tegula*) from different thermal habitats: Implications for limits of thermotolerance and biogeography. *Journal of Experimental Biology*, 2022925-2936.

Villaça, R. C. (1991). Metodologia de amostragem em costões rochosos. Abordagem fitossociológica. In: Simposio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira 2. Anais. São Paulo, ACIESP, 2:1-13.

Wilcoxon, F. (1945). Individual comparisons by ranking methods, *Biometrics*, 1:80-83.

Wilcoxon, F., Katti, S.K. y Wilcoxon, R. (1963). Critical Values and Probability Levels for the Wilcoxon Rank Sum Test and the Wilcoxon Signed Rank Test. Pearl, River, N.Y.: American Cyanamid Co and Florida State University.

Wilcoxon, F., Katti, S.K. y Wilcox, R.A., (1970). Critical values and probability levels for the Wilcoxon rank sum test and the Wilcoxon signed rank test. *Selected tables in mathematical statistics*, 1, pp.171-259.