

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS



**Estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles y
análisis poblacional de la estrella de mar *Pisaster ochraceus*
(Brandt, 1835) del intermareal rocoso de Baja California.**

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL
GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFIA COSTERA

PRESENTA

ERÉNDIRA PATRICIA CANALES GÓMEZ


Ensenada, B.C., México.

Junio 2012.

RESUMEN

Estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles y análisis poblacional de la estrella de mar *Pisaster ochraceus* (Brandt, 1835) del intermareal rocoso de Baja California.

Resumen aprobado por:



Dra. Cira Gabriela Montaña Moctezuma
Directora de Tesis

Los ambientes intermareales rocosos de Baja California son ecosistemas de alto valor biológico y económico para la región; sin embargo, el conocimiento de la estructura de sus comunidades y la dinámica poblacional de las especies clave es escaso. Este trabajo se realizó con el objetivo de caracterizar y comparar la estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles (MM) en 9 localidades a lo largo de la costa oeste de Baja California; así como describir aspectos poblacionales (densidad y estructura de tallas) de la estrella de mar *Pisaster ochraceus*, especie clave de estos sistemas. Durante el 2006 y 2007, se realizaron 5 muestreos estacionales en las localidades de Bajamar (BM), Eréndira (ER), Punta Baja (PB), Los Ojitos (OJ), La Esmeralda (ESM). Adicionalmente, Medio Camino (MC), Punta Morro (PM), Santo Tomás (ST) y Krutsio (KR) se muestrearon únicamente en la primavera de 2007. Para el estudio de la estructura de la comunidad de los MM el intermareal se dividió en cuatro estratos: Superior Alto (SA) y Bajo (SB); Choro Alto (CA) y Bajo (CB). La densidad y tallas de la estrella de mar se midieron en la zona de distribución de ésta especie (niveles CA y CB). Los resultados del análisis ANOSIM indicaron que la estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles de todos los sitios fue diferente. Cada localidad presentó especies características que contribuyeron a la diferenciación de los sitios estudiados: *Littorina sp.* y *Nucella sp.* en Eréndira; *Stroglyocentrotus purpuratus* en Punta Baja y *Fissurella sp.* en Los Ojitos. Se encontró que la similitud entre localidades disminuyó con la distancia geográfica. La localidad de Eréndira fue la única que presentó variación estacional. La zonación del intermareal también presentó diferencias entre localidades, encontrándose que la comunidad de los niveles Superior Alto y Superior Bajo fue similar en las localidades de MC, BM, ER y KR; en contraste, la comunidad de los niveles CA y CB fue similar en OJ, KR y ES. En Punta Baja, la comunidad de los cuatro niveles fue diferente, mientras que en PM y ST las comunidades de los estratos SB y CA fueron afines. La población de estrellas de mar de Bajamar presentó altas densidades y una estructura de tallas bimodal, característica de poblaciones sin disturbio humano (pesca). El resto de las localidades evidenciaron los efectos de la explotación en diferentes grados. Punta Baja y Eréndira reflejaron poblaciones con un grado intermedio de explotación y las poblaciones de MC, ST y PM fueron las más afectadas. La población de OJ mostró características de una población que se encuentra en el límite sur de su distribución. Estas diferencias y similitudes sugieren que la estructura comunitaria de cada localidad es el resultado de diversos factores tanto naturales como antropogénicos. Para tener un mejor entendimiento de la dinámica intermareal de la región es necesario conocer cómo afectan estos factores al funcionamiento de estas comunidades. El efecto de la extracción de la especie clave del sistema fue evidente en la mayoría de las localidades. Si bien es importante aceptar a los humanos como parte del sistema, es imperante regular la extracción de recursos, así como conocer el efecto de la remoción de especies de diferentes niveles tróficos en la dinámica de estos sistemas. Dado que el ecosistema intermareal es importante por su alta diversidad y por los servicios ambientales que brinda, se vuelve imperante el establecimiento de zonas de protección en la zona costera, así como establecer un programa de monitoreo a largo plazo que permitan tener un mejor entendimiento de la dinámica de las comunidades del intermareal rocoso de Baja California.

ABSTRACT

Community structure of the rocky shore intertidal mobile macroinvertebrates and population analysis of the ochre sea star *Pisaster ochraceus* (Brandt, 1835) in Baja California.

The rocky intertidal environments of Baja California are ecosystems of high biological and economic value to the region. Nonetheless, the knowledge of the structure of their communities and the population dynamics of their keystone species is scarce. The purpose of this study was to compare the community structure of mobile macroinvertebrates at 9 sites along the west coast of Baja California, Mexico; and to describe population parameters such as density and size structure of the sea star *Pisaster ochraceus*, the keystone species of these systems. Seasonal surveys were conducted between 2006 and 2007 in Bajamar (BM), Erendira (ER), Punta Baja (PB), Los Ojitos (OJ) and La Esmeralda (ES). Additionally, the sites Medio Camino (MC), Punta Morro (PM), Santo Tomas (ST) and Krutsio (KR) were surveyed on the spring of 2007. To characterize the community structure of mobile macroinvertebrates (MM), the intertidal habitat was divided into four strata: High Superior (HS), Low Superior (LS), High Mussel (HM) and Low Mussel (LM) zones. The density and size of the starfish were measured along their main distribution zones (HM and LM). The results of ANOSIM test suggested that the community structure of mobile organisms was different in all study sites. Each locality was characterized by certain species; e.g. the Erendira community was differentiated by the winkles *Littorina sp.* and whelk *Nucella sp.*; Punta Baja by purple urchins (*Stroglyocentrotus purpuratus*), and Los Ojitos by the keyhole limpet *Fissurella sp.* We found that the similarity between sites decreased with the geographic distance. The community structure of Erendira was the only one that presented seasonal variation. The intertidal zonation differed among study sites. The sites MC, BM, ER and KR presented similar communities along the High and Low Superior intertidal levels; whereas similar communities were observed along the HM and LM levels in OJ, KR and ES. The community at Punta Morro and Santo Tomas was similar along the LS and HM levels; in contrast, Punta Baja was the only site with differentiated communities along all intertidal levels. The sea star population of Bajamar showed high densities and a bimodal size structure, characteristic of populations without human disturbance (harvesting). The rest of the sites showed the effect of harvesting in different degrees: Punta Baja and Erendira showed signs of intermediate harvesting effects; whereas the populations of MC, ST and PM were the most affected. The population of OJ showed characteristics similar to those populations present at their limits of distribution. Differences and similarities among the community structure can be the result of different natural and anthropogenic disturbances. To better understand the dynamics of these intertidal ecosystems, it is important to know how both factors affect the functioning of these communities. The effect of the removal of the keystone species from the system was evident in most of the sites. Although it is important to consider humans as part of the system, it is imperative to regulate the extraction of different resources, as well as to understand the effect of removal of species from different trophic levels. Given the importance of the intertidal ecosystems, it is relevant to establish protected areas along the coast, and to set up a long term study program that allows the understanding of the dynamics of the rocky intertidal communities off Baja California.

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

Estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles y análisis poblacional de la estrella de mar *Pisaster ochraceus* (Brandt, 1835) del intermareal rocoso de Baja California.

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA

ERÉNDIRA PATRICIA CANALES GÓMEZ

Aprobada por:



Dra. Cira Gabriela Montaña Moctezuma
Director de tesis

D



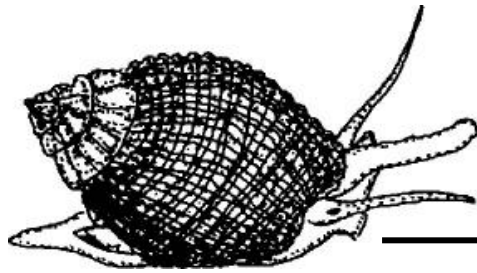
Dr. Eugenio Carpizo Ituarte
Sinodal



M.C. Guillermo Torres Moya
Sinodal

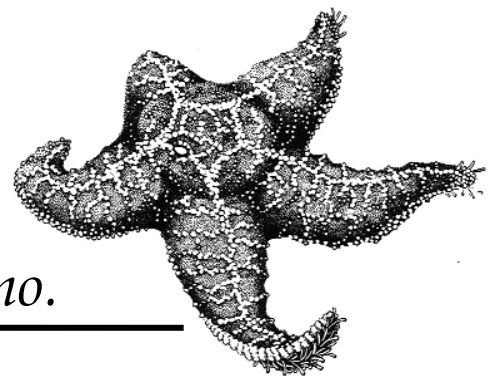
*“Todo lo que hacemos tiene el toque del océano;
sin embargo, permanecemos en la orilla de
nuestros conocimientos.”*

Richard Wilbur



*Para Renata, mi Stenella
y Estrellita Marinera, eterna compañera,
fuente inagotable de amor y felicidad, quien
nadará a mi lado en mares desconocidos...*

*A mi familia, por su
apoyo incondicional, los Amo.*



AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Gaby Montaña por su amistad, consejos, charlas, risas, tiempo y apoyo incondicional durante estos tres años. Trabajar a su lado ha sido una de las mejores experiencias personales y profesionales de mi vida. Mil gracias!!

A mis sinodales Dr. Eugenio Carpizo y C.Dr. Memo Torres por su asesoría y valiosos consejos que contribuyeron a enriquecer este trabajo.

A la Facultad de Ciencias Marinas e Instituto de Investigaciones Oceanológicas, de la Universidad Autónoma de Baja California por el apoyo económico brindado para la asistencia a congresos. A todos mis profesores, los Drs.: Eduardo Santamaría, Francisco Correa, Roberto Millán, Jorge Rosales, Martín Ayón, Víctor Camacho, Francisco Delgadillo, Asdrúbal Martínez, Jorge Ledesma, Adriana González y Óscar González. Es todo un honor el haber sido su alumna, gracias por mostrarme las otras piezas del rompecabezas oceánico!

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca 236520 para mis estudios de posgrado.

Este trabajo se hizo posible gracias al proyecto grupal de la 10ma Convocatoria Interna de Proyectos de Investigación de la UABC: “Caracterización de las poblaciones de *Mytilus californianus* y *Pisaster ochraceus*, especies estructuradoras de la comunidad del intermareal rocoso y que son explotadas en la costa Pacífico de Baja California”, bajo la dirección del Dr. Eugenio Carpizo-Ituarte (IIO).

A todas las personas que realizaron la colecta de datos en campo: Fernando García-Pámanes, Guillermina Chi-Barragán, Roberto Escobar-Fernández, Luis Aguilar-Rosas, Raúl Aguilar-Rosast, Luis García-Pámanes, Javier García-Pámanes, Arturo Ramírez-Valdez, Filiberto Núñez-Cebrero. A todos los chic@s del “cardumen”, verano científico y estancias de investigación que ayudaron a procesar las muestras móviles asociados a choro y por supuesto a Roberto Escobar por todo el apoyo y las facilidades brindadas, esos datos serán otra historia!

Quiero agradecer especialmente a la Fam. Navarro-Barrera por abrirme las puertas de su casa y brindarme apoyo incondicional durante mi estancia en esta ciudad. Ananda: fue genial coincidir contigo, gracias por estar siempre ahí para mí y para Renata, te quiero mucho.

A la M.V.Z. Daniela Rodríguez, amiga gracias por todo el apoyo brindado, sin ti aún seguiría a merced de las corrientes marinas, te quiero mucho.

Al M. en C. Fernando Salinas, gracias por los bellos momentos, las charlas snobescas y tu apoyo, te quiero mucho.

Al Lic. Eduardo Morales (Eddie), simplemente no tengo como agradecer todo lo que has hecho por nosotras, mil gracias por las comidas, las charlas, las risas, los rides, el apoyo, las composturas de mi lap, etc., etc., etc. y todos esos momentos que definitivamente me van a hacer extrañarte, te quiero mucho.

A todos mis compañeros del Posgrado en Oceanografía Costera: Félix, Armando, Jonatan, Tere, Piña, Ana, Norma, Gaby, Mónica, Daniel, Mauricio, Julieta, Linda, Rodolfo, Rosario, Raúl ... fue genial coincidir con ustedes en este viaje, éxito a todos!

A la pandilla de Biólogos del ITBB en Ensenada: Martha, Sergio, Nevia, Carlos, chicos gracias por todos los momentos, es genial saber que tenemos 8 años de conocernos y aún nos seguimos riendo... y a los Biólogos que se quedaron por allá: Ángel y Mauricio, ustedes saben que definitivamente los quiero!

A la Familia Granados-Fonseca, gracias por estar siempre ahí, fue increíble encontrarlos en este camino por tierras norteñas...

A Salvador Rodríguez Campos, aunque sé que no te gustan los agradecimientos, espero algún día darte tu agua de horchata ¿o era de jamaica? ...

Esto no estaría completo sin agradecer al M. en C. César Guerrero... por todo, simplemente, por todo, GRACIAS...

Y a todos los demás que estuvieron ahí, gracias por coincidir conmigo en mi andar, a todos ustedes, nos vemos en el futuro!

CONTENIDO

RESUMEN.....	<i>ii</i>
ABSTRACT	<i>iii</i>
CONTENIDO.....	<i>ix</i>
ÍNDICE DE TABLAS	<i>xii</i>
ÍNDICE DE FIGURAS	<i>xiii</i>
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
OBJETIVO GENERAL	4
OBJETIVOS PARTICULARES.....	4
ÁREA DE ESTUDIO	5

CAPÍTULO I

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS MÓVILES DEL INTERMAREAL ROCOSO DE BAJA CALIFORNIA

I.1 INTRODUCCIÓN	10
I.2 MATERIALES Y MÉTODOS	16
I.2.1 Muestreo de campo	16
I.2.2 Macroinvertebrados móviles estudiados	16
I.2.3 Análisis estadístico	17
I.2.3.1 Variación espacial y temporal	17
I.2.3.2 Zonación.....	19
I.3 RESULTADOS	23

I.3.1 Análisis espacial de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles de BC.....	23
I.3.2 Relación similitud- distancia entre las localidades.....	27
I.3.3 Zonación	27
I.3.4 Estructura comunitaria del intermareal rocoso de Baja California.....	28
I.3.5 Variación temporal.....	35
I.4 DISCUSIÓN.....	44
I.4.1 Variación espacial.....	45
I.4.2 Relación similitud-distancia	49
I.4.3 Zonación	51
I.4.4 Variación estacional	56

CAPÍTULO II

VARIACIÓN LATITUDINAL DE LA DENSIDAD Y ESTRUCTURA DE TALLAS DE *Pisaster ochraceus* (BRANDT, 1835) EN BAJA CALIFORNIA.

II.1 INTRODUCCIÓN	60
II.2 MATERIALES Y MÉTODOS	63
II.2.1 Muestreo en campo	63
II.2.1.1 Densidad	63
II.2.1.2 Estructura de tallas	63
II.2.2 Análisis estadístico.	63
II.3 RESULTADOS	64
II.3.1 Densidad	64
II.3.1.1 Variación espacial	64
II.3.1.2 Variación temporal	64
II.3.2 Estructura de tallas.....	67

II.3.3 Proporción de adultos y juveniles	72
II.4 DISCUSIÓN.....	73
CAPÍTULO III CONCLUSIONES GENERALES	82
REFERENCIAS	85
APÉNDICE	101

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Ubicación y características de las localidades de estudio.....	8
Tabla II. Descripción general del hábitat, hábitos alimenticios y depredadores de las especies muestreadas en este trabajo.....	20
Tabla III. Descripción general del hábitat, hábitos alimenticios y depredadores de los géneros muestreados en este trabajo.....	21
Tabla IV. Descripción general del hábitat, hábitos alimenticios y depredadores de los grupos taxonómicos muestreados en este trabajo	22
Tabla V. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel SA-SB en la localidad de Bajamar.....	39
Tabla VI. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel CA en la localidad de Bajamar.	39
Tabla VII. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel SA-SB en la localidad de Eréndira.	40
Tabla VIII. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel CA en la localidad de Eréndira.	40
Tabla IX. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel CB en la localidad de Eréndira.	41
Tabla X. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles de la localidad de Punta Baja.....	41
Tabla XI. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel SB en la localidad de Los Ojitos.	42
Tabla XII. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel SA en la localidad de La Esmeralda.	42
Tabla XIII. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel CA-CB en la localidad de La Esmeralda.	43
Tabla XIV. Estructura anual de tallas de <i>Pisaster ochraceus</i> en 8 localidades de Baja California..	71
Tabla XV. Proporción de estrellas de mar adultas por juvenil en las localidades de estudio.	72

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las 9 localidades de estudio	7
Figura 2. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (MDS) de la estructura comunitaria de 5 localidades del intermareal rocoso de Baja California.....	25
Figura 3. Análisis MDS de la variación espacial de la estructura comunitaria de 8 localidades del intermareal rocoso de Baja California.....	25
Figura 4. Variación espacial de la densidad de los macroinvertebrados móviles de 9 localidades del intermareal rocoso de Baja California durante la primavera del 2007..	26
Figura 5. Relación similitud-distancia en la estructura comunitaria de 9 localidades del intermareal rocoso de Baja California.....	27
Figura 6. Diagramas MDS que indican la zonación del intermareal y la densidad promedio anual de las especies representativas de cada estrato de las localidades de Medio Camino y Bajamar..	30
Figura 7. Diagramas MDS que indican la zonación del intermareal y la densidad promedio de las especies representativas de cada nivel de las localidades de Punta Morro y Santo Tomás..	31
Figura 8. Diagramas MDS que indican la zonación del intermareal y la densidad promedio anual de las especies representativas de cada estrato de las localidades de Eréndira y Punta Baja ...	32
Figura 9. Diagramas MDS que indican la zonación del intermareal y la densidad promedio anual de las especies representativas de cada estrato de las localidades de Los Ojitos y Krutsio	33
Figura 10. Diagramas MDS de la zonación del intermareal y la densidad promedio anual de las especies representativas de cada estrato de la localidad de La Esmeralda.....	34
Figura 11. Variación estacional por nivel intermareal de la comunidad de macroinvertebrados móviles de 3 localidades del intermareal rocoso de Baja California: Bajamar (SA-SB y CA); Eréndira (SA-SB, CA y CB) y Los Ojitos (SB).....	37
Figura 12. Variación estacional por nivel intermareal de la comunidad de macroinvertebrados móviles de la localidad de La Esmeralda(Niveles SA y CA-CB).....	38
Figura 13. Variación temporal de la densidad de <i>Acanthina sp.</i> y Quitones en el nivel SA-SB, localidad de Bajamar.....	39

Figura 14. Variación temporal de la densidad de <i>Littorina sp.</i> y <i>Lottia gigantea</i> en el nivel CA, localidad de Bajamar.....	39
Figura 15. Variación temporal de la densidad de <i>Littorina sp.</i> y <i>Acanthina sp.</i> en el nivel SA-SB, localidad de Eréndira.....	40
Figura 16. Variación temporal de la densidad de <i>Littorina sp.</i> y <i>Acanthina sp.</i> en el nivel CA, localidad de Eréndira.....	40
Figura 17. Variación temporal de la densidad de <i>Nucella sp.</i> y Cangrejos en el nivel CB, localidad de Eréndira.....	41
Figura 18. Variación temporal de la densidad de <i>Strongylocentrotus purpuratus</i> y <i>Chlorostoma sp.</i> en el intermareal de Punta Baja.	41
Figura 19. Variación temporal de la densidad de <i>Littorina sp.</i> y <i>Fissurella sp.</i> en el nivel SB, localidad Los Ojitos.	42
Figura 20. Variación temporal de la densidad de <i>Littorina sp.</i> y <i>Chlorostoma sp.</i> en el nivel SA, localidad La Esmeralda.	42
Figura 21. Variación temporal de la densidad de <i>Acanthina sp.</i> y <i>Chlorostoma sp.</i> en el nivel CA-CB, localidad de La Esmeralda.	43
Figura 22. Variación estacional de la densidad del grupo Lapas en el intermareal rocoso de las localidades de Bajamar, Eréndira, Punta Baja, Los Ojitos y La Esmeralda.	43
Figura 23. Variación espacio-temporal en la densidad nivel Choro Bajo de la estrella de mar <i>Pisaster ochraceus</i> de 8 localidades de Baja California.	65
Figura 24. Variación estacional de la densidad promedio, densidad nivel Choro Alto y densidad nivel Choro Bajo de las poblaciones de estrella de mar de Bajamar, Eréndira, Punta Baja y Los Ojitos.	66
Figura 25. Variación latitudinal de la talla promedio de adultos y juveniles de 8 poblaciones de <i>Pisaster ochraceus</i> de Baja California.....	67
Figura 26. Estructura de tallas de las poblaciones de estrella de mar de las localidades Bajamar, Punta Baja y Eréndira durante la temporada de estudio.	69
Figura 27. Estructura de tallas de las poblaciones de estrella de mar de las localidades Medio Camino, Santo Tomás y Los Ojitos durante la temporada de estudio.....	70

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las comunidades del intermareal rocoso son componentes importantes de los ecosistemas costeros ya que proveen a las poblaciones humanas principalmente de alimento y recreación. Sin embargo, como resultado de estas actividades, las comunidades están siendo afectadas por la sobreexplotación, la introducción de especies invasoras y el cambio climático (Schiel *et al.*, 2004).

El estudio de las comunidades del intermareal rocoso ha sido abordado desde diferentes perspectivas y con distintos enfoques a lo largo del tiempo. La evolución en el entendimiento de la estructura y la dinámica de las comunidades intermareales inició con el estudio de la influencia de los factores físicos como la fuerza del oleaje, la temperatura y la desecación, en la estructura de la comunidad (Dayton 1971; Underwood 1978; Sousa 1979; McQuaid y Branch 1984). Posteriormente, se evidenció la importancia de las interacciones biológicas en el establecimiento de patrones comunitarios, destacando entre ellas la depredación, la competencia y la heterogeneidad ambiental (Menge 1976; Menge y Lubchenco 1981), así como la introducción del concepto de especie clave (Paine 1969; Power *et al.*, 1996). Estudios subsecuentes se enfocaron a conocer la importancia del reclutamiento (Roughgarden *et al.*, 1988, Connolly *et al.*, 2001) y los procesos oceanográficos (Menge *et al.*, 1997; Menge *et al.*, 2003) para explicar la dinámica y organización de la comunidad. Esta información permitió refinar tanto el modelo ascendente (bottom-up) como descendente (top-down) que habían sido propuestos para explicar la regulación de la comunidad. Otros estudios retomaron el concepto de especie clave, considerando los efectos de la captura humana como un factor importante en el entendimiento de la organización y estructura de las comunidades del intermareal rocoso (Castilla y Durán, 1985; Durán y Castilla, 1989) y posteriormente la investigación se enfocó en las modificaciones directas e indirectas de las comunidades intermareales ocasionadas por la captura humana (ej.; Kingsford *et al.*, 1991; Addessi 1994; Moreno *et al.*, 1994; Branch y Moreno 1994; Sagarin *et al.*, 2007). Más recientemente la investigación ecológica ha ampliado sus escalas espacio-temporales con el objetivo de obtener conclusiones generalizadas que ayuden a entender la dinámica de estos ecosistemas (ej.

Menge *et al.*, 2003; Wieters *et al.*, 2009, Nakaoka *et al.*, 2006; Okuda *et al.*, 2010).

No obstante el avance y desarrollo alcanzados dentro de esta área del conocimiento, los trabajos realizados en Baja California, México son escasos y presentan diversos enfoques de estudio. Algunos trabajos han analizado el efecto de la explotación de una especie en su dinámica poblacional. Tal es el caso de Pombo (1990) y Pombo y Escofet (1996), quienes estudiaron el efecto de la remoción de *Lottia gigantea* en la estructura de tallas de diferentes poblaciones. Por su parte, Romero-Hernández (2007) analizó el efecto de diferentes grados de explotación en la dinámica poblacional de *Pisaster ochraceus* en las localidades de Punta Piedra y Bajamar, Baja California.

Las contribuciones al conocimiento de la biogeografía del intermareal rocoso de Baja California han sido notables en la última década. Sagarin y Gaines (2002), describieron los límites de distribución de especies móviles y sésiles del intermareal desde Alaska hasta Baja California. Blanchette *et al.*, (2008), analizaron la afinidad biogeográfica de 67 comunidades ubicadas en este gradiente geográfico, de las cuales 3 correspondieron a Baja California. A su vez, Ramírez-Valdez (2009) y Ruíz-Campos *et al.*, (2010) analizaron la composición ecológica y biogeográfica de la ictiofauna de pozas de marea, otro componente importante de las comunidades intermareales. Por su parte, Bedolla-Guzmán (2011) realizó un catálogo faunístico de los macroinvertebrados de las islas del Pacífico Bajacaliforniano y analizó las afinidades biogeográficas de estas especies.

Las comunidades del intermareal rocoso de Baja California comparten similitudes con otras comunidades que son influenciadas por “corrientes de frontera este”, las cuales son reconocidas por su alta productividad oceánica (Carr y Kearns, 2003). Las comunidades intermareales ubicadas a lo largo de estos sistemas presentan una organización comunitaria afín caracterizada por la presencia de una especie clave que regula la estructura comunitaria; tal es el caso del gasterópodo *Concholepas concholepas* en Chile (Durán y Castilla, 1989), la estrella *Stichaster australis* en Nueva Zelanda (Paine, 1971), *Asterias rubens* en Inglaterra (Saier, 2001) y *Pisaster ochraceus* en California, Washington y Oregon (Paine, 1966; Menge *et al.*, 1994).

Además de este común denominador, estas comunidades poseen similitudes en la organización y distribución general de la biota en la franja intermareal, presentando patrones de zonación comunes en los ensambles de algas y organismos sésiles principalmente. Sin embargo, poco se ha descrito para el ensamble de organismos móviles, a pesar de que ha sido reconocido que los macroinvertebrados móviles desempeñan un papel importante en la comunidad por su participación en las redes tróficas al ocupar diversos niveles tróficos. Asimismo, desempeñan roles ecológicos importantes como el de las especies clave, sin dejar de lado su enorme contribución en el incremento de la diversidad y alteración de los sistemas en los que interactúan (Underwood y Chapman, 1998; Chapman, 2003).

De acuerdo a lo expuesto anteriormente y dada la relevancia del ensamble de organismos móviles y la especie clave, así como sus relaciones ecológicas en las comunidades intermareales templadas, se presentan en este estudio dos capítulos: en el primer capítulo se compara la estructura comunitaria y los patrones de zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de 9 localidades de la costa occidental de Baja California. En el segundo capítulo se analiza la variación latitudinal de la densidad y estructura de tallas de la especie clave (*Pisaster ochraceus*) en las mismas 9 localidades. Es importante resaltar que la información utilizada en el presente trabajo proviene de un proyecto grupal que ha permitido generar información de diferentes grupos taxonómicos del intermareal rocoso de la región: peces intermareales (Ramírez-Valdez, 2009) y macroalgas y comunidad sésil (Peña-Mejía, 2011). El presente trabajo complementa la información actual sobre las comunidades intermareales de Baja California.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este trabajo fue caracterizar la estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles del intermareal rocoso de la costa Pacífico de Baja California, como parte de un trabajo integral de la caracterización de las comunidades asociadas a los bancos de mejillón de Baja California.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Comparar la estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles del intermareal rocoso de 9 localidades ubicadas en la costa Pacífico de Baja California.
2. Conocer la variación estacional de la comunidad de macroinvertebrados móviles del intermareal rocoso de 5 localidades.
3. Comparar los patrones de zonación de la comunidad de macroinvertebrados móviles de las 9 localidades.
4. Conocer la variación latitudinal de la densidad y estructura de tallas de la estrella de mar (*Pisaster ochraceus*) en las 9 localidades, así como su variación estacional.

ÁREA DE ESTUDIO

Se estudiaron 9 localidades del intermareal rocoso situadas en la costa oeste de Baja California: Medio Camino (MC), Bajamar (BM), Punta Morro (PM), Santo Tomás (ST), Eréndira (ER), Punta Baja (PB), Los Ojitos (OJ), Krutsio (KR) y La Esmeralda (ESM) (Fig. 1, Tabla I).

Punta Baja y Medio Camino presentaron el intermareal más extenso, (100 y 70 m, respectivamente); mientras que las zonas sureñas de Los Ojitos, Krutsio y La Esmeralda cuentan con un intermareal de menor amplitud (23, 14 y 24 m, respectivamente). Bajamar y Punta Baja son sitios altamente expuestos al oleaje. En la categoría de costas semi-expuestas se encuentran las localidades de Medio Camino, Eréndira, Krutsio y La Esmeralda; mientras que Punta Morro, Santo Tomás y Los Ojitos son zonas semi-protegidas. Una mayor descripción de cada una de las zonas de estudio puede ser encontrada en Ramírez-Valdez (2009) y Peña-Mejía (2011).

La costa occidental de Baja California se localiza dentro de la provincia biogeográfica Californiana, la cual se extiende desde Punta Concepción, California, E.U.A., hasta Punta Eugenia, Baja California Sur, México (Hubbs, 1960; Briggs, 1974; Hastings, 2000). Esta zona se encuentra influenciada por la Corriente de California la cual nace arriba de los 40° N como una extensión de la Corriente de las Aleutianas (Sverdrup *et al.*, 1942) y transporta masas de agua subárticas que en su desplazamiento hacia el sur se mezclan con aguas subtropicales (Reid *et al.*, 1958). En esta región predominan los vientos del noroeste durante todo el año, excepto al norte de los 35° N, en donde durante la primavera y el verano soplan vientos con dirección hacia el ecuador favorables para las surgencias. Los vientos del norte son más fuertes frente a Baja California en mayo y junio, frente a California en junio y julio y fuera de Oregon y Washington en julio y agosto (Gierloff-Emden *et al.*, 1986). Por lo tanto, la temporada de afloramiento se propaga hacia el norte (rumbo a la provincia biogeográfica Oregoniana) en la primavera y progresa en el verano (Smith, 1968).

Millán-Núñez y Lara-Lara (1995), mencionan la presencia de una zona eutrófica costera asociada a eventos de surgencia, la cual tiene un comportamiento similar de propagación (sur-

norte) dentro de la provincia Californiana y sugieren que las surgencias inician en invierno y primavera en la parte sur, mientras que en la parte norte inician durante finales de la primavera y verano, principalmente frente a Ensenada y Punta Colonet (Argote, 1978; Torres-Moye y Acosta-Ruiz, 1986). Según Gierloff-Emden *et al.*, (1986), al sur de los 35° los vientos son favorables para la presencia de surgencias todo el año; específicamente, Bakun y Nelson (1977) señalan que estos eventos tienen una mayor intensidad de marzo a junio al sur de los 30°N e indican que el estrés del viento negativo propaga la zona de convergencia hacia la costa en la región comprendida entre Punta Baja y Punta Eugenia.

Es importante resaltar que la región sur del Sistema de la Corriente de California (frente a Baja California) se ha considerado como una zona de transición ecológica entre las aguas subtropicales del Pacífico Central y templadas 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).

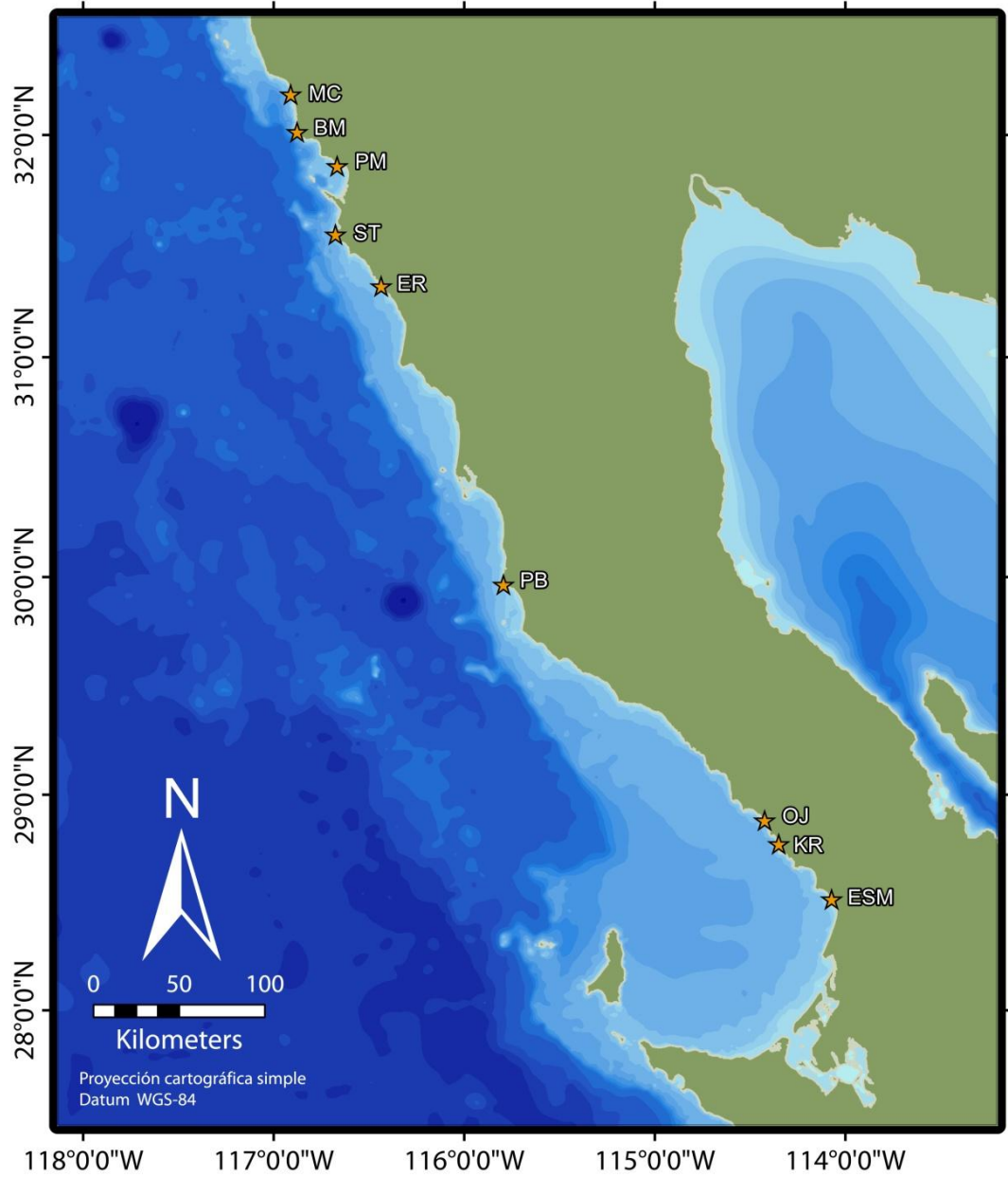


Figura 1. Ubicación de las 9 localidades de estudio a lo largo de la costa de Baja California, México. Medio Camino (MC), Bajamar (BM), Punta Morro (PM), Santo Tomás (ST), Eréndira (ER), Punta Baja (PB), Los Ojitos (OJ), Krutsio (KR), La Esmeralda (ESM).

Tabla I. Ubicación y características de las localidades de estudio: extensión (m) aproximada del intermareal (EI), grado de exposición al oleaje (EA) y orientación (O) (Según Ramírez-Valdez, 2009). E= expuesta, SE= Semiexpuesta, SP= Semiprotegida. NW= Noroeste, S= Sur, SW= Suroeste, W= Oeste.

Localidad	A	Latitud		Longitud		EI	EA	O
Medio Camino	MC	32° 10' 55.6"	N	116° 54' 37.4"	W	70	SE	NW
Bajamar	BM	32° 00' 50.15"	N	116° 52' 34.94"	W	40	E	SW
Punta Morro	PM	31° 51' 41"	N	116° 39' 58"	W	55	SP	S
Santo Tomás	ST	31° 33' 14.6"	N	116° 40' 32"	W	35	SP	NW
Eréndira	ER	31° 19' 15.9"	N	116° 26' 7.9"	W	30	SE	SW
Punta Baja	PB	29° 57' 59"	N	115° 47' 38"	W	100	E	NW
Los Ojitos	OJ	28° 52' 55.7"	N	114° 25' 22.6"	W	23	SP	S
Krutsio	KR	28° 46' 22.2"	N	114° 20' 57.5"	W	14	SE	W
La Esmeralda	ESM	28° 31' 0.6"	N	114° 04' 18.1"	W	24	SE	SW

CAPÍTULO I

**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE
MACROINVERTEBRADOS MÓVILES DEL INTERMAREAL
ROCOSO DE BAJA CALIFORNIA**

I.1 INTRODUCCIÓN

Los organismos que viven en la franja intermareal se encuentran expuestos de manera natural a disturbios físicos y biológicos. La capacidad de tolerar el estrés físico, así como las relaciones ecológicas determinan, entre otros, la distribución de las especies a lo largo del gradiente intermareal. La zonación es quizá uno de los patrones mejor conocidos en las costas rocosas (Menge y Branch, 2001). Ocurre en todas las regiones del intermareal rocoso del mundo (Lewis, 1964; Stephenson y Stephenson, 1972) aún cuando la amplitud de la marea sea angosta.

Aún existe discusión en relación a los factores que contribuyen al establecimiento de los límites de distribución de ciertas especies (Underwood, 1978; Benson, 2002). De manera general se ha estudiado y descrito la influencia de algunos factores físicos como la fuerza del oleaje, temperatura y desecación en el establecimiento de los límites superiores de distribución de algunas especies (Stephenson, 1949; Sousa, 1979). Otros autores como Paine (1966), Dayton (1971), Conell (1972), Menge (1976) y Menge y Lubchenco (1981) han resaltado la importancia de las interacciones biológicas como la depredación, la competencia y heterogeneidad ambiental en la ubicación de los límites inferiores de distribución.

Las comunidades intermareales templadas de Norteamérica presentan dos tipos de patrones generales de zonación (Menge y Branch, 2001). El primero corresponde al de las zonas expuestas, en donde el intermareal alto se encuentra dominado por litorínidos, balanos y en algunas ocasiones algas foliosas. El intermareal medio por mejillones (*Mytilus sp.*) y el intermareal bajo por una variedad de invertebrados y/o algas, incluyendo mejillones, balanos, anémonas, moluscos pastoreadores, macroalgas y estrellas de mar.

En zonas protegidas del oleaje, la comunidad presenta otra organización. Los balanos también se encuentran en altas densidades en el intermareal superior aunque suelen ser menos abundantes que en áreas expuestas. En el intermareal medio, habitualmente los mejillones son menos densos que en áreas de alta energía y en algunos sitios pueden ser reemplazados por las macrofitas como grupo dominante. En el intermareal bajo las macroalgas decrecen a medida que las algas incrustantes incrementan. Estos cambios en la comunidad (diversidad de especies

y densidad) suelen asociarse al tipo de disturbio que en estas zonas es de baja frecuencia e intensidad (Sousa, 1979; Huston; 1994, Sousa, 2001).

Los patrones de zonación descritos por la literatura tienen como base la distribución de organismos sésiles. Los animales móviles también tienden a zonificarse, sin embargo sus límites no están claramente demarcados como los de las especies sedentarias. La capacidad de desplazarse a lo largo del intermareal vuelve complicado y a su vez interesante el estudio de la zonación presentada por las especies de organismos móviles (Barnes y Hughes, 1999; Sousa, 2001).

El ensamble de macroinvertebrados móviles es un componente importante de las comunidades intermareales ya que alberga organismos que ocupan diversos niveles tróficos y que desempeñan roles ecológicos significativos como es el caso de las especies clave. Asimismo, las especies móviles contribuyen al incremento de la diversidad y alteran el funcionamiento de los sistemas en los lugares que habitan (Paine, 1966; Underwood y Chapman, 1998; Chapman, 2003).

Otro aspecto interesante del ensamble de macroinvertebrados móviles es la presencia de especies que poseen ciclos de vida con desarrollo directo, como los gasterópodos *Littorina sp.*, *Nucella sp.*, y *Acanthina sp.* (Strathmann, 1987). A diferencia de las especies con desarrollo indirecto con un estadio larval planctónico (que dependen de forma importante de procesos oceanográficos que determinan su dispersión), las especies con desarrollo directo reciben una considerable influencia de procesos a menor escala, reflejándose en adaptaciones locales (p.ej. cambios conductuales) que pueden alterar el funcionamiento del ecosistema (Sanford *et al.*, 2003).

Estas y otras características han resultado en un mayor interés hacia conocer diferentes aspectos de este grupo de invertebrados como su contribución relativa a la diversidad (Davidson *et al.*, 2004a), y patrones conductuales de movimiento (Chappon y Seuront, 2011); la influencia de la configuración del hábitat sobre la densidad y diversidad de especies móviles (Takada, 1999); la migración de los organismos móviles en respuesta a la inmersión y emersión ocasionada por las mareas (Davidson *et al.*, 2004b; Hondolero *et al.*, 2006); la interacción de los ensambles de móviles y sésiles en la zona intermareal (Robles *et al.*, 2001, Robles y Desharnais,

2002); el efecto de la relación depredador-presa (Sanford *et al.*, 2003; Hidalgo *et al.*, 2007; Wieters *et al.*, 2008), importancia de la competencia interespecífica (Palmer, 1990; Navarrete *et al.*, 2000); así como los factores que determinan la relación similitud-distancia en la estructura de la comunidad (Nakaoka *et al.*, 2006; Okuda *et al.*, 2010).

Dentro del ensamble de organismos móviles también resalta la presencia de la estrella de mar *Pisaster ochraceus* la cual es considerada como la especie clave de las comunidades intermareales de norteamérica (Paine, 1966; Menge *et al.*, 1994). Las especies clave tienen un impacto en la estructura de la comunidad que es desproporcionado a su abundancia (Paine, 1969; Power *et al.*, 1996), y de acuerdo con Castilla y Durán (1985), los cambios en la abundancia o desempeño de un depredador clave pueden conducir a un cambio substancial en toda la estructura comunitaria.

Los estudios sobre la estructura comunitaria en el intermareal templado de norteamérica son vastos para el intermareal de Washington, Oregon y California (p. ej. Paine, 1966; Dayton, 1971; Paine, 1974; Sousa, 1979; Menge *et al.*, 1994; Smith, 2005 y Blanchette *et al.*, 2006). La descripción de las comunidades de Baja California se ha analizado de manera somera y con un enfoque principalmente biogeográfico. Los resultados de Blanchette *et al.*, (2008) puntualizan que las comunidades situadas en la provincia biogeográfica Ensenadense (Baja California) guardan una estrecha similitud entre sí, con la excepción de la localidad de Punta Baja la cual tiene una comunidad similar a las de las comunidades situadas en la provincia de Monterey (California, EUA).

Particularmente, en la región de Baja California, se han realizado algunos esfuerzos por caracterizar las comunidades del intermareal rocoso. García-Pámanes y Chee-Barragán (1976) describieron la estructura de la comunidad de 4 localidades del intermareal ubicadas dentro de la Bahía de Todos Santos, 3 de ellas con litoral rocoso (Punta San Miguel, Playa Tres Hermanas y Punta Banda) y la otra de tipo arenoso (Playa Hermosa) durante el otoño de 1973. En su trabajo identificaron a las especies de macroalgas y macroinvertebrados sésiles y móviles presentes a lo largo del gradiente intermareal. En lo concerniente a macroinvertebrados móviles, estos autores identificaron 27 especies.

Otra contribución importante fue la de Salas-Garza y Oliva (1983), quienes realizaron estudios poblacionales de *Mytilus californianus* y su fauna asociada en la localidad de Eréndira, BC. En este trabajo se abordaron algunos aspectos del caracol carnívoro *Acanthina lugubris*, un importante depredador de los mejillones en esta zona. Analizaron la densidad y estructura de tallas, reclutamiento, tasas de depredación y tallas promedio de los mejillones depredados. Los resultados mostraron que la densidad de *A. lugubris* fue mayor en la zona de máxima densidad del mejillón (8 org. cuad^{-1}) y presentó las mayores tasas de depredación durante el verano (0.027 mejillones caracol día^{-1}). La depredación total ejercida por esta especie contribuyó con el 21.86% de la mortalidad anual del mejillón. También observaron que el reclutamiento del mejillón ocurre en dos temporadas: una entre octubre y diciembre y otra de mayo a junio.

Otra comunidad que ha sido estudiada es la de Punta Morro. Segura-Aguilar (2008), realizó una caracterización de la comunidad como parte de un estudio socio-ambiental cuyo objetivo fue sentar las bases para gestionar la zona con fines de investigación y educación. En su análisis describe 77 especies de las cuales 36 corresponden a especies móviles, siendo las más abundantes *Littorina sp.* (22%) y *Chlorostoma sp.* (22%).

Los esfuerzos por describir las comunidades del intermareal a lo largo del gradiente latitudinal de Baja California iniciaron con el trabajo de Ramírez-Valdez (2009), quien estudió la ecología y biogeografía de la ictiofauna intermareal de 14 localidades de la península de Baja California. Este autor registró 42 especies de peces y encontró un patrón latitudinal discontinuo en los atributos de la comunidad con una correlación significativa de la diversidad con el gradiente latitudinal.

Posteriormente, Bedolla-Guzmán (2011) utilizando información de la literatura, colecciones de museos y trabajo de campo, realizó un catálogo de macroinvertebrados del intermareal rocoso de 7 cuerpos insulares del Pacífico de Baja California. Reportó 126 especies, entre las cuales destacó el grupo de los gasterópodos y los poliplacóforos por su alta riqueza de especies (64 y 16 respectivamente).

Peña-Mejía (2011), estudió las comunidades de organismos sésiles y macroalgas del intermareal rocoso de las mismas 9 localidades de Baja California que el presente estudio; así como las tasas de reclutamiento y estado reproductivo del mejillón *Mytilus californianus*. Su

estudio registra 73 especies de macroalgas y 14 de invertebrados sésiles. Sus resultados confirman el gradiente de zonación característico de estos ambientes con *Chthalamus fissus* como dominante en la zona superior y *M. californianus* en la zona media e inferior.

Un aspecto importante a considerar cuando se habla de las comunidades del intermareal rocoso de Baja California es la explotación artesanal a la que han estado expuestas las poblaciones de varias especies tanto sésiles como móviles durante varios años. Esta explotación tiene diversos fines tales como la obtención de carnada, consumo humano y ornato. Pombo (1990), analizó las especies explotadas que son utilizadas para carnada de langosta, entre ellas describe al quitón *Stenoplax sp.*, las lapas *Lottia sp.* y *Fissurella sp.*, como especies principales, y a los mejillones y el caracol *Megastrea (Litophoma) sp.*, como especies secundarias.

Entre las especies para consumo humano se encuentra el mejillón *Mytilus californianus*, explotado de manera comercial desde 1961 (Salas-Garza y Oliva, 1983) y actualmente explotado por 8 permisionarios. Según datos de la Secretaría de Pesca del Estado de Baja California (2010), el volumen de captura registrado para el año 2010 ascendió a 237 toneladas. Los valores históricos de captura han sido muy fluctuantes llegándose a registrar capturas superiores a 700 ton. en 1981.

Otros recursos ampliamente explotados para consumo y exportación son el caracol panocha *Megastrea (Litophoma) undosa* y la estrella de mar *Pisaster ochraceus*, la cual se explota como artículo de ornato.

Siendo el intermareal rocoso de Baja California un sistema dinámico del cual no se tiene conocimiento extenso de sus comunidades naturales y que además está altamente expuesto a disturbios tanto naturales como antropogénicos, se vuelve imperativo realizar estudios base que permitan conocer el estado actual de las comunidades que habitan el intermareal rocoso de B.C. Esta información es primordial como referencia en estudios a largo plazo orientados a conocer el funcionamiento y la dinámica de estos sistemas. Del mismo modo, la caracterización de la comunidad de estos sitios permitirá establecer las bases para la elaboración de un ordenamiento ecológico que permita distinguir aquellas zonas con prioridad para la conservación, así como diseñar un programa de monitoreo a largo plazo.

Los argumentos anteriormente expuestos nos permitieron generar dos hipótesis de trabajo en este capítulo: (1) Las comunidades de macroinvertebrados móviles de la Costa Pacífico de Baja California serán más similares entre sí en sitios contiguos que con las comunidades de sitios alejados y (2) los patrones de zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles serán similares a los patrones sugeridos para macroinvertebrados sésiles.

I.2 MATERIALES Y MÉTODOS

I.2.1 Muestreo de campo

Se estudiaron 9 localidades del intermareal rocoso situadas en la costa oeste de Baja California: Medio Camino (MC), Bajamar (BM), Punta Morro (PM), Santo Tomás (ST), Eréndira (ER), Punta Baja (PB), Los Ojitos (OJ), Krutsio (KR) y La Esmeralda (ESM). Cinco de estas localidades fueron muestreadas de forma estacional durante el período 2006-2007: Bajamar, Eréndira, Punta Baja, Los Ojitos y La Esmeralda. Estos muestreos fueron realizados en la primavera (marzo), verano (junio), otoño (septiembre), invierno (diciembre) del 2006 y primavera de 2007 (marzo). El resto de las localidades (Medio Camino, Punta Morro, Santo Tomás y Krutsio) se muestrearon únicamente en la primavera de 2007 (Fig. 1, Tabla I).

Para cuantificar los organismos móviles se utilizó el método de cuadrante por transecto. Cada localidad se dividió en 4 estratos intermareales cuya amplitud fue delimitada de acuerdo a la zonación característica de los organismos sésiles (balanos y mejillones). Los estratos se denominaron Superior Alto (SA), Superior Bajo (SB), Choro Alto (CA) y Choro Bajo (CB), siendo este último estrato el que presentó un mayor grado de inmersión durante la marea baja.

En cada localidad se ubicaron 5 transectos perpendiculares a la costa, separados entre sí por una distancia aproximada de 5 m. En cada transecto se distribuyeron aleatoriamente 2 cuadrantes de 0.50 m x 0.50 m por nivel intermareal (SA, SB, CA y CB), siendo en total 8 cuadrantes por transecto. La identificación y conteo de los macroinvertebrados móviles se realizó *in situ*.

I.2.2 Macroinvertebrados móviles estudiados

Previo al trabajo de campo, se hizo una selección de los macroinvertebrados móviles más representativos del intermareal. Con base en esto se realizó la identificación y conteo en campo de 14 grupos de macroinvertebrados móviles de los cuales 4 fueron identificados a nivel especie, 5 a nivel género y los 5 restantes se clasificaron como grupos taxonómicos generales. Las especies muestreadas fueron el caracol *Macron lividus*, la lapa búho (*Lottia gigantea*), la estrella de mar (*Pisaster ochraceus*) y el erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*) (Tabla

II). Los géneros estudiados en este trabajo fueron el de las lapas ojo de cerradura (*Fissurella sp.*), los gasterópodos litorínidos (*Littorina sp.*), los caracoles tróquidos (*Chlorostoma (Tegula) sp.*) y los carnívoros *Acanthina sp.* y *Nucella sp.* (Tabla III). El resto de las especies se clasificó dentro de 5 grupos taxonómicos generales: Lapas, Caracoles, Quitones, Cangrejos y Cangrejos Ermitaños (Tabla IV).

I.2.3 Análisis estadístico

I.2.3.1 Variación espacial y temporal

Para determinar la variación espacial entre las comunidades del intermareal rocoso se hicieron dos series de análisis por separado: uno con las 5 localidades que fueron muestreadas de manera estacional durante el período 2006-2007: Bajamar (BM), Eréndira (ER), Punta Baja (PB), Los Ojitos (OJ) y La Esmeralda (ESM); y otro análisis que incluyó a las 8 localidades que se muestrearon en la primavera del 2007.

Se realizaron análisis de similitud exploratorios para conocer si existía una variación estacional en la estructura de la comunidad de las 5 localidades que se muestrearon a lo largo del año. Los resultados exploratorios sugirieron que las variaciones estacionales en la estructura fueron significativas al considerar por separado cada nivel intermareal, por lo que el análisis se realizó por separado en cada nivel.

Para ambos análisis se utilizó como unidad de muestreo el cuadrante (# de organismos/ 0.25 m²). Los datos se transformaron utilizando una raíz cuadrada; esto con el objetivo de permitir que las especies de abundancia intermedia contribuyan en un mayor porcentaje a la similitud entre muestras (Clarke y Warrick, 2001). Se construyeron matrices de similitud utilizando el coeficiente de Bray-Curtis. Este coeficiente se considera robusto debido a que tiene una escala definida de 0 a 100; donde 100 indica que las muestras son idénticas y 0 que tienen una total disimilitud; además este coeficiente no se ve afectado por la presencia de ceros en las muestras.

Las matrices de similitud fueron empleadas en el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS ó MDS) para identificar a las localidades con alta similitud (Kruskal y Wish,

1978). Esta técnica consiste en la representación en dos dimensiones de la semejanza entre las muestras de cada localidad y entre localidades. Esta representación gráfica busca minimizar la distorsión generada mediante la representación en dos dimensiones de la matriz de similitud. Esta medida es conocida como el valor de estrés del análisis. Valores de estrés menores, indican que la ordenación resultante está menos distorsionada y por lo tanto es más adecuada (Ramírez-González, 2005). Clarke y Warwick (1994) sugieren que valores de estrés menores a 0.1 permiten realizar interpretaciones confiables en las gráficas de ordenación de los análisis MDS.

Los grupos sugeridos por el diagrama MDS fueron confirmados mediante un análisis ANOSIM *a posteriori*. Este análisis es un procedimiento de permutación no paramétrico análogo a un Análisis de Varianza (ANDEVA) paramétrico. Esta prueba genera un estadístico denominado R, el cual toma valores de -1 a 1. El procedimiento analiza los rangos promedio de las distancias de los elementos dentro de una muestra (réplicas) y entre muestras de la matriz de similitud mediante la siguiente expresión matemática:

$$R = \frac{(r_B - r_W)}{\frac{1}{2}M}$$

donde r_B = rango promedio de las disimilitudes entre grupos, r_W = rango promedio de las disimilitudes dentro del grupo, $M = n \frac{(n-1)}{2}$ donde n = número total de muestras en consideración. El estadístico R alcanza valores de 1 cuando las réplicas de una muestra (en este caso una localidad) son más similares entre sí, y menos similares a las réplicas de otras muestras (localidades). Es decir, existen diferencias significativas entre sitios. Por el contrario, R será aproximadamente 0 si la similitud entre las réplicas y entre localidades es en promedio la misma; es decir, no hay diferencias significativas entre sitios (Clarke y Warwick, 2001).

Todas estas pruebas fueron realizadas en el paquete estadístico PRIMER 6 v.6.1.13 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research; Clarke y Gorley, 2006).

Finalmente, para explorar si la similitud entre las localidades decrecía con respecto a la distancia geográfica, se empleó la rutina RELATE a partir de una matriz de similitud en la

estructura comunitaria entre localidades (calculada con el índice de Bray-Curtis) y otra matriz construida con los datos de las distancias geográficas (km) entre estas localidades. Adicionalmente se realizó un análisis de correlación de Pearson ($\alpha=0.05$), utilizando estos mismos datos de similitud y valores de distancia geográfica entre localidades.

1.2.3.2 Zonación

La hipótesis de que la estructura difirió significativamente entre niveles intermareales y estaciones se probó mediante un análisis de similitud de dos vías cruzadas ANOSIM (Clarke y Warwick, 1994). Aquellos niveles intermareales que resultaron con alta similitud fueron agrupados. Estos nuevos grupos se corroboraron con un análisis ANOSIM de una vía y análisis MDS. La rutina SIMPER (Clarke, 1993) se empleó para identificar a las especies características de cada nivel intermareal y para analizar aquellas especies responsables de las diferencias encontradas entre niveles intermareales.

Tabla II. Descripción general del hábitat, hábitos alimenticios y depredadores de las especies muestreadas en este trabajo.





Macroinvertebrados móviles	Hábitat	Alimentación	Depredadores	Referencias
 <i>Lottia gigantea</i>	Se encuentra en áreas rocosas descubiertas del intermareal alto y medio.	Herbívoro, modalidad "jardinero"	Ostrero negro americano <i>Haematopus bachmani</i> y humanos.	Pombo y Escofet, 1996; Kido y Murray, 2003; Branch, 2007
 <i>Macron lividus</i>	Común bajo las rocas del intermareal bajo	Herbívoro.	Caracoles carnívoros, estrellas de mar.	Morris <i>et al.</i> , 1980; Abbott y Haderlie, 1980.
 <i>Pisaster ochraceus</i>	Intermareal Bajo	Carnívoro generalista, aunque se alimenta de mas de 50 presas en 4 niveles taxonómicos diferentes, tiene preferencia por mejillones, balanos, lapas y quitones.	Nutrias marinas y gaviotas	Feder, 1980; Sanford, 2007.
 <i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	Intermareal bajo y pozas de marea	Herbívoro, se alimenta de macroalgas, aunque puede comer ocasionalmente quitones.	Nutrias, estrellas de mar, anémonas, cangrejos y peces.	Dayton, 1975; Paine, 1992.

Tabla III. Descripción general del hábitat, hábitos alimenticios y depredadores de los géneros muestreados en este trabajo.




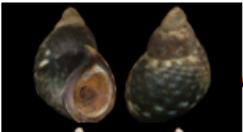
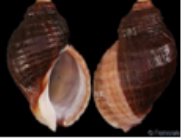
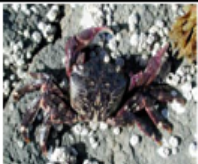




Macroinvertebrados móviles	Hábitat	Alimentación	Depredadores	Referencias
 <i>Acanthina sp.</i>	Nivel intermareal alto-medio, se esconde en oquedades de las rocas y junto a anémonas.	Carnívoro, prefiere a las Littorinas y balanos.	Estrellas de mar	Menge y Lubchenco, 1974; Abbott y Haderlie, 1980.
 <i>Chlorostoma sp.</i> (<i>Tegula</i>)	Los juveniles en intermareal alto, adultos en madurez reproductiva en intermareal medio-bajo.	Hervívoro. Es pastoreador de microalgas y también prefiere algas suaves como son <i>Macrosystis</i> , <i>Nereocystis</i> , and <i>Mastocarpus</i> .	<i>P. ochraceus</i> en el norte, cangrejos del género <i>Cancer</i> y pulpos <i>Octopus</i> en California y Baja California.	Paine, 1969; Fawcett, 1984; Cooper, 2010.
 <i>Fissurella sp.</i>	Intermareal bajo y Submareal	Herbívoro, se alimenta de microalgas bentónicas aunque puede ramonear las frondas de macroalgas.	Gaviotas, peces, ratas.	Duarte <i>et al.</i> , 1996; Reynoso-Granados <i>et al.</i> , 2007.
 <i>Littorina sp.</i>	Son mas abundantes en el nivel alto pero pueden distribuirse en todo el intermareal.	Herbívoro, se alimenta de películas de diatomeas, microalgas y líquenes.	Cangrejos, Acanthinas, <i>Nucella</i> , Langostas, Estrellas de Mar.	Menge y Lubchenco, 1974; Yamada y Boulding, 1996; Pérez <i>et al.</i> , 2009.
 <i>Nucella sp.</i>	Medio, asociado a las camas de mejillón.	Carnívoro, se alimenta de mejillones, balanos, littorinas y otros caracoles.	Estrella de mar, Peces, Cangrejos	Abbott y Haderlie, 1980. Palmer, 1990.

Tabla IV. Descripción general del hábitat, hábitos alimenticios y depredadores de los grupos taxonómicos muestreados en este trabajo

Macroinvertebrados móviles	Hábitat	Alimentación	Depredadores	Referencias	
	Cangrejos	Por lo general se encuentran en pozas intermareales o debajo de las rocas.	Carnívoros y Carroñeros o que se alimentan de desechos.	estrellas de mar, gaviotas, mapaches, peces	Yamada y Boulding, 1996, Romero, 2003.
	Cangrejos ermitaños	En pozas de marea	Omnívoros, emplean tres modos de alimentación: detritivoría, filtración y carroñero.	Peces, pulpos, cangrejos y gasterópodos.	Rittschof, 2007; Billok 2008.
	Caracoles	Todos los niveles intermareales.	Hervívoros, carnívoros, omnívoros.	Otros caracoles, estrellas de mar, cangrejos, cangrejos ermitaños.	Abbott y Haderlie, 1980.
	Lapas	Se encuentran en todos los niveles intermareales.	Hervívoros.	Estrellas de mar, caracoles, peces, aves y mamíferos como mapaches y monos	Branch, 2007
	Quitones	Prefieren zonas con alta exposición al oleaje en el intermareal medio y bajo.	Hervívoros. Raspan diatomeas u otras algas microscópicas, las especies más grandes pueden consumir macroalgas.	Estrellas de mar	Eernisse, 2007; Eernisse et al., 2007.

I.3 RESULTADOS

I.3.1 Análisis espacial de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles de BC

El resultado del análisis ANOSIM de las 5 localidades (Bajamar, Eréndira, Punta Baja, Los Ojitos y La Esmeralda), indicó que la estructura de la comunidad es diferente en todas las localidades ($R= 0.969$, $p=0.001$; Fig. 2; Tabla A.I). Estas diferencias entre localidades fueron consistentes al incluir en el análisis las 8 localidades, sugiriendo también que la estructura de la comunidad es diferente en todos los sitios ($R= 0.846$, $p=0.001$; Fig. 3; Tabla A.II). Los resultados de comparación por pares del test ANOSIM sugirieron que existe una posible similitud entre la comunidad de Santo Tomás y Punta Morro ($R= 0.396$); sin embargo, estos resultados no son concluyentes debido a la alta variabilidad de los datos en Santo Tomás, en donde se observó que 3 transectos de esta localidad se agruparon con los transectos de Punta Morro (Fig. 3). Esta alta variación entre transectos también se observó en Medio Camino, Punta Morro y Krutsio, aunque no fue tan alta como en Santo Tomás (Fig. 3). A pesar de que todas las localidades fueron diferentes, el análisis SIMPER mostró que hubo menor disimilitud promedio entre las localidades del sur (OJ, KR, y ESM; 30.4 ± 3.9) que en las localidades del norte (MC, BM, PM, ST, ER; 35.8 ± 6) (Tabla A.III).

El análisis espacial de la densidad del elenco de macroinvertebrados móviles (primavera del 2007) permitió identificar a las especies características de cada localidad así como su variación en densidad a lo largo del gradiente latitudinal del área de estudio (Fig. 4). Con base en este análisis se pueden agrupar a los macroinvertebrados móviles (MM) en cinco grupos: (1) MM de la región Norte; (2) MM de la región Sur; (3) MM con altas abundancias en el norte; (4) MM con altas abundancias en el sur y (5) MM sin gradiente aparente. Es importante señalar que Punta Baja fue la única localidad en la cual se registraron los 14 grupos de organismos móviles estudiados.

El grupo 1 se conformó por *Pisaster ochraceus*, *Strongylocentrotus purpuratus*, *Nucella sp.* y los cangrejos ermitaños, los cuales se encontraron en las localidades de Medio Camino, Bajamar, Punta Morro, Santo Tomás, Eréndira y Punta Baja y estuvieron prácticamente ausentes en las

localidades del sur (OJ, KR y ESM). Las especies características del grupo 2 fueron *Fissurella sp.* y *Macron lividus*, los cuales se encontraron principalmente en Los Ojitos, Krutsio y La Esmeralda. *Chlorostoma sp.*, *L. gigantea*, *Littorina sp.*, y los quitones presentaron sus mayores densidades en la región norte (Grupo 3), mientras que *Acanthina sp.* en el sur (Grupo 4). El resto de los MM (Caracoles, Lapas y Cangrejos) conformaron el grupo sin gradiente latitudinal definido en la densidad.

El análisis SIMPER permitió identificar a las especies que contribuyeron con altos porcentajes a la disimilitud entre localidades (Tabla A.III). El intermareal de Bajamar se distinguió del resto de las localidades por presentar altas densidades de *Lottia gigantea*, mientras que *Chlorostoma sp.* fue una especie característica de Punta Morro. El erizo morado y los cangrejos ermitaños fueron especies que diferenciaron al intermareal de Santo Tomás. Medio Camino presentó mayor densidad de *Littorina sp.* que el resto de las localidades con la excepción de Eréndira. Esta última también se caracterizó por la presencia de *Nucella sp.* En la Región Sur, la localidad de Los Ojitos se caracterizó por sus altas abundancias de *Fissurella sp.*; mientras que La Esmeralda concentró la mayor densidad de lapas y *Acanthina sp.* (Tabla A.III)

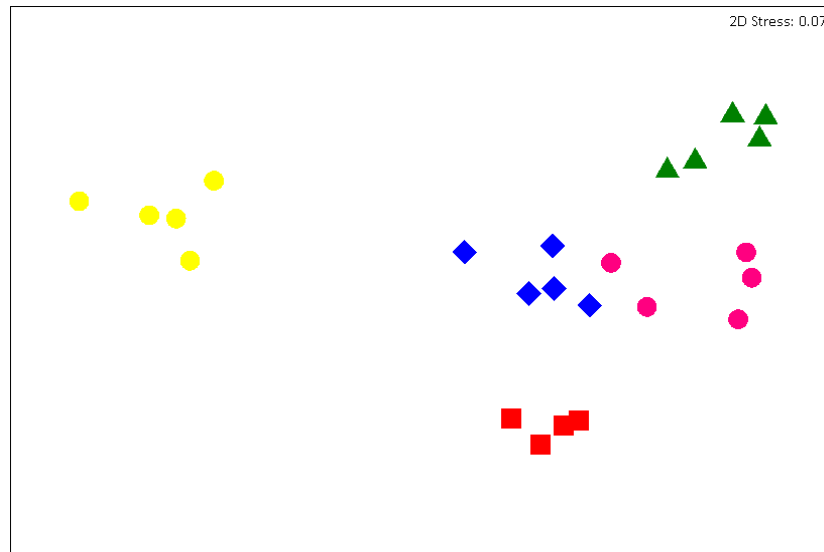


Figura 2. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (MDS) de la estructura comunitaria de 5 localidades del intermareal rocoso de Baja California: \blacklozenge =Bajamar, \bullet = Eréndira, \blacksquare = Punta Baja, \blacktriangle = Los Ojitos y \bullet = La Esmeralda. Cada punto representa la estructura comunitaria anual promedio por transecto. Prueba ANOSIM global $R= 0.969$, $p=0.001$ (Tabla A.I).

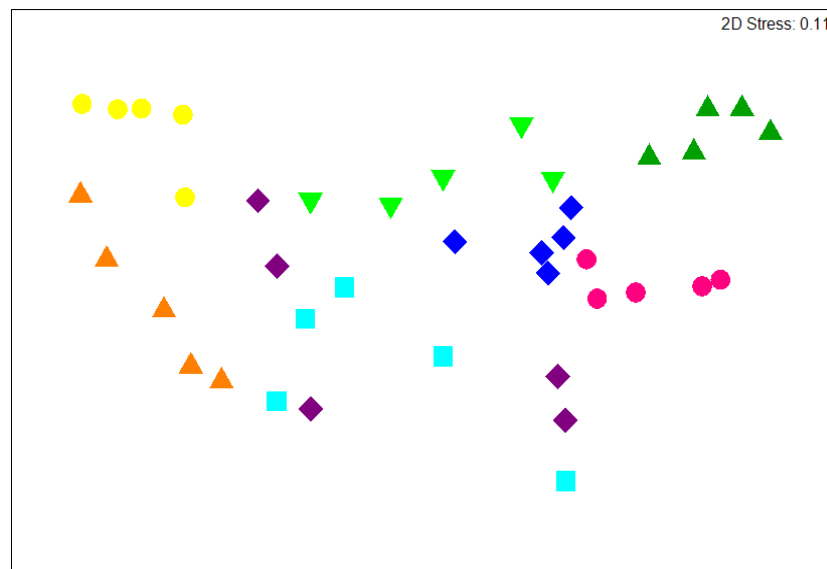


Figura 3. Análisis MDS de la variación espacial de la estructura comunitaria de 8 localidades del intermareal rocoso de Baja California: \blacktriangle = Medio Camino, \blacklozenge = Bajamar, \blacksquare = Punta Morro, \blacklozenge = Santo Tomás \bullet = Eréndira, \blacktriangle = Los Ojitos, \blacktriangledown = Krutsio \bullet = La Esmeralda. Cada punto representa la estructura comunitaria promedio por transecto. Prueba ANOSIM global $R= 0.846$, $p=0.001$ (Tabla A.II).

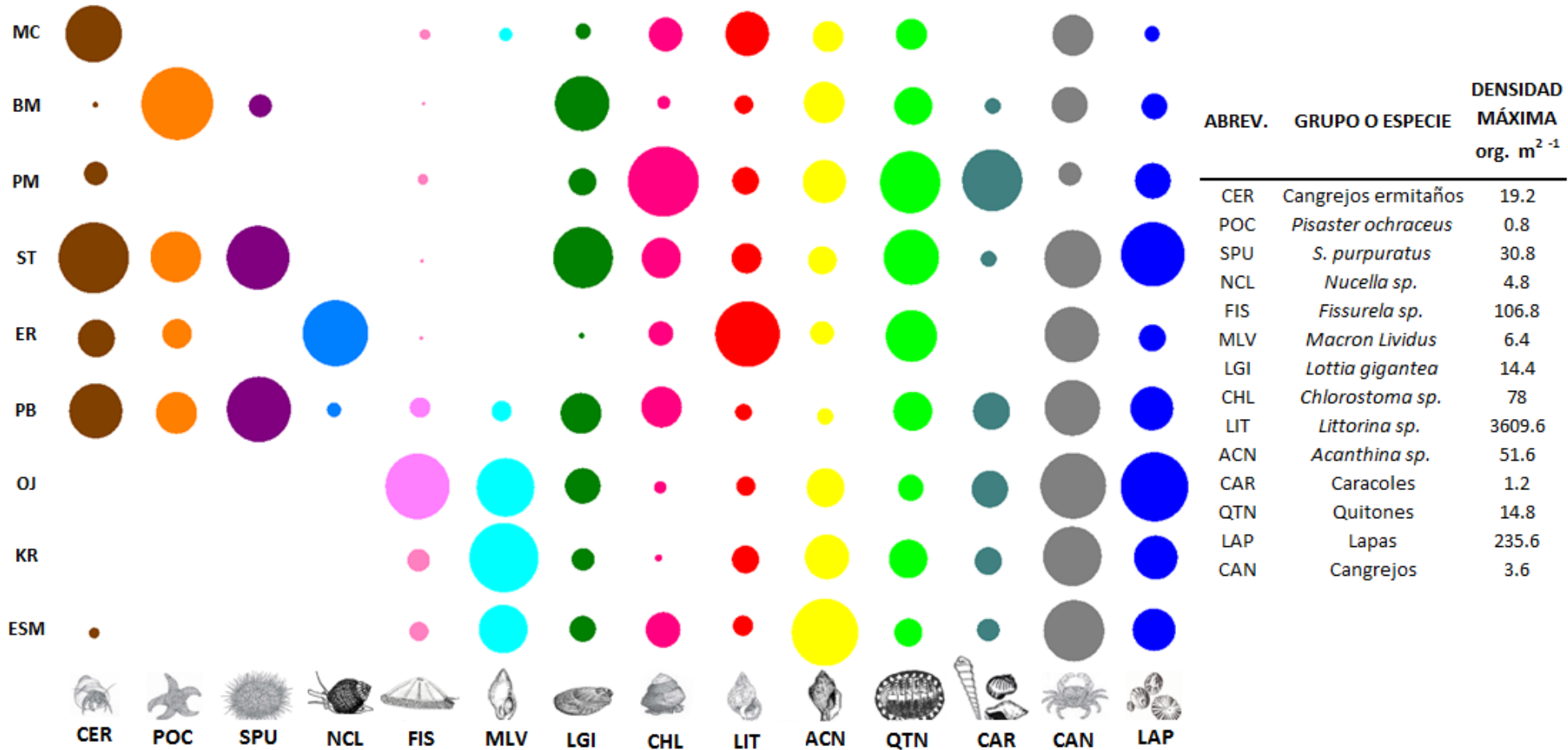


Figura 4. Variación espacial de la densidad (org. m²⁻¹) de 4 especies, 5 géneros y 5 grupos de macroinvertebrados móviles de 9 localidades del intermareal rocoso de Baja California durante la primavera del 2007. El tamaño de las burbujas de cada grupo es proporcional a la densidad máxima registrada para ese mismo grupo.

I.3.2 Relación similitud- distancia entre las localidades

La relación entre la similitud y la distancia geográfica de las localidades mostró una tendencia significativa a disminuir ($r = -0.354$; $p = 0.01$) (Fig. 5). Es decir, la estructura de la comunidad de las localidades más cercanas es más similar que la estructura de las localidades más apartadas. Los resultados del análisis RELATE confirmaron esta relación ($Rho = 0.346$, $p = 0.01$); siendo el valor de significancia suficiente para afirmar que si bien la relación similitud-distancia es débil, ésta no es debida al azar.

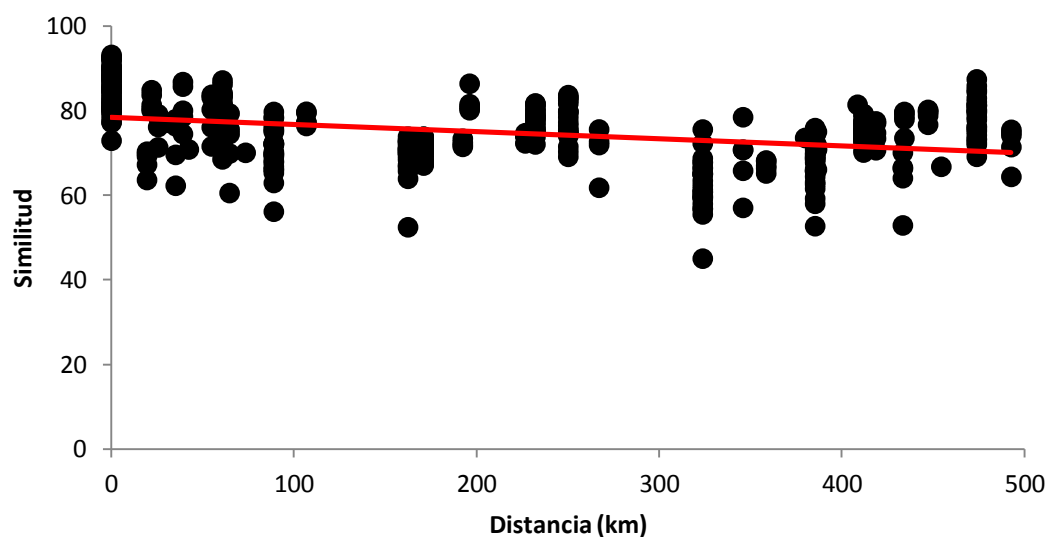


Figura 5. Relación similitud-distancia en la estructura comunitaria de 9 localidades del intermareal rocoso de Baja California ($r = -0.354$, $p = 0.01$).

I.3.3 Zonación

Los resultados sugieren que el número de niveles del intermareal fue diferente entre algunas de las zonas estudiadas; sin embargo, se identificó una tendencia general de zonación: la Región Norte (RN), Región Centro (RC) y Región Sur (RS).

En la Región Norte las localidades mostraron una zonación de 3 niveles; la comunidad del nivel intermareal Choro Bajo se diferenció del resto de los niveles. Otra característica que compartieron la mayoría de las localidades de este grupo fue la similitud de las comunidades de los niveles Superior Alto y Superior Bajo, conformando un solo nivel al que denominamos

SA-SB. Las localidades que presentaron estas características fueron: Medio Camino (Fig. 6a), Bajamar (Fig. 6c) y Eréndira (Fig. 8a). A pesar de que las localidades de Punta Morro (Fig. 7a) y Santo Tomás (Fig. 7c) también presentaron 3 niveles intermareales, la agrupación ocurrió entre los niveles Superior Bajo y Choro Alto (ANOSIM: $R_{PM}=0.104$, $p=0.01$; $R_{ST}= 0.36$, $p=0.003$)

La localidad de Punta Baja conformó la Región Centro, en donde la estructura de la comunidad de los 4 niveles fue diferente ($R= 0.972$, $p= 0.001$) (Fig. 8c).

En dos localidades de la Región Sur (Los Ojitos y La Esmeralda), también se diferenciaron 3 niveles; sin embargo, la agrupación de las comunidades fue diferente a la observada en la Zona Norte. En estas localidades la comunidad de los estratos Superior Alto y Superior Bajo fue diferente y la del Choro Alto y Choro Bajo fue similar (Fig. 9a y Fig. 10a). La zonación observada en Krutsio (Fig. 9c) fue diferente al resto de las localidades. En este sitio se encontraron únicamente 2 niveles, siendo similares las comunidades de los niveles Superior Alto-Superior Bajo y las del intermareal Choro Alto-Choro Bajo ($R= 0.686$, $p=0.001$).

I.3.4 Estructura comunitaria del intermareal rocoso de Baja California

Los resultados del análisis SIMPER permitieron identificar las especies y grupos más representativos de cada nivel intermareal y en cada localidad. *Littorina sp.* fue más denso en el intermareal alto (SA y SA-SB) en todas las localidades de estudio, volviéndose la especie característica de estos niveles (Figuras 6-10 b y d). Sin embargo, es importante resaltar que en las localidades de Eréndira y La Esmeralda su distribución abarcó todos los niveles del intermareal (Fig. 8b y Fig. 10b). Otras especies comúnmente asociadas a estratos superiores fueron *Chlorostoma sp.* y los cangrejos ermitaños, mismos que presentaron mayores densidades en el nivel SB-CA en Punta Morro (Fig. 7b) y Santo Tomás (Fig. 7d) y en los niveles SA y SB en Punta Baja (Fig. 8d). El grupo de los quitones fue más denso en el intermareal medio, aunque en algunas localidades fue común también en el intermareal bajo. En Medio Camino (Fig. 6b) y los Ojitos (Fig. 9b), las densidades de quitones fueron altas en los niveles CA y CB; en Punta Baja (Fig. 8d) fueron más densos en los niveles SB y CA; mientras que en Bajamar se distribuyeron en todo el intermareal (Fig. 6d).

El erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* fue característico del nivel Choro Bajo (CB) en Bajamar (Fig. 6d), Santo Tomás (Fig. 7d) y Punta Baja (Fig. 8d). *Nucella sp.* fue distintivo del estrato CB (Fig. 8b) en Eréndira y solo se encontró en esta localidad. *Fissurella sp.* fue representativa del nivel CA-CB en Los Ojitos y Krutsio (Fig. 9) y *Macron lividus* en Krutsio y Esmeralda; encontrándose en ésta última localidad también en el nivel SB (Figs. 9 y 10).

Acanthina sp. tuvo mayor densidad en el intermareal medio en los niveles SB-CA y CA de la mayoría de las localidades (ej. Figuras 7b, 9b, 10b); sin embargo, esta especie fue representativa de La Esmeralda donde se distribuyó en todo el intermareal, presentando las densidades más altas de toda las zonas de estudio (Fig. 10b). Las lapas fueron representativas únicamente de la localidad de Medio Camino (Fig. 6b) y fueron particularmente densas en el nivel CB.

Algunas especies mostraron cambios en la preferencia de distribución en determinado nivel intermareal con la latitud, por ejemplo *Lottia gigantea* fue importante en las localidades de Bajamar y La Esmeralda; sin embargo, en Bajamar fue común en todos los niveles del intermareal y particularmente densa en el nivel SA-SB (Fig. 8d), mientras que en La Esmeralda se encontró únicamente en el nivel CA-CB (Fig. 10b).

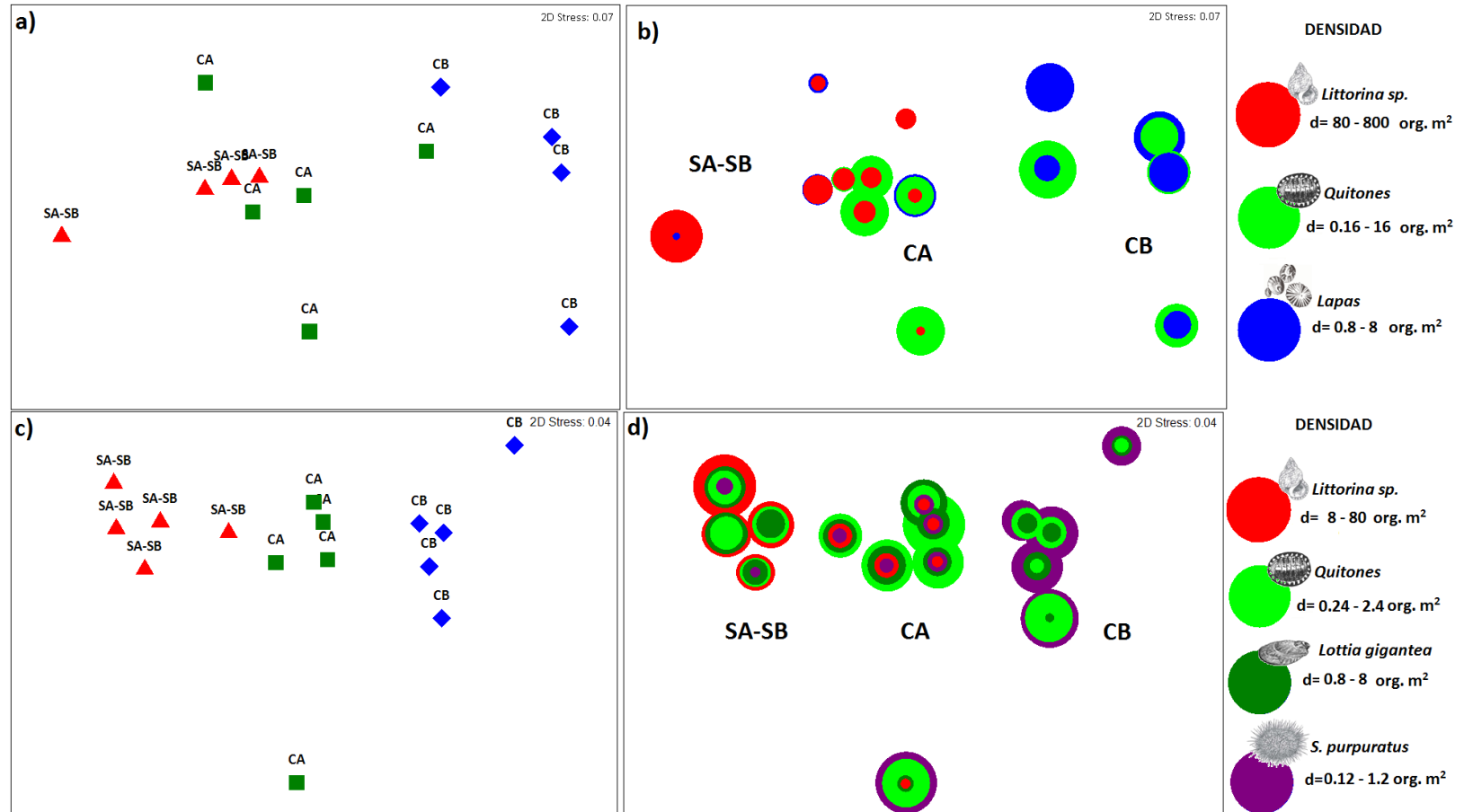


Figura 6. Diagramas MDS que indican la zonación del intermareal (*izq.*) y la densidad promedio anual de las especies representativas de cada estrato (*der.*) de las localidades de Medio Camino (*arriba*) y Bajamar (*abajo*). Los símbolos de las figuras de la izquierda representan los niveles del intermareal: ▲=SA-SB, ■=CA, ◆=CB. En los gráficos de la derecha, el tamaño de las burbujas de cada especie es proporcional al valor de la densidad máxima registrada en cada nivel intermareal.

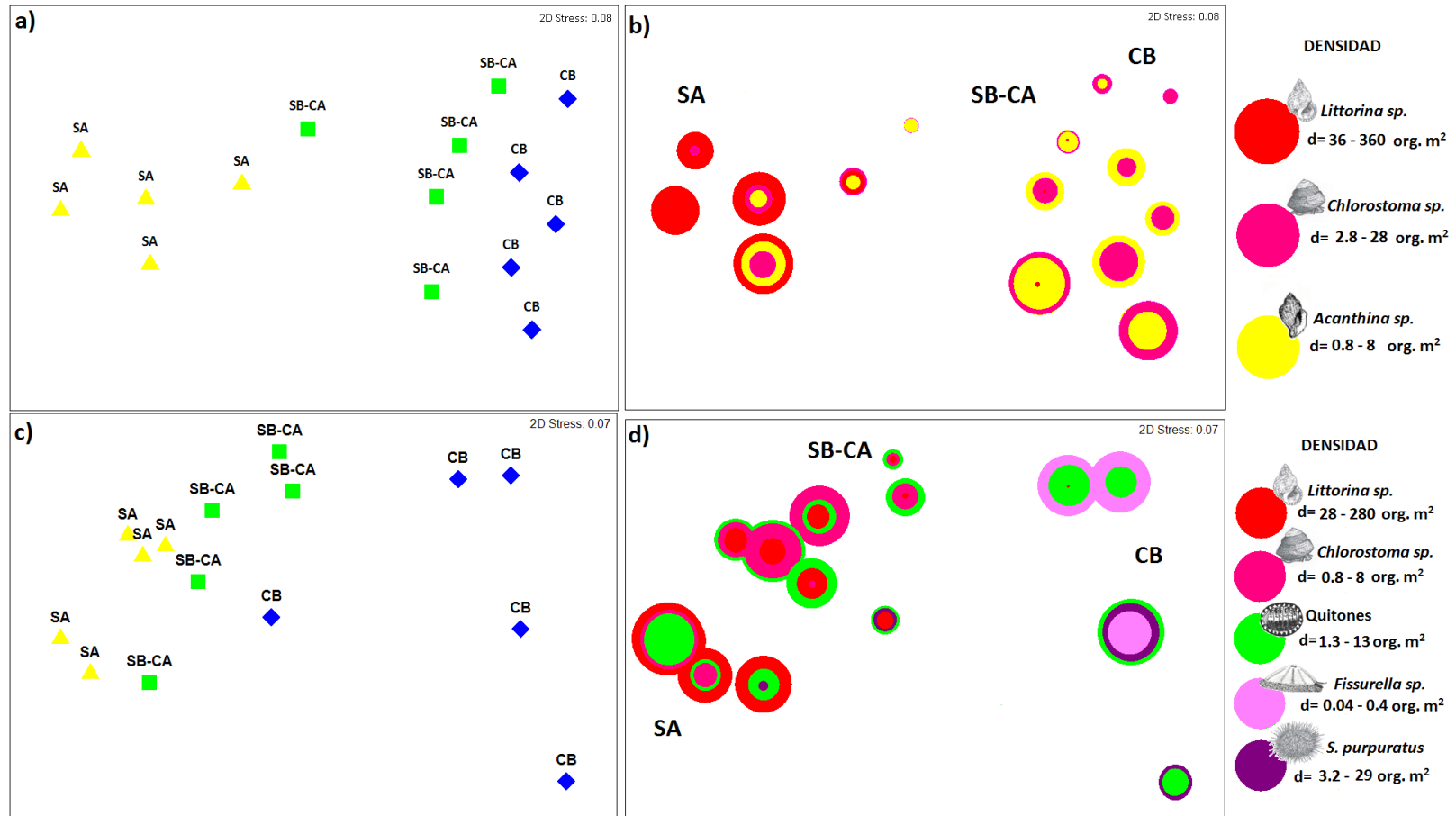


Figura 7. Diagramas MDS que indican la zonación del intermareal (*izq.*) y la densidad promedio de las especies representativas de cada nivel (*der.*) de las localidades de Punta Morro (*arriba*) y Santo Tomás (*abajo*). Los símbolos de las figuras de la izquierda representan los niveles del intermareal: \blacktriangle =SA, \blacksquare =SB-CA \blacklozenge =CB. En los gráficos de la derecha, el tamaño de las burbujas de cada especie es proporcional al valor de la densidad máxima registrada en cada nivel intermareal.

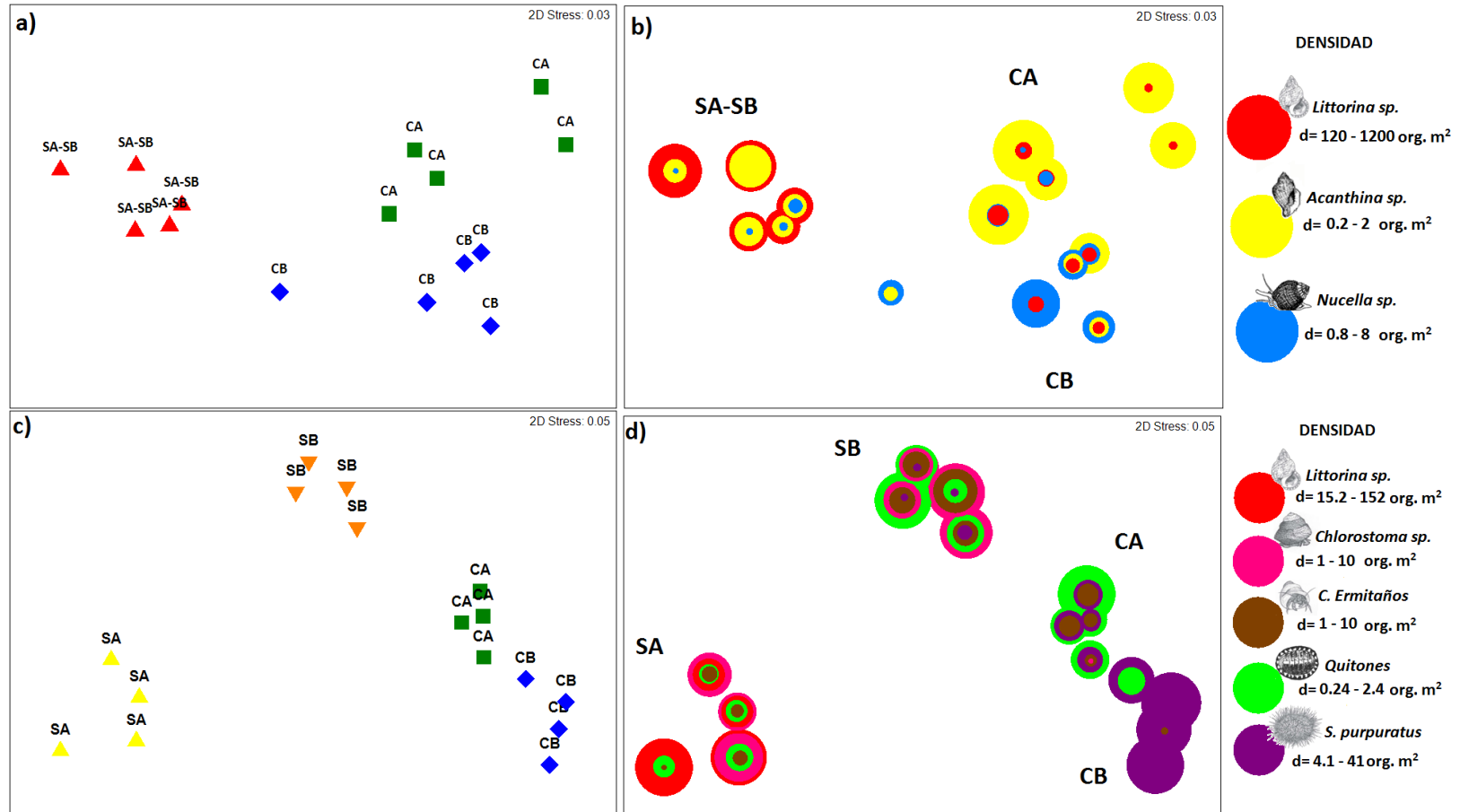


Figura 8. Diagramas MDS que indican la zonación del intermareal (*izq.*) y la densidad promedio anual de las especies representativas de cada estrato (*der.*) de las localidades de Eréndira (*arriba*) y Punta Baja (*abajo*). Los símbolos de las figuras de la izquierda representan los niveles del intermareal: ▲=SA, ▼=SB, ▲=SA-SB, ■=CA, ◆=CB. En los gráficos de la derecha, el tamaño de las burbujas de cada especie es proporcional al valor de la densidad máxima registrada en cada nivel intermareal.

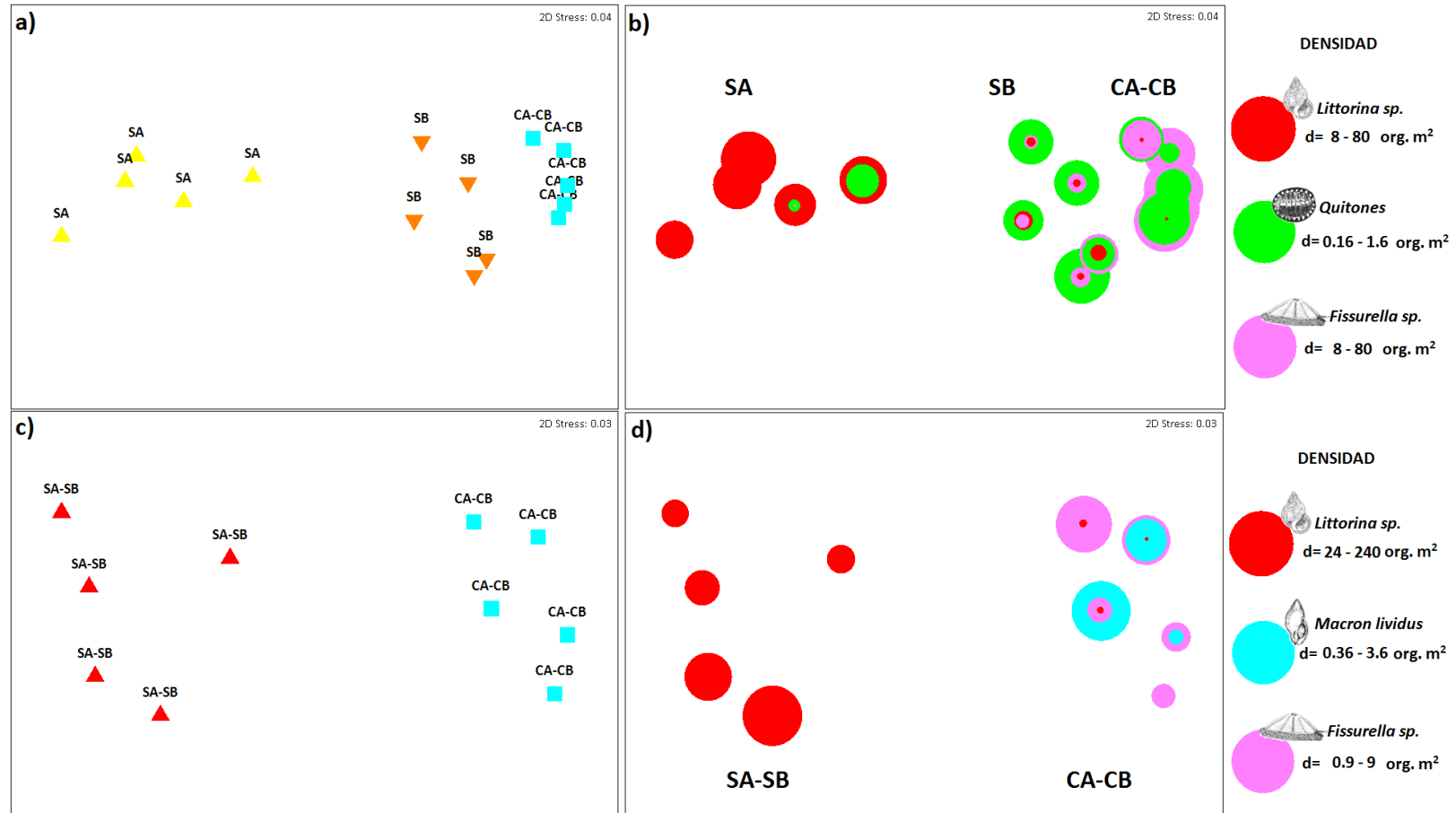


Figura 9. Diagramas MDS que indican la zonación del intermareal (*izq.*) y la densidad promedio anual de las especies representativas de cada estrato (*der.*) de las localidades de Los Ojitos (*arriba*) y Krutsio (*abajo*). Los símbolos de las figuras de la izquierda representan los niveles del intermareal: \blacktriangle =SA, \blacktriangledown =SB, \blacktriangle =SA-SB, \blacksquare =CA-CB. En los gráficos de la derecha, el tamaño de las burbujas de cada especie es proporcional al valor de la densidad máxima registrada en cada nivel intermareal.

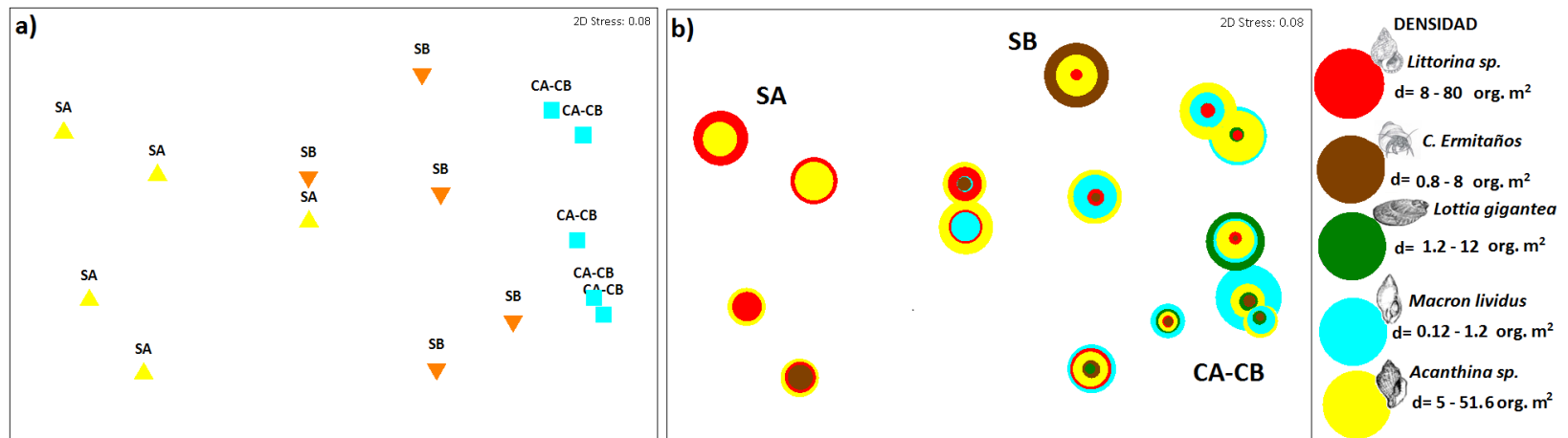


Figura 10. Diagramas MDS de la zonación del intermareal (a) y la densidad promedio anual de las especies representativas de cada estrato (b) de la localidad de La Esmeralda. Los símbolos de la figura de la izquierda representan los niveles del intermareal: \blacktriangle =SA, \blacktriangledown =SB, \blacksquare =CA-CB. En el gráfico de la derecha, el tamaño de las burbujas de cada especie es proporcional al valor de la densidad máxima registrada en cada nivel.

I.3.5 Variación temporal

En la figuras 11 y 12 se muestran únicamente los resultados de las localidades que presentaron una variación estacional significativa en alguno de los niveles del intermareal. Punta Baja no presentó una variación estacional significativa en la estructura de la comunidad en ninguno de los 4 niveles del intermareal (ANOSIM: $R_{SA}= 0.096$ $p=0.169$; $R_{SB}= -0.018$ $p=0.577$; $R_{CA}= 0.181$ $p=0.031$; $R_{CB}= 0.138$ $p=0.109$; Tabla A.XVIII). En Los Ojitos se observaron diferencias únicamente en el nivel SB, siendo el verano diferente al resto de las épocas del año (ANOSIM: $R=0.366$ $p=0.01$) (Fig. 11f, Tabla A.XIX).

Eréndira presentó variación estacional en todos los niveles intermareales (ANOSIM: $R_{SA-SB}= 0.477$ $p= 0.001$; $R_{CA}=0.378$ $p=0.001$; $R_{CB}= 0.606$ $p=0.001$) y en todos los casos la primavera fue diferente al resto de las épocas (Fig. 11c-e, Tablas A.XV-XVII). En Bajamar, se observaron diferencias en invierno en los niveles SA-SB y CA (ANOSIM: $R_{SA-SB}= 0.512$ $p=0.001$; $R_{CA}=0.261$ $p=0.001$), (Fig. 11a y b; Tabla A.XIII y A.XIV). En La Esmeralda, la primavera y el verano fueron diferentes, en los niveles SA y CA-CB (ANOSIM: $R_{SA}=0.324$ $p=0.001$; $R_{CA-CB}=0.487$ $p=0.001$) (Fig. 12a y b; Tablas A.XX y A.XXI).

En Bajamar, la comunidad de macroinvertebrados móviles de los niveles SA-SB y CA fue distinta en el invierno. Las densidades de *Acanthina sp.* (5.4 org. m^{-2}) y Quitones (1.2 org. m^{-2}) disminuyeron considerablemente en el SA-SB (Tabla V; Fig. 13). Por su parte, los cambios en el nivel CA estuvieron relacionados a la ausencia de *Littorina sp.* y al incremento del porcentaje de contribución a la similitud de *Lottia gigantea* (Tabla VI; Fig. 14).

En Eréndira, la primavera del 2006 fue distinta al resto de las temporadas con un promedio de disimilitud de $76.03 \pm 7.2\%$ en el estrato SA-SB, $70.22 \pm 1.6\%$ para el CA y $85.19 \pm 7.2\%$ para el nivel CB. En el nivel SA-SB se observó que durante esta temporada, *Littorina sp.* tuvo su menor densidad (43.4 org. m^{-2}) mientras que *Acanthina sp.* presentó su valor máximo (8 org. m^{-2}) (Tabla VII, Fig. 15). Esta relación fue inversa en el nivel CA (Tabla VIII, Fig. 16). En el nivel CB *Littorina sp.* también contribuyó con un alto porcentaje a la abundancia en esa temporada (91.55% , Tabla IX), sin embargo la diferenciación también estuvo influenciada por la ausencia

de *Nucella sp.* y los Cangrejos los cuales son un componente importante de la comunidad de este nivel (Tabla IX; Fig. 17).

La estructura comunitaria permaneció sin cambios significativos en la localidad de Punta Baja (Tabla X). Se observó que las principales especies tuvieron una contribución similar en las 4 temporadas de estudio. Es importante señalar que la variación estacional de la densidad de las especies (Fig. 18) no afectó significativamente la estructura de la comunidad.

En Los Ojitos, la comunidad del nivel SB se diferenció en el verano. Este cambio se asoció a bajas densidades de *Littorina sp.* y al incremento de la densidad de *Fissurella sp.* a $268.4 \text{ org. m}^{-2}$ (Fig. 19). No es muy común que se observen altas densidades de esta lapa en el nivel SB ya que por lo general suele habitar en estratos inferiores; esta observación puede corroborarse con los valores de contribución de la abundancia de *Fissurella sp.*, los cuales fueron nulos en 3 épocas y bajos en el otoño (5.02%) (Tabla XI).

La comunidad intermareal del nivel SA de La Esmeralda presentó cambios en la estructura comunitaria durante la primavera con porcentajes altos de disimilitud promedio con respecto a otras temporadas ($P=55.01\pm 11.2 \%$; $V= 56.94\pm 6.53 \%$). En la primavera, *Littorina sp.* fue la única especie que presentó contribución a la similitud (Tabla XIX), esto se asoció a que la mayoría de las especies presentaron los valores más bajos de densidad durante la primavera. Por el contrario, en el verano, la contribución de otras especies como *Chlorostoma sp.* (Fig. 19), Lapas y *Acanthina sp.* (Tabla XII) diferenciaron la estructura del SA. En la comunidad del CA-CB, las Lapas reemplazaron a *Littorina sp.* como la especie más abundante (Tabla XIII); también se observó que hubo una mayor participación de diferentes especies (9) en la similitud estacional. En el verano se observó una menor contribución de *Acanthina sp.* y una mayor contribución de *Chlorostoma sp.* respecto a la primavera (Tabla XIII, Fig. 21).

Es importante señalar que de todos los grupos de macroinvertebrados móviles estudiados, solo las lapas presentaron una sincronía completa en la temporada de densidad máxima en las 5 localidades de estudio (Fig. 22).

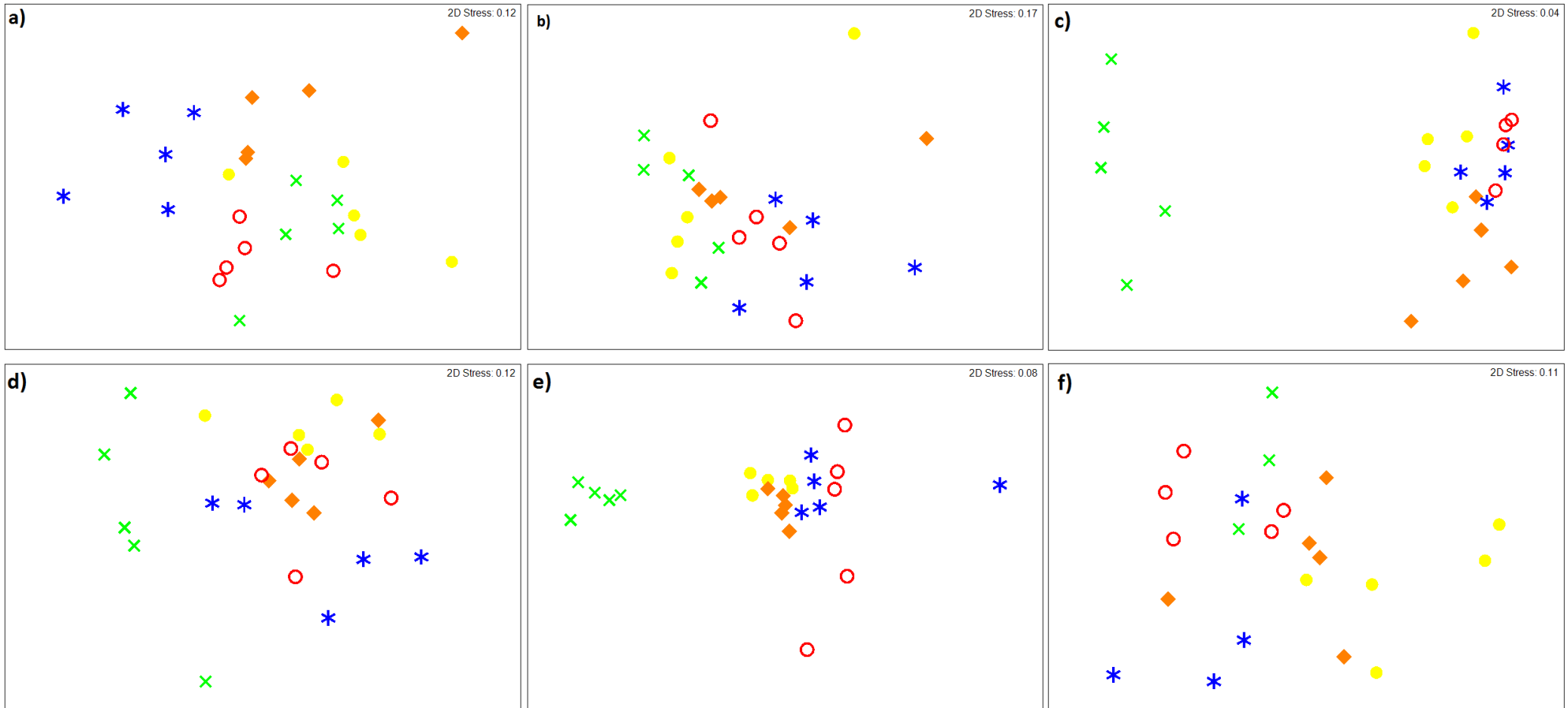


Figura 11. Variación estacional por nivel intermareal de la comunidad de macroinvertebrados móviles de 3 localidades del intermareal rocoso de Baja California: a) Bajamar SA-SB; b) Bajamar CA; c) Eréndira SA-SB; d) Eréndira CA; e) Eréndira CB; f) Los Ojitos SB. Los símbolos representan los transectos muestreados en las diferentes temporadas de muestreo: \times = Primavera, \bullet = Verano, \blacklozenge = Otoño, \ast = Invierno, \circ = Primavera 2007. Valores ANOSIM en tablas A.13 – A.19.

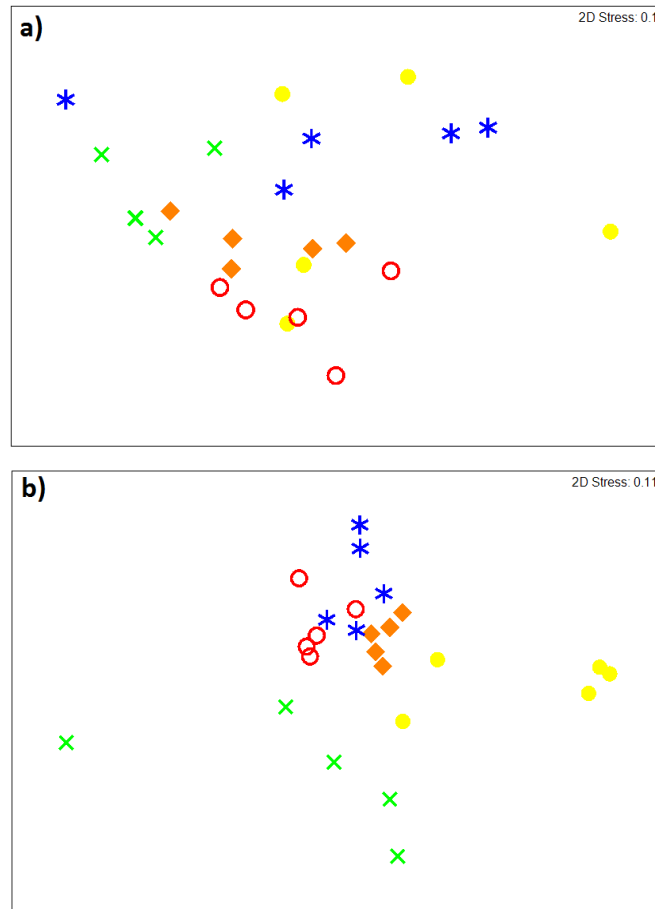


Figura 12. Variación estacional por nivel intermareal de la comunidad de macroinvertebrados móviles de la localidad de La Esmeralda: a) Nivel SA y b) Nivel CA-CB. Los símbolos representan los transectos muestreados en las diferentes temporadas de muestreo: **x**=Primavera, **●** =Verano, **◆**=Otoño, *****=Invierno, **○** =Primavera 2007. Valores ANOSIM en tablas A.20 y A.21.

Tabla V. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel SA-SB en la localidad de Bajamar.

Especies	Temporada				
	P	V	O	I	P2
<i>Littorina sp.</i>	48.01	42.49	23.41	59.29	61.76
Lapas	15.37	24.91	29.71	18.29	14.73
<i>Acanthina sp.</i>	11	10.72	12.97	4.34	9.74
<i>Lottia gigantea</i>	15.49	9.33	10.09	7.24	8.32
Quitones	7.08	4.4	10.62	1.64	2.92
Cangrejos	2.42	7.56	10.14	5.91	0.34

Tabla VI. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel CA en la localidad de Bajamar.

Especies	Temporada				
	P	V	O	I	P2
<i>Littorina sp.</i>	20.18	4.66	6.04	-	9.92
Lapas	44.73	48.78	30.59	48.38	24.3
<i>Acanthina sp.</i>	18.44	17.62	14.72	15.77	30.17
<i>Lottia gigantea</i>	7.71	8.84	13.42	20.23	14.14
Quitones	1.91	14.96	18.84	7.95	16.63
Cangrejos	5.1	3.47	11.58	4.18	4.23

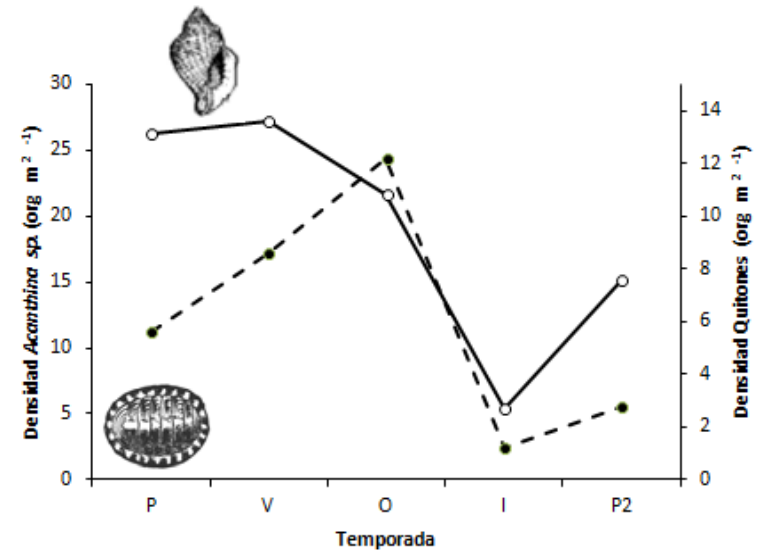


Figura 13. Variación temporal de la densidad (org. m⁻²) de *Acanthina sp.* (—○—) y Quitones (—●—) en el nivel SA-SB, localidad de Bajamar.

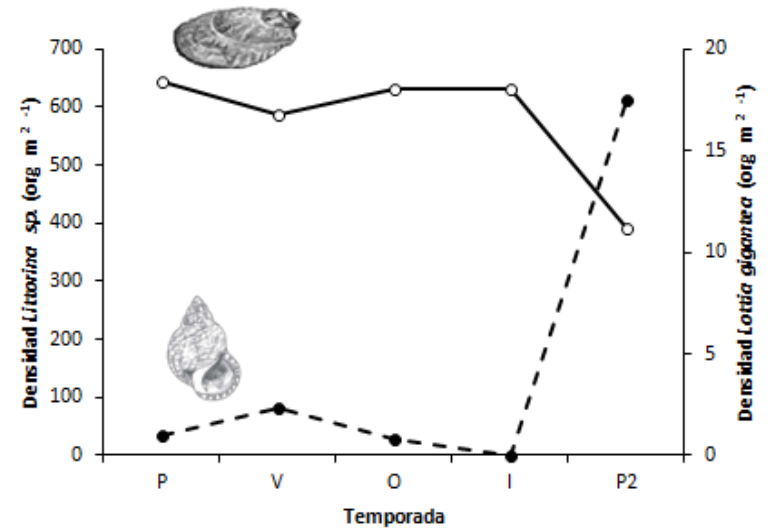


Figura 14. Variación temporal de la densidad (org. m⁻²) de *Littorina sp.* (—●—) y *Lottia gigantea* (—○—) en el nivel CA, localidad de Bajamar.

Tabla VII. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel SA-SB en la localidad de Eréndira.

Especies	Temporada				
	P	V	O	I	P2
<i>Littorina sp.</i>	11.66	83.09	91.9	95.48	96.75
Lapas	52.23	11.48	6.61	4.08	2.81
Quitones	7.81	2.5	-	0.15	0.19
Cangrejos	7.58	0.83	1.49	-	-
<i>Acanthina sp.</i>	7.7	1.78	-	0.29	0.26

Tabla VIII. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel CA en la localidad de Eréndira.

Especies	Temporada				
	P	V	O	I	P2
<i>Littorina sp.</i>	100	39.92	76.29	30.46	75.99
Lapas	-	33.05	18.43	27.03	7.36
<i>Chlorostoma sp.</i>	-	19.82	0.77	25.6	1.24
Cangrejos	-	3.95	-	-	-
<i>Acanthina sp.</i>	-	2.26	4.51	16.91	15.41

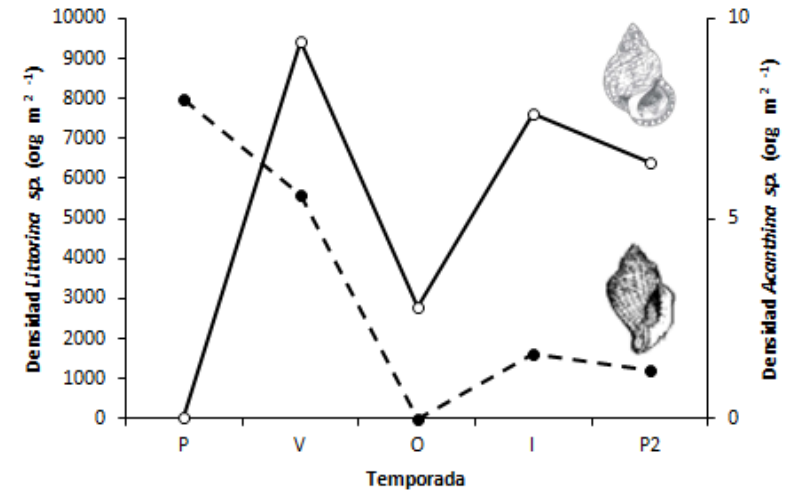


Figura 15. Variación temporal de la densidad (org. m⁻²) de *Littorina sp.* (—○—) y *Acanthina sp.* (---●---) en el nivel SA-SB, localidad de Eréndira.

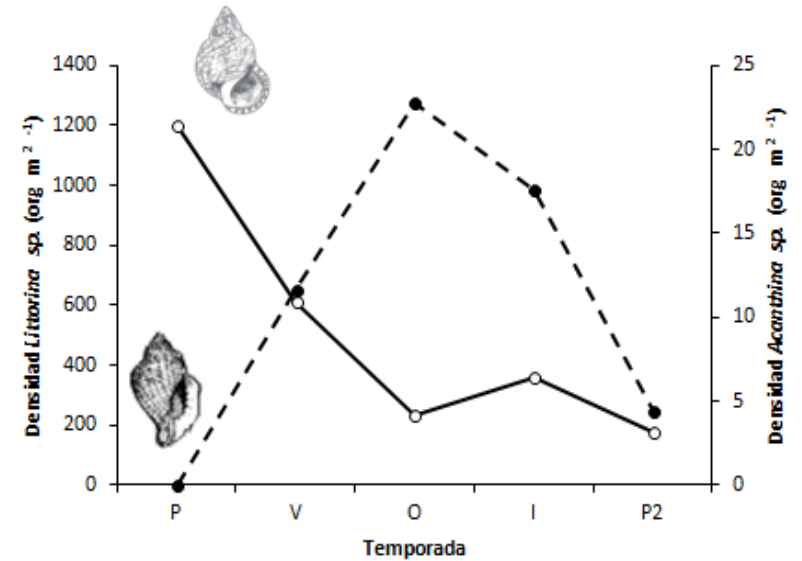


Figura 16. Variación temporal de la densidad (org. m⁻²) de *Littorina sp.* (—○—) y *Acanthina sp.* (---●---) en el nivel CA, localidad de Eréndira.

Tabla IX. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel CB en la localidad de Eréndira.

Especies	Temporada				
	P	V	O	I	P2
<i>Littorina sp.</i>	91.55	3.94	-	-	-
Lapas	7.74	54.11	55.78	42.19	20.62
Quitones	0.71	10.95	6.13	9.63	24.99
<i>Nucella sp.</i>	-	19.38	15.73	33.46	34.68
Cangrejos	-	8.16	16.72	6.73	18.06

Tabla X. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles de la localidad de Punta Baja.

Especies	Temporada			
	P	V	O	I
Lapas	22.17	31.19	27.68	16.83
<i>Littorina sp.</i>	18.63	19.06	15.29	37.62
<i>S. purpuratus</i>	11.85	14.61	14.51	15.11
<i>Chlorostoma sp.</i>	12.41	8.36	9.21	7.79

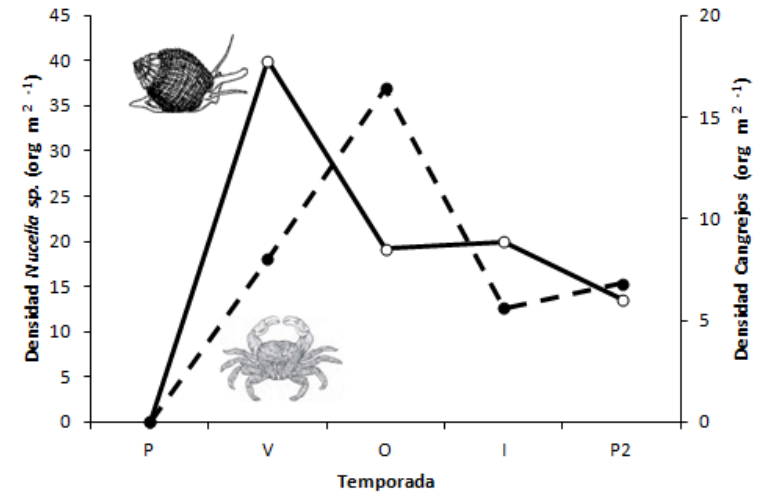


Figura 17. Variación temporal de la densidad (org. m² · l⁻¹) de *Nucella sp.* (—○—) y Cangrejos (---●---) en el nivel CB en la localidad de Eréndira.

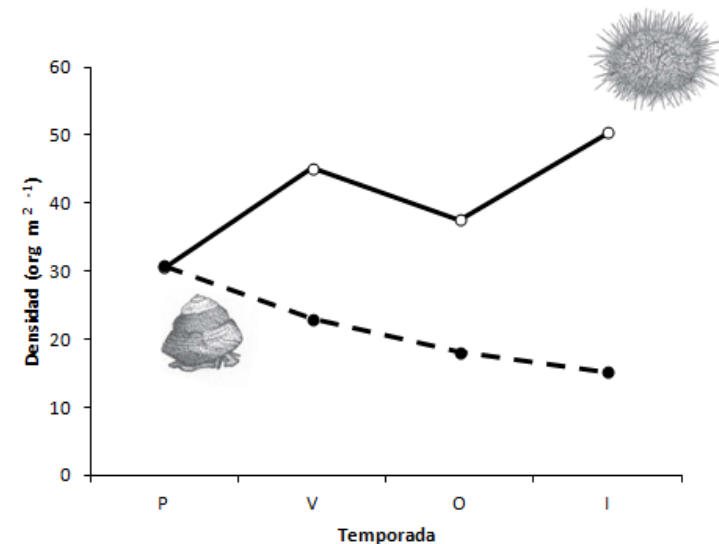


Figura 18. Variación temporal de la densidad (org. m² · l⁻¹) de *Strongylocentrotus purpuratus* (—○—) y *Chlorostoma sp.* (---●---) en el intermareal de Punta Baja.

Tabla XI. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel SB en la localidad de Los Ojitos.

Especies	Temporada				
	P	V	O	I	P2
Lapas	65.59	50.15	60.19	74.59	56.26
<i>Littorina sp.</i>	25.02	-	7.66	2.67	32.37
<i>Acanthina sp.</i>	6.79	6.92	2.8	2.06	3
<i>Fissurella sp.</i>	-	28.23	5.02	-	-
Quitones	2.6	6.2	10.14	8.49	2.13

Tabla XII. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel SA en la localidad de La Esmeralda.

Especies	Temporada				
	P	V	O	I	P2
<i>Littorina sp.</i>	100	39.92	76.29	30.46	75.99
Lapas	-	33.05	18.43	27.03	7.36
<i>Chlorostoma sp.</i>	-	19.82	0.77	25.6	1.24
Cangrejos	-	3.95	-	-	-
<i>Acanthina sp.</i>	-	2.26	4.51	16.91	15.41

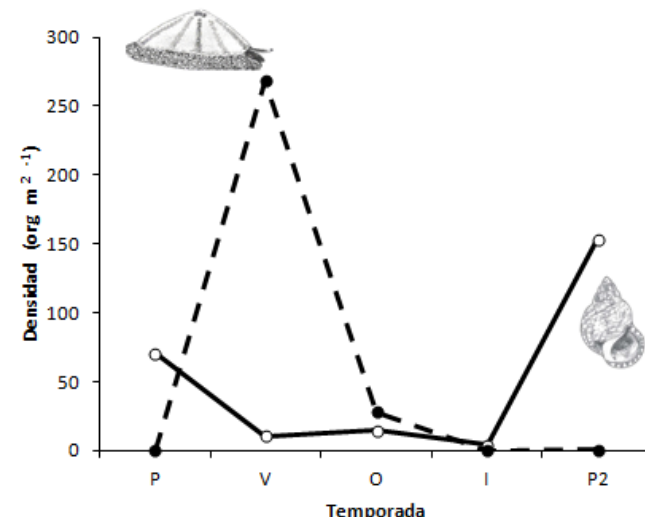


Figura 19. Variación temporal de la densidad (org. m⁻²) de *Littorina sp.* (—○—) y *Fissurella sp.* (---●---) en el nivel SB, localidad Los Ojitos.

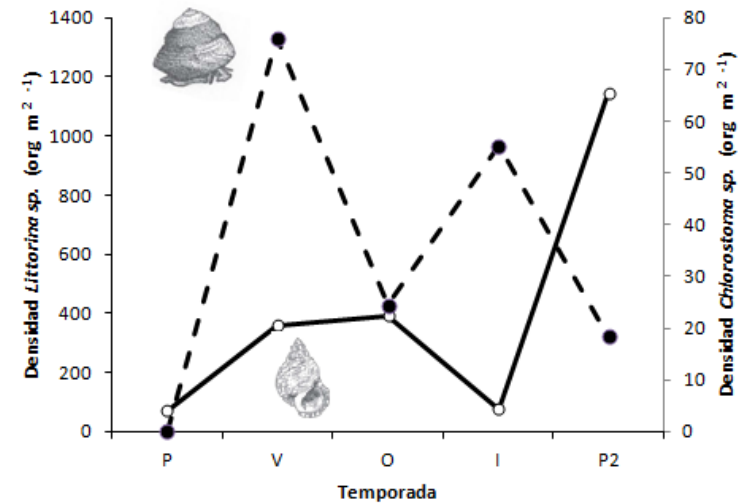


Figura 20. Variación temporal de la densidad (org. m⁻²) de *Littorina sp.* (—○—) y *Chlorostoma sp.* (---●---) en el nivel SA, localidad La Esmeralda.

Tabla XIII. Porcentaje de contribución a la similitud estacional de las especies de macroinvertebrados móviles del nivel CA-CB en la localidad de La Esmeralda.

Especies	Temporada				
	P	V	O	I	P2
<i>Littorina sp.</i>	36.23	-	-	-	4.15
Lapas	33.62	64	47.43	32.8	40.2
<i>Chlorostoma sp.</i>	-	3.85	-	-	7.02
Cangrejos	-	5.69	6.94	-	6.57
<i>Acanthina sp.</i>	16.28	7.17	18.38	20.46	21.15
Quitones	5.76	7.56	7.59	4.76	-
<i>Fissurella sp.</i>	-	4.88	12.33	21.3	12.84
<i>Macron lividus</i>	-	-	-	5.26	-
<i>Lottia gigantea</i>	-	-	-	7.32	-

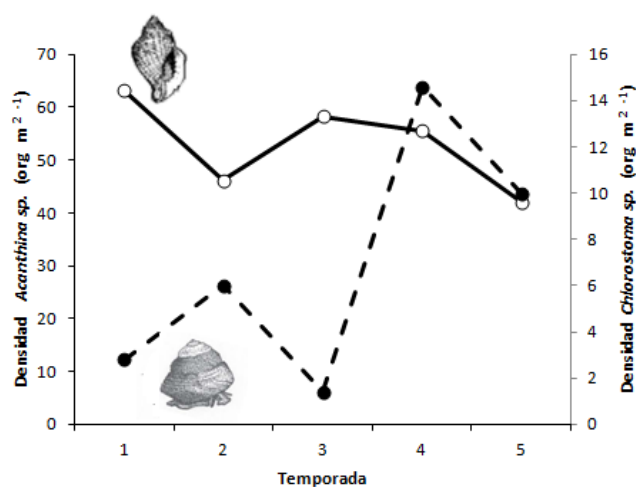


Figura 21. Variación temporal de la densidad (org. m⁻²) de *Acanthina sp.* (—○—) y *Chlorostoma sp.* (---●---) en el nivel CA-CB, localidad de La Esmeralda.

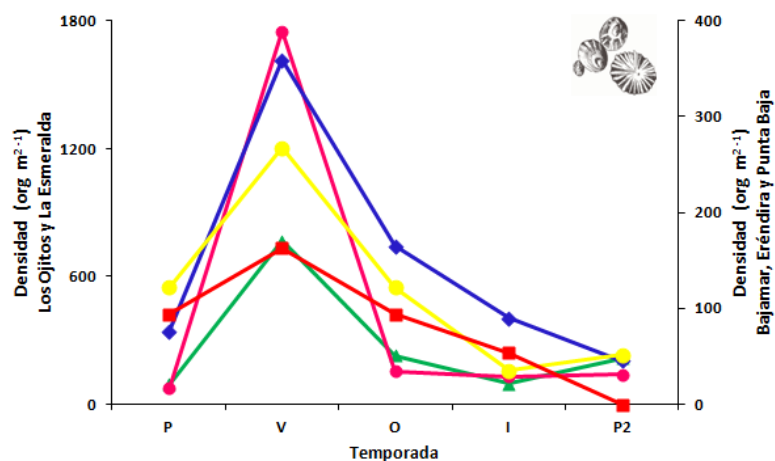


Figura 22. Variación estacional de la densidad del grupo Lapas en 5 localidades del intermareal rocoso de Baja California: Bajamar (—●—), Eréndira (—●—), Punta Baja (—●—), Los Ojitos (—●—) y La Esmeralda (—●—).

I.4 DISCUSIÓN

La estructura de la comunidad de macroinvertebrados móviles fue distinta en las 9 localidades estudiadas. Diferencias en la estructura comunitaria de sitios cercanos también han sido observadas en la isla de Santa Cruz, EUA (Blanchette *et al.*, 2006), el estrecho de Magallanes (Benedetti-Cecci y Cinelli, 1997), la costa de Portugal (Boaventura *et al.*, 2002) y el intermareal de Venezuela (Cruz-Mota, 2007). El encontrar comunidades diferentes en sitios cercanos es difícil de explicar, ya que es lógico suponer que las localidades próximas tendrán un grado de similitud mayor debido a que estarían influenciadas por procesos oceanográficos similares. Sin embargo, aunque las comunidades locales están ensambladas a partir de un grupo de especies regionales, las interacciones ecológicas pueden modificar los patrones locales de la riqueza de especies y la estructura comunitaria, generando así las diferencias entre sitios cercanos (Huston, 1999). Es muy difícil determinar cuáles factores (bióticos o abióticos) intervienen en la variación espacial observada, sin embargo los modelos propuestos a menudo consideran como factores causales de la heterogeneidad ambiental a las diferencias en reclutamiento (ej. Grosberg, 1982), depredación (Underwood, 1980) y competencia (Lubchenco, 1980), así como la influencia de factores físicos como temperatura, tipo de sustrato y exposición al oleaje (McQuaid y Branch, 1984).

Las localidades del sur presentaron valores mayores de similitud entre ellas. Es importante considerar que las localidades del norte y centro están más expuestas al disturbio antropogénico que las localidades sur. Se ha demostrado que una mayor concentración de actividades humanas cercanas a desarrollos urbanos, deriva en mayores disturbios a los hábitats intermareales y como consecuencia en su fauna y flora (p.ej. Siegfried *et al.*, 1985; Kingsford *et al.*, 1991; Addesii, 1994; Griffiths y Branch, 1997; Murray *et al.*, 1999; Loot *et al.*, 2005, Sagarin *et al.*, 2007).

Con la posible excepción de Bajamar, las localidades de la Región Norte y Centro están próximas a zonas urbanas y reciben visitas humanas constantes con diversos fines entre ellos la pesca. En las localidades de Eréndira y Punta Baja hay explotación artesanal de mejillón y estrella de mar principalmente. Particularmente Punta Morro se ha catalogado como una

localidad altamente disturbada (Pombo y Escofet, 1996). Su intermareal está sujeto a diversos impactos entre ellos la descarga de aguas residuales provenientes del complejo universitario de la Universidad Autónoma de Baja California desde 1992; así como constantes visitas humanas con fines de extracción para autoconsumo y ornato; actividades científicas y recreativas (Segura-Aguilar, 2008).

Estos factores, aunados a los disturbios naturales propios de los ambientes intermareales, pueden estar influyendo en la disimilitud observada entre las localidades de las regiones norte y centro, a diferencia de las localidades sur, donde se puede considerar que el disturbio antropogénico es menor y la similitud encontrada entre ellas pudiera estar reflejando procesos naturales principalmente.

I.4.1 Variación espacial

En este estudio se identificaron 5 grupos de macroinvertebrados móviles (MM) de acuerdo a su distribución a lo largo del gradiente latitudinal de la zona de estudio. El grupo de los MM de la región norte incluyó a las especies *Pisaster ochraceus*, *S. purpuratus*, *Nucella sp.* y cangrejos ermitaños. La distribución encontrada concuerda con la reportada por Sagarin y Gaines (2002) para las primeras tres especies. Los valores de densidad máxima del erizo morado (30.8 org. m^{-2}) son muy similares a los de estos autores ($\sim 28 \text{ org. m}^{-2}$) para la región comprendida del sur de Punta Morro hasta Punta Baja, siendo esta región la que presenta las mayores densidades promedio en todo el rango de distribución.

Para el caso de los MM de la región sur, en Los Ojitos, *Fissurella sp.* registró el triple del valor de densidad ($106.8 \text{ org. m}^{-2}$) en comparación a los valores reportados por Sagarin y Gaines (2002) (35 org. m^{-2}) para Punta Lobos, una localidad ubicada a 10 km al sur de Los Ojitos. De esta forma se corroboró el tipo de distribución de la especie y se estableció a Los Ojitos como la localidad estudiada del intermareal rocoso con las mayores abundancias reportadas para la especie.

La localidad de Punta Morro se distinguió por presentar las mayores densidades de *Chlorostoma sp.* (78 org. m^{-2}), estos valores fueron similares a los reportados para las zonas próximas de La Encantada y El Zepelin (100 org. m^{-2}) (Sagarin y Gaines, 2002). Esta especie

forma parte de un grupo de organismos asociados a hábitats con depósitos de arena (Littler *et al.*, 1983), en este grupo se encuentran también las anémonas del género *Anthopleura*, gusanos tubícolas (*Phragmatopoma sp.*) y algunas algas del género *Enteromorpha*, *Chaetomorpha*, *Phyllospadix* y *Ulva* entre otras, las cuales han sido registradas para la zona en trabajos previos (Segura-Aguilar, 2008; Peña-Mejía, 2011). Pese a que la configuración de la plataforma del intermareal de Punta Morro es mayoritariamente macizo rocoso con cantos rodados y concheros, esta plataforma recibe considerables aportes anuales de sedimentos finos ($7530.14 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$) provenientes de la erosión costera de cantiles situados al norte de esa localidad (Cruz-Colín y Cupul-Magaña, 1997). Otros sitios con importantes depósitos de arena son los sitios sureños de Los Ojitos, Krutsio y La Esmeralda, sin embargo en estas localidades fueron registrados valores bajos de densidad para *Chlorostoma sp.*, es probable que esto se deba a que esas localidades están situadas al sur de su límite de distribución (Sagarin y Gaines, 2002).

Uno de los macroinvertebrados móviles que se encontró en todas las localidades fue la lapa búho *Lottia gigantea*. Fenberg y Rivadeneira (2011) analizaron el tipo de distribución de esta especie en el intermareal templado de Norteamérica. Analizaron la densidad máxima promedio de *L. gigantea* y sugirieron que presenta una distribución tipo modelo cuadrático inverso, esto es con mayores densidades en el centro de su rango de distribución. De las 34 localidades muestreadas en su estudio, San Diego E.U.A. fue la de mayor densidad con $24.14 \text{ org. m}^{-2}$. A partir de esta información es de esperarse que la densidad de *L. gigantea* en BC decrezca hacia el sur; sin embargo, al analizar la densidad de las 9 localidades estudiadas se muestran tres panoramas distintos a lo esperado: (1) dos localidades altamente densas –incluso mayores que el máximo reportado por Fenberg y Rivadeneira, (2011)– en La Esmeralda (44.4 org. m^{-2}) y Bajamar (36.6 org. m^{-2}) ambas caracterizadas por contar con bajo impacto antropogénico; (2) bajas densidades en las localidades impactadas de Medio Camino (0.9 org. m^{-2}), Punta Morro (2.8 org. m^{-2}) y Eréndira (8 org. m^{-2}), las cuales tienen valores menores a los hipotéticos ($\sim 20\text{-}25 \text{ org. m}^{-2}$) (Fenberg y Rivadeneira, 2011), así como a otros reportados para zonas cercanas y (3) localidades con valores cercanos a los estimados y reportados por estos autores: Punta Baja (14.5 org. m^{-2}) y Santo Tomás (14.4 org. m^{-2}). Es muy probable que las bajas densidades de *L. gigantea* en BC estén relacionadas a actividades extractivas de este recurso, principalmente

para la obtención de carnada de langosta (Pombo y Escofet, 1996). Por otra parte, la alta densidad de *L. gigantea* en La Esmeralda podría estar asociada a la presencia de *Acanthina sp.*, la cual también fue abundante en esa localidad; Menge y Branch (2001) sugieren que *Acanthina sp.* tiene efectos indirectos positivos sobre las poblaciones de *L. gigantea*, debido a que mediante la depredación de balanos generan espacio disponible que favorecen el reclutamiento de esta especie (*Lottia gigantea*).

Nucella sp. es una especie que llama la atención ya que con excepción de Eréndira y Punta Baja, estuvo ausente en las 7 localidades restantes. Su ausencia en la Región Sur se debe a que su rango de distribución se limita a los 31°N (al norte de Punta Baja) (Sagarin y Gaines, 2002). Sin embargo, su ausencia en las localidades norteñas de Medio Camino, Bajamar, Punta Morro y Santo Tomás es más difícil de explicar, ya que no se cuenta con información que nos permita determinar si su ausencia se debe a causas naturales o si se extinguió localmente.

En el primer caso, existen indicios que sugieren que sería poco probable que *Nucella* no se distribuyera de forma natural en el norte de BC. Aún cuando se ha asumido que las especies de desarrollo directo como *Nucella sp.* cuentan con baja capacidad de dispersión, es notable que en latitudes altas su rango de distribución suele ser tan amplio como los de especies con larvas planctónicas (Marko, 2004). Análisis genéticos de *Nucella lapillus* en Reino Unido, señalan que poblaciones ubicadas a 150 km, presentaron genes similares; asimismo, la estructura genética de las poblaciones estudiadas presentó una mayor similitud a la estructura de las especies con larvas planctónicas que a la estructura de otras especies con desarrollo directo (Colson y Hughes, 2004). Aparentemente, el potencial de dispersión de *Nucella sp.* se ve favorecido por el transporte de masas de huevos y de juveniles adheridos a macroalgas (Marko, 2004) y probablemente al tráfico marítimo como medio de dispersión (Colson y Hughes, 2004). Estos argumentos son interesantes porque conducen a sugerir que si las poblaciones de *Nucella* de Baja California tuvieran una capacidad similar de dispersión, se esperaría que este carnívoro tuviera una distribución más extendida en la región norte. Esto nos lleva al segundo caso: la extinción local.

Si hubiese ocurrido una extinción de *Nucella* en las localidades norte de Baja California, ésta pudo originarse por causas naturales ó antropogénicas. Un probable escenario de extinción

relacionado a variables naturales pudo involucrar la relación ecológica de competencia entre *Nucella sp.*, *Acanthina sp.* y la estrella de mar *Pisaster ochraceus*. Hay ciertas características de *Acanthina sp.* que permiten suponer que es mejor competidor que *Nucella sp.* en esta región. Entre ellas están su presencia en todas las localidades y su distribución en todos los niveles del intermareal, a diferencia de *Nucella* que está restringida al área de distribución del mejillón. Esto sugiere que *Acanthina* tiene mejor tolerancia a mayores temperaturas, concordando con la tendencia latitudinal a ser más abundante hacia el sur. Considerando que *Nucella* y *Acanthina* tienen predilección por casi las mismas presas y que ambas compiten con la estrella de mar por su principal recurso alimenticio (*Mytilus*), es muy probable que en una localidad como Bajamar donde existe alta densidad de estrellas y de *Acanthina*, la población de *Nucella* presentara una disminución en su tamaño poblacional, producto de las desventajas competitivas mencionadas anteriormente y, eventualmente se extinguiera en esa localidad.

La contaminación del agua de mar con compuestos organoestañados es un factor que podría ocasionar extinciones locales de *Nucella*. La presencia de estos compuestos en el medio marino comenzó en la década de 1950's cuando se emplearon en las pinturas anti-incrustantes aplicadas a los barcos para retrasar el desarrollo de organismos adheridos a su superficie. En la década de 1980's se documentaron una serie de extinciones locales de *Nucella lapillus* en Reino Unido; se encontró que estas extinciones fueron ocasionadas por los efectos del tributil estaño (TBT) (Bryan *et al.*, 1986; Gibbs y Bryan, 1986), el cual en concentraciones por debajo de 2 ng l^{-1} induce al imposex (Bryan *et al.*, 1987). El imposex es una anomalía que desarrollan ciertos gasterópodos marinos y que se caracteriza por la presencia de órganos reproductores masculinos en hembras. Las hembras con esta condición se vuelven estériles y las poblaciones se extinguen por falta de reclutamiento. Un estudio en Ensenada, Baja California reportó altas concentraciones de TBT en el agua de mar (entre 66 y 469 ng l^{-1}), relacionadas con la intensa actividad de mantenimiento y reparación de embarcaciones en el puerto (Matías-Carranza *et al.*, 1997). A la fecha no existe normatividad en México que regule el uso de pinturas que contengan TBT por lo que es muy probable que las comunidades intermareales circundantes sigan expuestas a estos contaminantes. Es importante considerar este factor ya que Punta Morro se encuentra próxima a una marina y a los Puertos de Ensenada y El Sauzal. De manera hipotética y suponiendo que *Nucella* haya estado presente en Punta Morro, existe una alta

probabilidad de que esta población pudiera haber sido seriamente afectada por la presencia de TBT al grado de extinguirlo. Sería interesante evaluar la presencia de imposex en las especies de gasterópodos del intermareal de Punta Morro y localidades próximas.

I.4.2 Relación similitud-distancia

La relación entre la similitud-distancia geográfica de las comunidades de *móviles* del intermareal rocoso de Baja California mostró una tendencia negativa significativa aunque con valores de Rho (0.346) y correlación de Pearson ($r = -0.354$) relativamente bajos. Nakaoka *et al.*, (2006) realizaron un estudio similar con los ensamblajes de algas, sésiles y móviles del intermareal de Japón en tres escalas de resolución: regional, local y entre niveles intermareales. Estos autores encontraron valores negativos cercanos a cero ($r = -0.065$) en las comparaciones entre localidades y solo encontraron una tendencia negativa significativa a nivel regional (de cientos a miles de km); en su trabajo los organismos móviles fueron el grupo que mostró el mayor grado de disimilitud con la distancia ($r = -0.662$).

El intervalo de distancia entre las localidades del intermareal de BC, puede considerarse en una escala intermedia a la local y regional de acuerdo a los parámetros de Nakaoka *et al.*, (2006). Al hacer una comparación entre los valores de correlación de estos autores en las escalas extremo y los encontrados en este estudio (escala intermedia) se puede apreciar que los valores de correlación de las comunidades de BC se ubican justo en el punto medio, corroborando que la disimilitud tiende a incrementar con la distancia.

También es probable que la diferencia de valores entre este estudio y el realizado en Japón esté influenciada por el nivel taxonómico empleado en los muestreos. En el intermareal de Japón fue muestreado un ensamblaje de *móviles* compuesto por 41 especies y 1 género, mientras que en Baja California solo se muestrearon 4 especies, 5 géneros y 5 grupos. Es altamente probable que los bajos valores de correlación de la similitud-distancia obtenidos en BC, se deban a la falta de contribución de las especies menos abundantes y raras, mismas que no fueron consideradas en este estudio.

Se ha documentado que las pendientes resultantes de la correlación entre la similitud y la distancia de determinadas comunidades pueden ser pobres indicadores *per se* de la diversidad de un sitio determinado. Morlon *et al.*, (2008) sugieren que las pendientes bajas están asociadas a comunidades que presentan especies abundantes altamente agregadas, mientras que las pendientes mayores suelen asociarse a comunidades con un alto recambio espacial de especies. Este podría ser el caso de las comunidades del intermareal de Baja California; si bien existe recambio de especies en el gradiente latitudinal norte-sur (Fig. 4), también hay especies que son características y dominantes en la mayoría de las comunidades como es el caso de *Nucella sp.* y *Littorina sp.* en Eréndira, *Fissurella sp.* en Los Ojitos, *Chlorostoma sp.* en Punta Morro y *S. purpuratus* en Punta Baja por mencionar algunas, por lo tanto, los bajos valores de correlación obtenidos podrían estar evidenciando la contribución a la similitud de estas especies con altas abundancias.

Por lo general, se espera que la similitud decrezca con el incremento de la distancia debido a (1) que la composición de especies de cada comunidad cambia con la distancia debido a que cada especie tiene rangos de distribución delimitados, reflejando la amplitud de nicho y la capacidad de dispersión y (2) la similitud entre las variables ambientales decrece con la distancia a lo largo de varios gradientes ambientales (Nekola y White, 1999).

Las comunidades de *móviles* del intermareal de Baja California están sujetas a condiciones oceanográficas distintas. Según Durazo *et al.*, (2010) la península de Baja California está influenciada por aguas de la región sur de la Corriente de California (CC), esta región se ha catalogado como zona de transición puesto que aquí confluyen masas de agua SubÁrticas (norte) y tropicales (sur). A su vez, la fracción sur de la CC se ha subdividido en dos zonas: una provincia norteña y una sureña, ubicadas al norte y al sur de Punta Eugenia respectivamente.

La provincia del norte, correspondiente a nuestra área de estudio, tiene un dominio de aguas principalmente subárticas durante todo el año, estas aguas son de relativa baja salinidad y temperatura y un alto contenido de oxígeno. Sin embargo su dinámica y características son heterogéneas a lo largo de BC. De este modo, las localidades del intermareal rocoso estudiadas reciben 3 diferentes tipo de influencia por parte de la CC: (1) en la zona norte altas surgencias costeras (Espinosa-Carreón *et al.*, 2004; Durazo *et al.*, 2010) así como la presencia de una

estructura de mesoescala conocida como el Frente de Ensenada, la cual es una región de aguas frías eutróficas donde persisten altas concentraciones de fitoplancton y zooplancton (Hauky *et al.*, 1993; Santamaría-Del-Ángel *et al.*, 2002), estas condiciones estarían influenciando a las localidades de Medio Camino, Bajamar, Punta Morro, Santo Tomás y Eréndira; (2) otra zona de surgencias intermitentes importantes ubicada en la región Centro (Punta Baja) (Pérez-Brunius *et al.*, 2007), aquí la circulación del viento con un estrés negativo, genera los conocidos “downwelling” (Bakun y Nelson, 1977) que son hundimientos de masas de agua en la costa y que podrían estar generando zonas de retención larval y (3) un par de giros ciclónicos dominantes que se desarrollan al oeste de Punta Eugenia (Espinosa-Carreón *et al.*, 2004; Durazo *et al.*, 2010) y que interrumpen la interconexión hidrodinámica entre la provincia norte y sur de la fracción sur de la CC, convirtiéndola en una zona de transición entre provincias de la CC, donde la distribución de los organismos y el transporte larval de especies entre ambas provincias pueden verse afectados. Esto podría estar explicando la diferenciación de las localidades sur con respecto al centro y norte, así como la mayor abundancia de especies de afinidad tropical como *Macron lividus* y *Fissurella sp.* en las localidades sur de Los Ojitos, Krutsio y La Esmeralda.

I.4.3 Zonación

Los resultados de este trabajo evidencian la falta de un patrón general de zonación de las comunidades de móviles del intermareal rocoso de Baja California. Resultados similares han sido observados por Benedetti-Cecci y Cinelli (1997) en comunidades intermareales cercanas entre sí (decenas de km) en el Estrecho de Magallanes; Boaventura *et al.*, (2002) también encontraron diferencias en la estructura comunitaria dentro del intermareal medio a lo largo de la costa Portuguesa y Troncoso y Sibaja-Cordero (2011) observaron 4 patrones distintos de zonación vertical en las Islas Cíes al noroeste de España. Seapy y Littler (1993) identificaron 5 estratos intermareales en la Isla de Santa Bárbara, EUA; Sibaja-Cordero y Cortés (2008) también muestrearon 5 estratos intermareales en una zona de surgencias en Costa Rica y encontraron diferencias en la estructura comunitaria de cada estrato.

Se ha sugerido que las comunidades intermareales presentan una zonación característica en tres estratos: intermareal alto, medio y bajo (Lewis, 1964; Stephenson y Stephenson, 1972) y

esta zonación existe aún cuando la amplitud de marea es pequeña (Menge y Branch, 2001). Generalmente, los organismos sésiles han sido utilizados como indicadores de los límites de cada zona p. ej.: balanos, mejillones y algas. Sin embargo, es particularmente interesante que la zonación de los organismos móviles reciba menos atención y que por lo general se haga referencia solo a la asociación de determinados organismos móviles a un estrato intermareal determinado (Davidson *et al.*, 2004b).

Una de las principales limitantes en el estudio de la zonación de los organismos móviles es su capacidad de desplazamiento (Barnes y Hughes, 1999); sin embargo, con la excepción de las estrellas de mar y los cangrejos, la magnitud de los movimientos que realizan la mayoría de los organismos del intermareal suele ser baja. Por ejemplo, Hamilton (1978) estudió el desplazamiento de 66 individuos de *Littorina irrorata* durante 226 días; sus resultados sugirieron que estos organismos se desplazaron una distancia ~20-25 cm por periodo de actividad y que con la excepción de pocos organismos, estos gasterópodos se desplazaron mayormente a lo largo del mismo nivel intermareal, sin realizar desplazamientos importantes perpendiculares a la costa. Davies *et al.*, (2006), grabaron y analizaron los patrones de movimiento de la lapa *Cellana grata* durante 7 ciclos de marea completos. Sus resultados mostraron que las lapas realizan movimientos verticales sincrónicos con las mareas con una distancia máxima recorrida de 68 cm; los desplazamientos horizontales no mostraron un patrón de variación acorde con las mareas, sin embargo su valor promedio fue de 4.1 ± 3.3 cm.

Estos ejemplos muestran que pese a los desplazamientos verticales, los organismos suelen permanecer en “la misma zona intermareal”. Esta característica también ha sido señalada por Little y Kitching (1996) quienes mencionan que a pesar de su movilidad los gasterópodos y algunos crustáceos como los cangrejos, usualmente mantienen un patrón de zonación bien definido.

Otra interrogante común acerca de la zonación de los organismos móviles es si los patrones observados durante la marea baja permanecen durante marea alta. Davidson *et al.*, (2004b), compararon los patrones de diversidad, densidad y distribución del ensamble de móviles durante ciclos intermareales, incluyendo observaciones durante el día y la noche, en el suroeste de Irlanda. Sus resultados sugirieron que la mayoría de las especies fueron

“sedentarias” y no mostraron un patrón obvio de migración. Hondolero *et al.*, (2006), obtuvieron resultados similares al comparar la composición del ensamble de móviles (9 taxa) del intermareal bajo durante periodos de marea alta y baja. Sus resultados mostraron que los anfípodos, isópodos y nemertinos mostraron diferencias entre ambas condiciones, mientras que el grupo de los gasterópodos y los cangrejos no presentó diferencias significativas en su abundancia y composición entre ambas condiciones de marea. Estos resultados muestran que los macroinvertebrados móviles tienden a conservar su zonificación incluso durante la marea alta.

Con lo anterior se evidencia que la zonación de los macroinvertebrados móviles puede ser tan consistente como la de los sésiles, sugiriendo un replanteamiento de la zonación propuesta que considere también a la comunidad de macroinvertebrados móviles como especies indicadoras. Sería interesante realizar este mismo análisis con la comunidad de macroinvertebrados sésiles para conocer si la zonación propuesta en este estudio se aplica también a éste grupo de organismos.

Algunas especies mostraron una zonación similar en la mayoría de las localidades. Sin embargo otras especies mostraron diferencias en su ubicación en el intermareal entre las regiones Norte, Centro y Sur. Tal es el caso de *Lottia gigantea* la cual fue una especie mayoritariamente abundante en el nivel SA-SB de la Región Norte mientras que en la Región Sur se encontró principalmente en el nivel CA-CB. Estos cambios latitudinales de la zonación de ciertas especies también ha sido observado por Boaventura *et al.*, (2002) en el intermareal de Portugal. Además de la influencia de las variaciones ambientales a gran escala y mesoescala, otros procesos como los que ocurren a escala local pueden tener un efecto en la zonación observada en cada localidad.

La influencia de procesos locales en la zonación los observamos en varias especies como *Lottia gigantea*, la cual presentó diferencias de zonación en las localidades en donde fue más abundante. *Lottia gigantea* es un pastoreador territorialista que “cultiva” parcelas de microalgas de hasta 1 000 cm² (Stimson, 1970). Esta especie es capaz de excluir a otros con-específicos (lapas y gasterópodos) y alterar su distribución, así como la de otras especies que pueden ocupar su territorio cuando *Lottia* está ausente (p. ej. algas y mejillones) (Sagarin *et al.*,

2007). De este modo, la presencia de sustrato disponible es sumamente importante para el establecimiento de esta especie. La localidad norteña de Bajamar, según datos de Peña-Mejía (2011), tiene un alto porcentaje de sustrato rocoso disponible en el estrato donde *L. gigantea* fue más abundante (SA-SB; 64.3%); lo mismo ocurrió en La Esmeralda (Región Sur) en el nivel CA-CB, en donde el sustrato rocoso fue ~50%. Por el contrario, la disponibilidad de sustrato en los niveles donde no se distribuyó fue menor a 40%.

Los erizos morados y los quitones estuvieron asociados al intermareal medio-bajo. Se observó su coexistencia en la mayoría de los niveles intermareales donde estuvieron presentes como en las localidades de Bajamar (CA y CB, Fig. 6d), Punta Baja (SB y CA, Fig. 8d) y Santo Tomás (SB-CA y CB, Fig. 7d). Por el contrario, los quitones estuvieron ausentes en el nivel CB de Punta Baja. Los resultados de Paine (1992) sobre el análisis de cadenas tróficas e interacción entre pastoreadores en el intermareal de las islas Tatoosh, sugieren que debido a la fuerte interacción que tienen los erizos dentro de la comunidad, éstos pueden alterar la estructura de un ensamble. Los quitones y los erizos morados pueden coexistir siempre y cuando la densidad de estos últimos no sobrepase los 30 erizos m^{-2} ; cuando las densidades son mayores, los erizos pueden excluir a los quitones ya sea comiéndoselos o ahuyentándolos. Los valores de densidad de erizos en el CB de Punta Baja siempre fueron muy superiores a 30 org. m^{-2} (Fig. 18), por lo que es altamente probable que la exclusión de los quitones de ese nivel intermareal esté asociada a las interacciones mediadas por la densidad (Paine, 1992). Por el contrario, la coexistencia de ambas especies es posible en Bajamar y Santo Tomás debido a que la densidad de erizos es menor (BM ~1.2 org. m^{-2} ; ST= <29 org. m^{-2}).

Otra localidad en donde la influencia de patrones locales pudiera ser evidente es Eréndira. Según los resultados del análisis SIMPER tres gasterópodos contribuyeron con porcentajes significativos a la diferenciación de cada nivel intermareal: *Littorina sp.*, *Acanthina sp.* y *Nucella sp.* Estas dos últimas especies poseen desarrollo directo, mientras que el género *Littorina* tiene especies con distintos métodos de reproducción (Hughes y Roberts, 1980; Yamada, 1989). Se ha descrito que las especies sin período larval planctónico están mejor adaptadas localmente (p. ej. Yamada, 1989; Yamada y Boulding, 1996; Sanford *et al.*, 2003). Un cambio en las condiciones locales como la disminución de depredadores y/o competidores, puede favorecer su expansión en el intermareal, promoviendo el incremento del tamaño poblacional. Este

podría ser el caso de la localidad de Eréndira donde observamos que los carnívoros *Acanthina sp.* y *Nucella sp.* se distribuyeron en los niveles CA y CB, respectivamente mientras que *Littorina sp.* fué encontrada en todo el intermareal. La estrella de mar *Pisaster ochraceus*, puede regular las poblaciones de *Nucella* mediante exclusión competitiva (Navarrete *et al.*, 2000). En Eréndira, la estrella de mar es removida del intermareal por la explotación pesquera y es probable que la disminución en su abundancia haya favorecido el incremento poblacional de *Nucella*. Las altas densidades de esta especie, observadas en este estudio, no fueron observadas por Salas-Garza y Oliva (1983) en un estudio similar realizado hace 30 años en esta localidad. Es probable que este disturbio haya causado una reorganización en la comunidad de Eréndira, promoviendo un nuevo estado alternativo donde la estructura comunitaria cambia hacia un nuevo estado de equilibrio que puede persistir aún si el disturbio desaparece (p.ej. extracción de estrella) (Holling, 1973; Paine y Trimble, 2004). Esta localidad tiene una alta diversidad de algas e invertebrados sésiles, así como valores promedio de cobertura de mejillón que son similares a la localidad de Bajamar (Peña-Mejía, 2011). Estos atributos muestran que a pesar de la extracción de estrella de mar, la comunidad no está dominada por mejillones ni su diversidad es baja como se ha demostrado experimentalmente en otros estudios (Paine, 1966, y 1974). Es probable que la comunidad de Eréndira se encuentre en un estado alternativo ocasionado por la extracción de estrella. A partir de este disturbio, es probable que *Acanthina sp.* haya intensificado la depredación hacia *Mytilus sp.*, contribuyendo junto con *Nucella sp.* y la explotación pesquera a la regulación de la población del mejillón y disminuyendo en consecuencia la depredación hacia *Littorina sp.* (Menge y Lubchenco, 1974). La menor depredación sobre *Littorina sp.*, permitió que se expandiera su distribución a lo largo del intermareal como se observa actualmente. Se ha demostrado que la distribución vertical de *Littorina sp.* está estrechamente relacionada con sus depredadores (Rochette y Dill, 2000; Perez *et al.*, 2009).

Procesos similares pudieran estar ocurriendo en otras localidades como Medio Camino, Punta Morro y Santo Tomás, en donde también se explota la estrella de mar y su densidad es muy baja. En Punta Morro y Santo Tomás *Acanthina sp.* presentó densidades intermedias; sin embargo, debido a la falta de información histórica en estos sitios es difícil determinar si la estructura comunitaria observada ha experimentado algún cambio.

Es importante resaltar que la zonación sugerida en este estudio está basada en información de únicamente un año de muestreo, así que sería relevante conocer si a largo plazo esta zonación se conserva. Del mismo modo, el monitoreo de la zonación de los organismos intermareales pudiera ser interesante si se pretende utilizar a las comunidades intermareales como indicadores de los efectos del cambio climático, ya que como puntualizan Thompson *et al.*, (2002) una de las primeras evidencias del cambio climático sobre el intermareal será el cambio de las especies en distintos gradientes ambientales, ya sea hacia dentro o fuera del intermareal, de acuerdo a la capacidad de las especies de tolerar el estrés por desecación. Es aquí donde los estudios base se vuelven importantes y necesarios para identificar y monitorear aquellas especies que potencialmente pudieran presentar una respuesta a los cambios naturales y antropogénicos.

I.4.4 Variación estacional

La variación estacional observada no fue consistente entre localidades y únicamente se presentó en algunos niveles intermareales. Sibaja-Cordero y Cortés (2010) observaron algo similar en el análisis temporal de las comunidades móviles intermareales de Costa Rica. Las variaciones estacionales del ensamble de móviles no fue tan marcada como la variación de los ensambles de sésiles y algas (Peña-Mejía, 2011). En la región de estudio de BC, las algas suelen mostrar mayores variaciones estacionales en su diversidad, riqueza y cobertura relacionadas con los cambios de temperatura y sustrato rocoso disponible (Aguilar-Rosas, 1981; Pacheco-Ruiz, 1982).

Un aspecto interesante observado fue la escasa sincronía de las temporadas en las cuales los organismos registraron sus valores máximos de densidad entre las localidades. Se han realizado pocos estudios en la región acerca de las temporadas reproductivas y eventos de reclutamiento de organismos intermareales; algunos de los más representativos se han realizado con mejillón (Ramírez-Gutiérrez, 2005; Peña-Mejía, 2011) y *Acanthina lugubris* (Salas-Garza y Oliva, 1983); sin embargo, para el resto de las especies el conocimiento que se tiene proviene de estudios de las comunidades intermareales de E.U.A y Canadá (p.ej. Broitman *et al.*, 2008).

El tratar de explicar las variaciones estacionales de los organismos puede resultar un tanto complicado debido a la cantidad de factores causales. Menge (1991), sugiere que cuando la abundancia de los organismos aumenta, puede ser debida al reclutamiento; por el contrario, cuando decrece puede deberse a distintos factores como la depredación, competencia, disturbios físicos y biológicos, estrés físico entre otros. De este modo, los eventos pre y post- asentamiento ocasionan que las poblaciones de una misma especie de diferentes localidades tengan diferencias en su dinámica poblacional. Adicionalmente, otros eventos como las agregaciones alimentarias y/o reproductivas pueden causar las variaciones estacionales en la densidad de algunos macroinvertebrados móviles estudiados.

Acanthina lugubris tiende a agregarse en el intermareal medio de septiembre a abril en la localidad de Eréndira (Salas-Garza y Oliva, 1983). Los mismos autores sugieren un aumento en la densidad de *Acanthina sp.* debido a un evento de reclutamiento que tuvo lugar de octubre a diciembre de 1981. En el presente trabajo, también se observó una mayor densidad de *Acanthina sp.* en 4 localidades del intermareal de B.C., en las mismas temporadas descritas por Salas-Garza y Oliva (1983). *Nucella sp.* fue más denso en el verano en la localidad de Eréndira. Navarrete (1996) estudió dos poblaciones de *Nucella* en Oregon, E.U.A. de 1991 a 1993. Estas poblaciones tuvieron mayores densidades en la primavera y el verano. De acuerdo a este autor, este patrón de variación estacional es típico para las poblaciones de *Nucella sp.* del Pacífico Nororiental y ha sido asociado a la variación temporal en el abastecimiento de alimento (p.ej. reclutas de balanos). Aunque no se tiene información del reclutamiento de balanos en esa localidad, Peña-Mejía (2011) estudió el reclutamiento del mejillón *Mytilus californianus* (la principal presa de *Nucella*) en Eréndira durante la temporada de 2007-2008. Sus resultados sugieren que la mayor temporada de reclutamiento de este mitílido ocurre en verano, con un valor de 329 reclutas mes^{-1} , un valor muy superior al obtenido en las demás estaciones del año: primavera ~ 30 reclutas mes^{-1} , otoño ~ 2.5 reclutas mes^{-1} e invierno ~ 6 reclutas mes^{-1} . Es probable que la población de *Nucella sp.* en la localidad de Eréndira varíe estacionalmente en relación con el reclutamiento de sus presas tal y como ocurre con las poblaciones de Oregon.

Las variaciones estacionales observadas en la densidad de *Chlorostoma sp.* pueden estar relacionadas con las agregaciones de organismos en la temporada reproductiva. De acuerdo a la investigación de Cooper (2010) sobre aspectos poblacionales y de conectividad de esta

especie en el gradiente latitudinal comprendido entre Oregon y Baja California, las poblaciones sureñas de *Chlorostoma funebris* presentan 2 temporadas de desove: una después de los meses de Julio y Agosto y la otra posterior a Enero. Esta estrategia reproductiva de múltiples desoves se debe en parte al corto período larval (5-8 días); además se ha sugerido que el incremento en las densidades de los organismos durante estas temporadas puede significar que la población necesita reproducirse de forma sincrónica dentro de un área muy limitada para lograr una fertilización exitosa (Cooper, 2010). En el presente estudio se identificaron dos eventos de altas densidades que coinciden con los períodos reproductivos descritos anteriormente: en el período de otoño (septiembre) en las localidades de Bajamar, Eréndira y Los Ojitos, y en la primavera en Eréndira y Punta Baja.

El grupo de las lapas fue el único que presentó total sincronía en su variación estacional en las localidades estudiadas alcanzando valores máximos de densidad en el verano. Thompson *et al.*, (2000) analizaron la variación estacional en la intensidad de forrajeo de las lapas *Patella vulgata* y *P. depresa* y su relación con la variación estacional de la microbiota fotosintética en una localidad del intermareal rocoso de Inglaterra. Sus resultados mostraron que la mayor intensidad de forrajeo tuvo lugar en los meses de verano, esto probablemente asociado a la disponibilidad de alimento y al aumento en la temperatura durante esos meses, ya que ésta última favorece el incremento en las tasas metabólicas y actividades alimenticias de estos organismos. Es probable que las lapas de Baja California tengan estrategias similares y que las altas abundancias registradas durante el verano puedan tratarse de agregaciones alimentarias.

CAPÍTULO II

**VARIACIÓN LATITUDINAL DE LA DENSIDAD Y
ESTRUCTURA DE TALLAS DE *Pisaster ochraceus*
(BRANDT, 1835) EN BAJA CALIFORNIA.**

II.1 INTRODUCCIÓN

La estrella de mar *Pisaster ochraceus* (Brandt, 1835) es un asteroideo que tiene un rango de distribución comprendido desde Prince William Sound, Alaska hasta Isla Cedros, Baja California. Habita en ambientes rocosos desde la zona intermareal hasta 97 m de profundidad, siendo más abundante en las zonas expuestas a corrientes y oleaje del intermareal medio y bajo (Lambert, 2000). Esta especie cuenta con una distribución biogeográfica de tipo rampa norte, presentando las mayores densidades en su límite norte de distribución (Sagarin y Gaines, 2002).

La talla de la estrella ocre por lo general varía entre los 15 y 36 cm de diámetro (Ricketts *et al.*, 1985). Las estrellas de mar alcanzan la madurez sexual alrededor de los 5 años y su longevidad se ha estimado en 34 años (Menge, 1975). El ciclo reproductivo tiene lugar durante la primavera generalmente entre los meses de febrero a junio y su amplitud depende principalmente de la latitud (Menge, 1975; Feder, 1980). En Baja California, el desove acontece en los meses de febrero y marzo (Romero-Hernández, 2007).

El estadio larval tiene una duración prolongada de entre 76 y 228 días (Strathmann, 1978). El desarrollo embrionario y la alimentación de las larvas se han estudiado a detalle (Strathmann, 1978; Lowe y Wray, 2000); sin embargo, se sabe muy poco sobre la vida de los juveniles después del asentamiento. Sewell y Watson (1993), han reportado que los juveniles pueden ser encontrados en oquedades y bajo las rocas.

Esta especie tiene hábitos alimenticios generalistas siendo su presa predilecta los mejillones *Mytilus californianus* y *M. edulis*, seguidos de *Chlorostoma funebris*, *Nutallina californica* y *Acanthina spirata*, entre otros (Landenberger, 1968). Presenta un comportamiento migratorio del submareal hacia el intermareal, previo a la temporada reproductiva. De acuerdo a Paine (1969), estas migraciones suelen ocurrir en primavera y verano hacia el intermareal medio y los organismos suelen regresar al intermareal bajo en invierno. Estas fluctuaciones en la densidad de la especie han sido observadas en las localidades de Puget Sound, Alaska (Feder, 1980), Washington y Oregon (Mauzey, 1966; Paine, 1974; Menge *et al.*, 1994); sin embargo, esto no se

ha observado en California central (Monterey Bay) en donde, según Feder (1970), la abundancia de estrellas en el intermareal permanece sin fluctuaciones a lo largo del año. Otros autores sugieren que la densidad de las poblaciones de estrella de mar es casi estática y que los organismos se mueven considerablemente a lo largo del tiempo, dependiendo en parte de la abundancia de sus presas (Robles *et al.*, 1995).

Pisaster ochraceus es una especie clave que puede tener un impacto en la estructura de la comunidad desproporcional a su abundancia (Paine, 1969; Power *et al.*, 1996). La importancia de *Pisaster* sobre la estructura de la comunidad se manifiesta a través de la depredación preferencial sobre *Mytilus* (Paine 1966, 1969 y 1974). Los experimentos de remoción de estrellas de mar en el intermareal realizados por Paine (1966 y 1974) permitieron observar la influencia de *Pisaster* en dicho sistema. Tras 5 años de remoción de la estrella de mar, el sistema tuvo un cambio dramático caracterizado por la dominancia de *Mytilus* y la disminución en la riqueza de especies como consecuencia de la falta de espacio, sitios de reclutamiento y disponibilidad de alimento. De este modo, el principal papel de *Pisaster* es el de generar espacios disponibles para las especies competitivamente inferiores.

Blanchette *et al.*, (2005), analizaron la abundancia de estrellas de mar y su relación con la zonación de mejillón durante 11 años en el archipiélago de las Channel Islands en California. Observaron que el incremento en la abundancia de estrellas produjo cambios en la zonación del mejillón, desplazando hacia arriba su límite inferior de distribución; de igual forma, se presentó un incremento en la cantidad de espacios de roca vacíos, sitios potenciales para el reclutamiento de diversas especies.

Otro factor que puede tener efectos importantes en la comunidad es la efectividad de este depredador tope de controlar la abundancia de sus presas (Sanford, 1999); efectividad que puede reducirse en poblaciones explotadas, las cuales se caracterizan por tener individuos pequeños y en bajas densidades.

Los efectos de *P. ochraceus* como depredador tope y especie clave se han abordado extensamente en las comunidades del intermareal rocoso considerando únicamente la importancia de este disturbio natural en la organización de estos ecosistemas (Paine, 1966; Feder, 1970; Menge *et al.*, 1994; Sanford, 1999; Sanford *et al.*, 2003, Menge *et al.*, 2004;

Sanford y Menge, 2007). Sin embargo, son escasos los trabajos que analizan el efecto de los impactos antropogénicos en la estructura de la comunidad al remover especies clave del sistema (Castilla y Durán 1985; Durán y Castilla 1989; Kingsford *et al.*, 1991; Addessi, 1994).

En Baja California, la explotación de *Pisaster ochraceus* comenzó en la década de los 70's y representa una pesquería artesanal importante para la región, ya que genera aproximadamente 200 empleos para 50 familias (Registro de Producción de Pesca-CRIP Ensenada, Noviembre 2003, Diario Oficial 2004). Romero-Hernández (2007), analizó los efectos de la pesca en dos poblaciones de estrella de mar afectadas por diferentes grados de explotación. Encontró que en la zona de menor explotación las poblaciones de estrella tenían mayores tallas, una mayor biomasa y potencial reproductivo.

Son varios los estudios orientados a conocer el rol ecológico de esta especie y su dinámica poblacional en la zona norte (Mauzey, 1966; Sewell y Watson, 1993) y centro de su rango de distribución (Mauzey, 1966; Feder, 1970 Paine, 1974; Menge *et al.*, 1994; Menge *et al.*, 2004); sin embargo, son escasos los estudios que se han realizado para la zona sur, específicamente el área de Baja California (Sagarin y Gaines, 2002; Frontana-Uribe, 2005; Romero-Hernández, 2007), particularmente al sur de su rango de distribución donde la densidad y tallas promedio deben ser menores (Sagarin y Gaines, 2002) debido a que las poblaciones se encuentran expuestas a condiciones máximas de estrés térmico. Aunado a lo anterior, las poblaciones de Baja California son afectadas por la presión antropogénica derivada de la explotación de este recurso con fines de ornato. El efecto de estos factores puede conferir ciertas características particulares a las poblaciones de estrella de mar de Baja California, que podrían mostrar un patrón distinto al observado en las poblaciones del Centro y Norte. Los objetivos de este trabajo son (1) comparar los atributos poblacionales de *Pisaster ochraceus* como densidad, estructura de tallas y proporción de adultos y juveniles de 9 localidades de Baja California y (2) agrupar las localidades que presenten características poblacionales similares.

II.2 MATERIALES Y MÉTODOS

II.2.1 Muestreo en campo

II.2.1.1 Densidad

Para cuantificar la densidad se realizaron conteos directos de las estrellas encontradas dentro de transectos de 2 m de ancho y longitud variable. Para determinar la longitud total de cada transecto se consideró la distancia desde que apareció la primera estrella hasta el límite inferior de cada transecto, el cual fue delimitado por el nivel más bajo de la marea. Para determinar la densidad de estrellas en cada nivel del intermareal, se midió la distancia sobre el transecto en la cual se encontraba cada organismo. En todas las localidades se ubicaron 5 transectos perpendiculares a la costa con excepción de Punta Baja donde solo fueron trazados 4 transectos. Los transectos muestreados corresponden a los descritos en el muestreo de macroinvertebrados móviles del Capítulo I.

II.2.1.2 Estructura de tallas

Para conocer la estructura de tallas de las poblaciones, se seleccionaron al azar por lo menos 100 organismos en cada localidad. En las localidades en donde la densidad fue alta, se midieron la cantidad máxima posible de organismos. Cada estrella se midió *in situ* con una cinta métrica, del centro a la punta del brazo más largo (Feder, 1970).

II.2.2 Análisis estadístico.

Se obtuvieron densidades promedio por transecto y densidades por nivel intermareal: Choro Bajo y Choro Alto. Para determinar las diferencias en las densidades por nivel y entre localidades y temporadas, se empleó un ANDEVA no paramétrico de Kruskal-Wallis *a priori* y contrastes múltiples con la prueba de Mann-Whitney *a posteriori*. Los datos de estructura de tallas fueron graficados en histogramas con intervalos de clase de 1 cm. Se calculó la proporción de adultos y juveniles considerando como organismos adultos aquellos de talla mayor a 9 cm (Romero-Hernández, 2007) y se probaron diferencias espacio temporales mediante pruebas de bondad de ajuste.

II.3 RESULTADOS

II.3.1 Densidad

II.3.1.1 Variación espacial

La localidad con mayor densidad promedio fue Bajamar ($0.67 \pm 0.38 \text{ org. m}^{-2}$), seguida de Punta Baja ($0.32 \pm 0.16 \text{ org. m}^{-2}$), Los Ojitos ($0.18 \pm 0.23 \text{ org. m}^{-2}$), Santo Tomás ($0.18 \pm 0.06 \text{ org. m}^{-2}$) y Eréndira ($0.06 \pm 0.05 \text{ org. m}^{-2}$) (Tabla A.XXII; Fig. 23). La densidad de estrellas en Medio Camino ($0.02 \pm 0.04 \text{ org. m}^{-2}$) y Krutsio fue muy baja ($0.01 \pm 0.02 \text{ org. m}^{-2}$) y en las localidades de Punta Morro y La Esmeralda no se encontró ningún individuo (Tabla A.XXII, Fig. 23). Se encontraron diferencias significativas entre las densidades promedio del nivel Choro Bajo (CB) y Choro Alto (CA) ($p=0.00$) y en todas las localidades la densidad fue mayor en el nivel Choro Bajo (Tabla A.XXII; Fig. 24). La densidad de estrellas en el nivel CA fue de aproximadamente la mitad de la densidad encontrada en el nivel CB, únicamente en Bajamar, Punta Baja y Santo Tomás; en el resto de las localidades la densidad en este nivel del intermareal fue muy baja (Tabla A.XXII, Fig. 24).

II.3.1.2 Variación temporal

Ninguna de las localidades presentó una variación estacional significativa en la densidad (Fig. 24): Bajamar ($H_{\text{cal}}= 3.49$, $H_{\text{crít}0.05, 4 \text{ g.l.}} = 9.48$, $p=0.479$), Eréndira ($H_{\text{cal}}= 4.78$, $H_{\text{crít}0.05, 4 \text{ g.l.}} = 9.48$, $p=0.301$), Punta Baja ($H_{\text{cal}}= 7.75$, $H_{\text{crít}0.05, 4 \text{ g.l.}} = 9.48$, $p=0.101$), y Los Ojitos ($H_{\text{cal}}= 2.91$, $H_{\text{crít}0.05, 3 \text{ g.l.}} = 7.81$, $p=0.406$). De manera general se observó que la densidad del nivel CB incrementó en el invierno en BM, PB y ER (Fig. 23 y 24a-c), mientras que en Los Ojitos el incremento se observó en el verano (Fig. 23 y 24d). Los cambios estacionales en la densidad presentaron algunas diferencias entre el nivel CA y CB. Con excepción del verano, la variación de la densidad de estrella de mar fue similar entre niveles en Bajamar (Fig. 24a). En Punta Baja se observó una tendencia distinta, caracterizada por una relación inversa en la fluctuación de la densidad de ambos niveles en todas las temporadas (Fig. 24c).

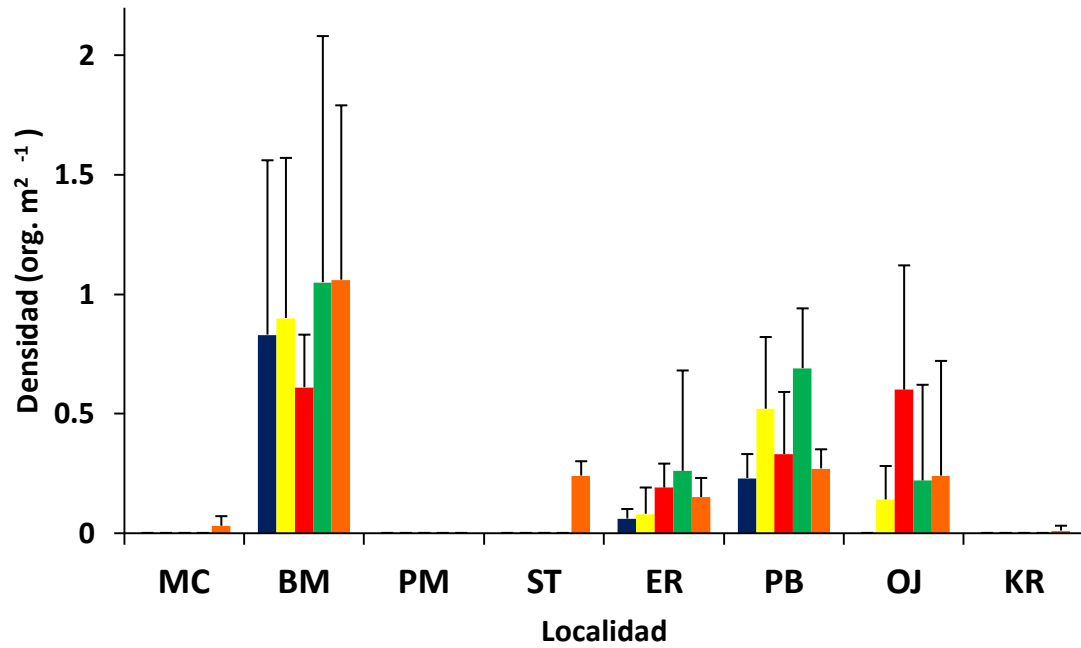


Figura 23. Variación espacio-temporal en la densidad nivel Choro Bajo (+DS) de la estrella de mar *Pisaster ochraceus* de 8 localidades de Baja California. Los colores de las barras corresponden a diferentes temporadas de muestreo: primavera (■), verano (■), otoño (■), invierno (■) y primavera de 2007 (■). Abreviaturas de las localidades cf. Tabla I.

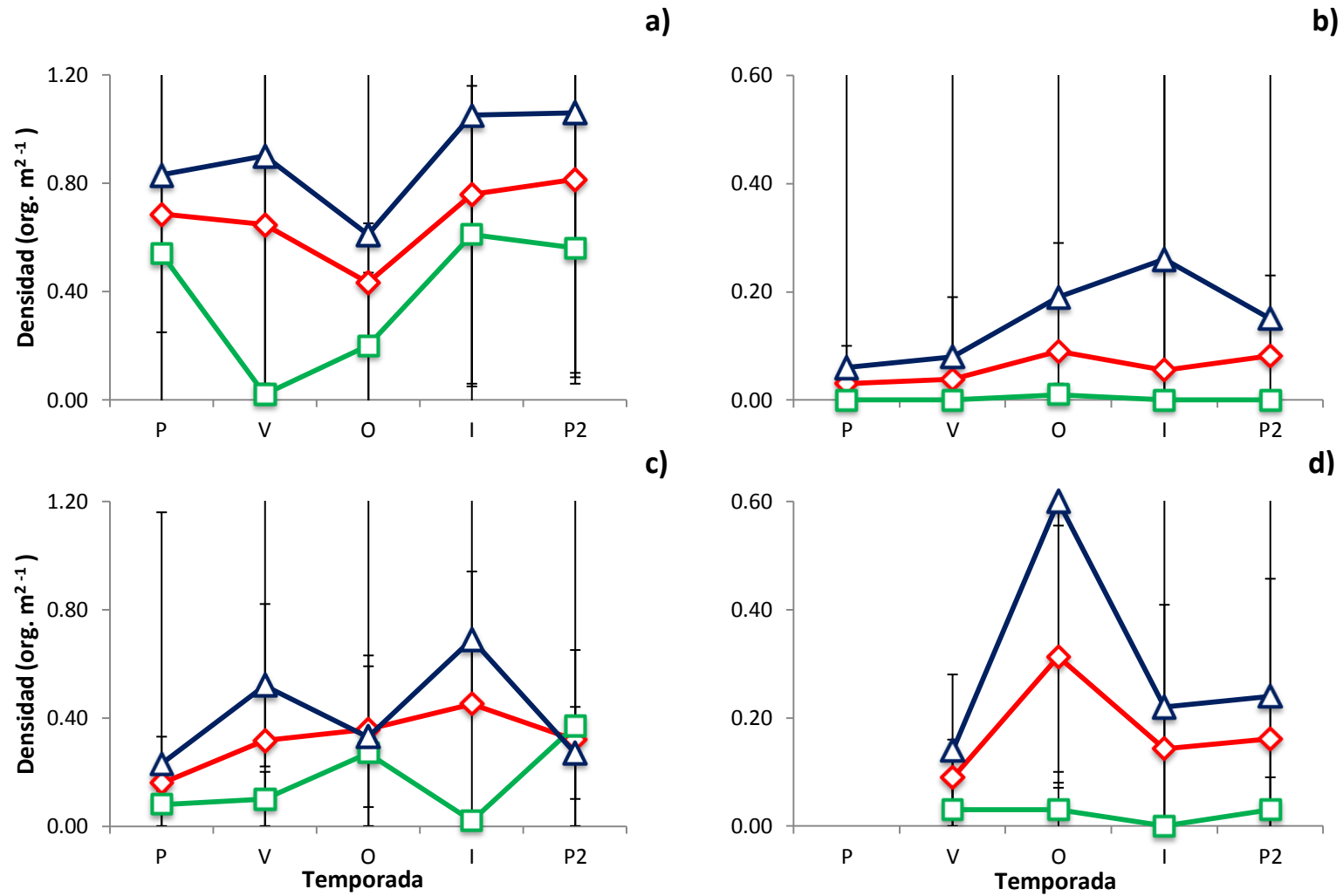


Figura 24. Variación estacional de la densidad promedio \pm DS (\blacklozenge), densidad nivel Choro Alto \pm DS (\blacksquare) y densidad Choro Bajo \pm DS (\blacktriangle) de 4 poblaciones de estrella de mar de Baja California: Bajamar (a), Eréndira (b), Punta Baja (c) y Los Ojitos (d). Note la diferencia de escala. P = Primavera, V= Verano, O= Otoño, I= Invierno, P2= Primavera 2007.

II.3.2 Estructura de tallas.

La localidad de Eréndira presentó las estrellas adultas de mayor longitud promedio y los juveniles de menor longitud promedio ($L_A = 17.64 \pm 3.35$ cm; $L_J = 3.78 \pm 2.18$ cm; Fig. 25, Tabla XIV). Otras localidades con adultos de gran tamaño fueron Punta Baja y Los Ojitos (Fig. 25, Tabla XIV). Bajamar y Santo Tomás tuvieron tallas de adulto promedio similares (ST $L_A = 12.69 \pm 1.75$ cm y BM $L_A = 12.6 \pm 2.51$ cm). Los juveniles de mayor talla promedio se localizaron en la población de Los Ojitos ($L_J = 8.5 \pm$ cm); Eréndira y Santo Tomás fueron las localidades con juveniles de menor talla (ST $L_J = 4.2 \pm 1.78$ cm; Fig. 25). El resto de las localidades presentó estrellas juveniles con talla promedio entre los 5-6 cm.

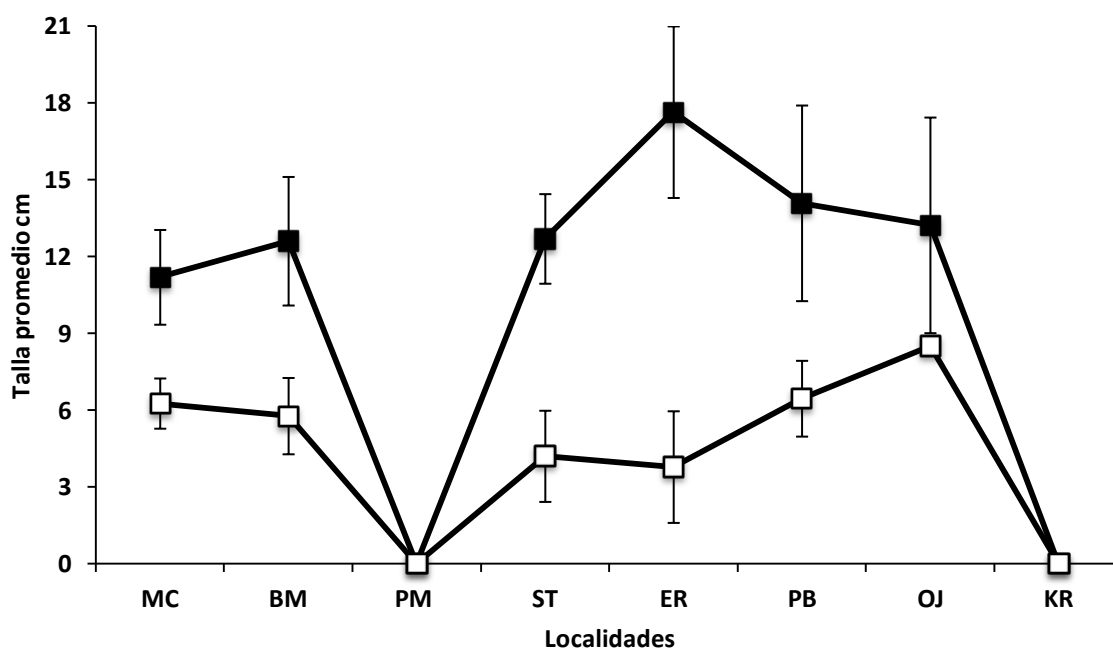


Figura 25. Variación latitudinal de la talla promedio \pm DS (cm) de adultos (■) y juveniles (□) de 8 poblaciones de *Pisaster ochraceus* de Baja California.

La población de Bajamar se caracterizó por tener dos modas en la estructura de tallas (Fig. 26a). La primera moda representada por estrellas de 7-9 cm y la segunda moda por estrellas desde 11 hasta 16 cm. La población de Punta Baja presentó tallas similares a las de Bajamar en la primera moda; sin embargo, la segunda moda estuvo representada por estrellas más grandes (17-21 cm) (Fig. 26b). La población de Eréndira también tuvo una estructura de tallas bimodal: la primer moda fue similar a la de Bajamar y Punta Baja, mientras que la segunda moda se caracterizó por estrellas muy grandes (20-22 cm) (Fig. 26c), las cuales fueron de mayor tamaño que las de Bajamar y Punta Baja aunque en menor frecuencia (Fig. 26b).

La estructura de tallas de la localidad de Los Ojitos estuvo representada por estrellas de tamaño intermedio (10 cm), así como de juveniles de 6-8 cm. También hubo presencia de estrellas grandes, aunque la frecuencia de estrellas mayores a 16 cm fue muy baja (Fig. 27c). La presencia de reclutas (1-5 cm) solo se observó en las localidades de Eréndira (Fig. 26c) y Santo Tomás (3-5 cm) (Fig. 27b). En esta última localidad, las estrellas adultas mayores a 9cm fueron poco frecuentes. En la población de estrellas de Medio Camino no se observó una estructura de tallas definida y se caracterizó por la ausencia de un grupo de tallas dominante (Fig. 27a).

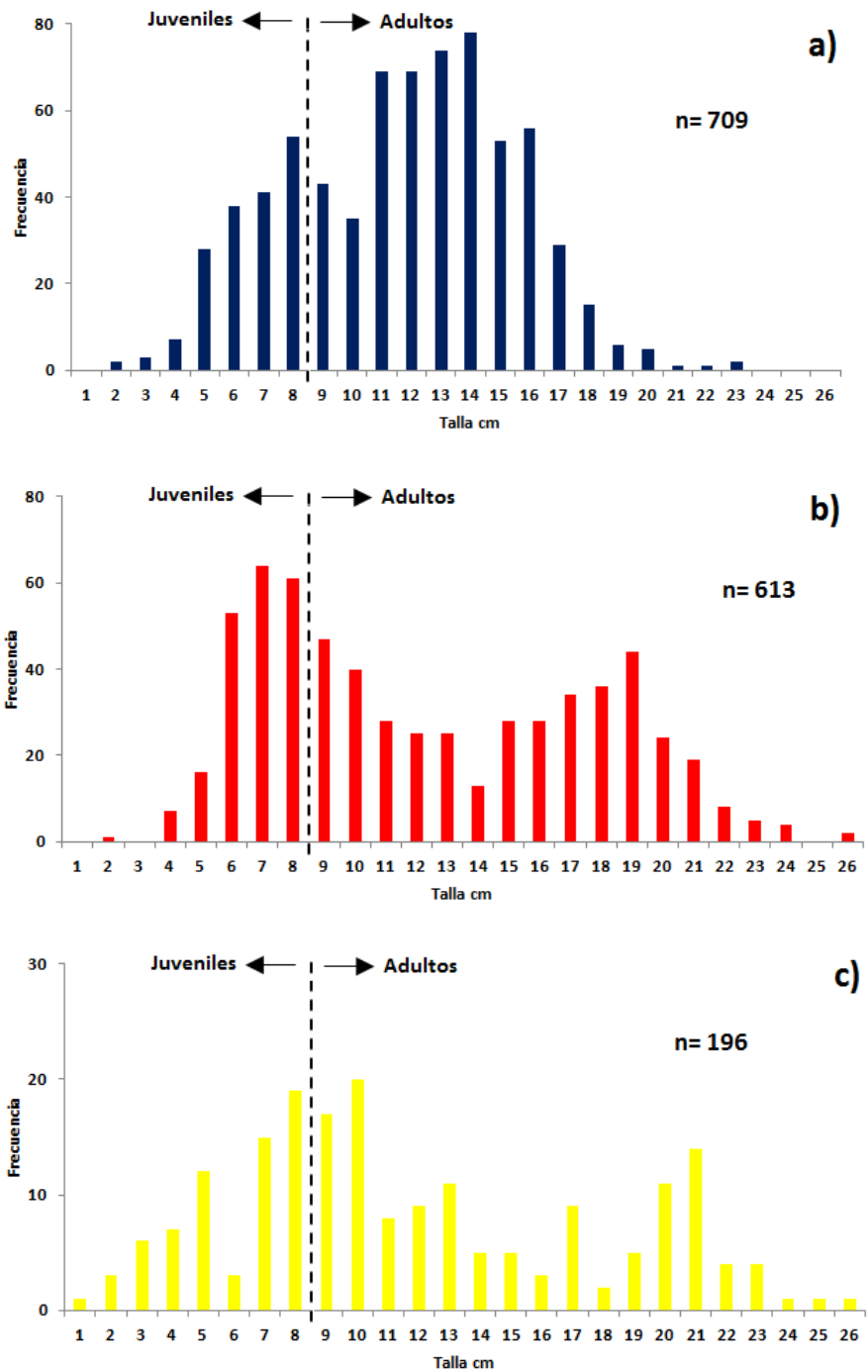


Figura 26. Estructura de tallas de las poblaciones de estrella de mar de las localidades Bajamar (a), Punta Baja (b) y Eréndira (c) durante la temporada de estudio. Nótese la diferencia de escala en la tercer gráfica.

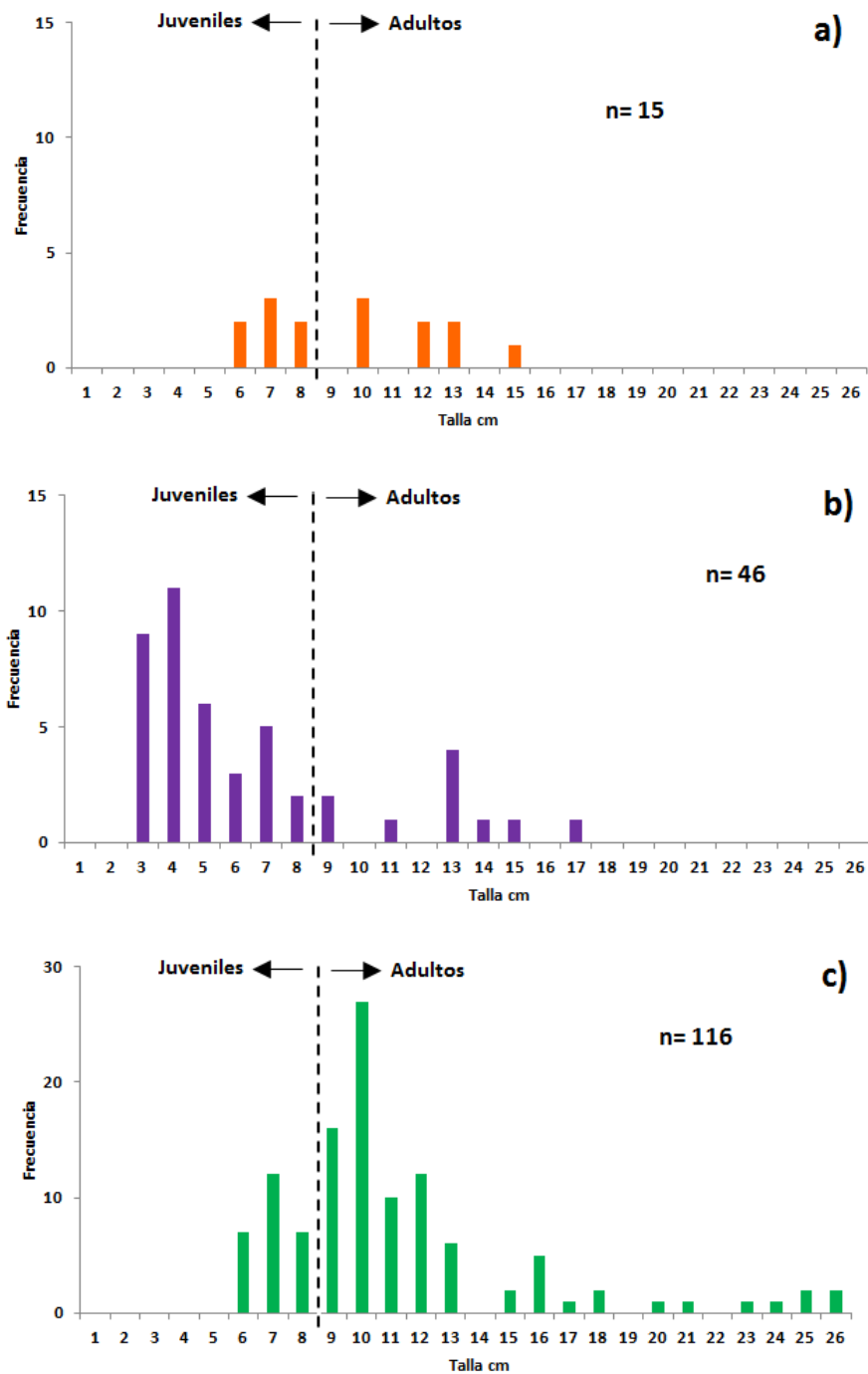


Figura 27. Estructura de tallas de las poblaciones de estrella de mar de las localidades Medio Camino (a), Santo Tomás (b) y Los Ojitos (c) durante la temporada de estudio. Nótese la diferencia de escala en la tercer gráfica.

Tabla 1. Estructura de tallas cm (\pm DS) de *Pisaster ochraceus* en 8 localidades de Baja California. E= temporada, n_L= número de organismos medidos, L= longitud promedio, M_L= longitud máxima, m_L= longitud mínima, L_A= longitud promedio de adultos, L_J= longitud promedio de juveniles. *P= primavera, V= verano, O= otoño, I= invierno, P2= primavera 2007.

Sitio	*E	n _L	L	M _L	m _L	L _A	L _J
BM	P	90	9.96 (\pm 3.53)	18	2	12.21 (\pm 2.42)	6.44 (\pm 1.59)
	V	129	10.15 (\pm 4.64)	22	3.5	12.55 (\pm 2.47)	6.37 (\pm 1.15)
	O	59	11.62 (\pm 3.52)	19	1.5	12.94 (\pm 2.1)	5.85 (\pm 2.47)
	I	328	12.08 (\pm 3.39)	22	1.6	13.30 (\pm 2.389)	6.86 (\pm 1.73)
	P2	103	8.75 (\pm 3.94)	19	3	12.60 (\pm 2.51)	5.77 (\pm 1.49)
	\bar{x}			10.94 (\pm 3.76)			12.96 (\pm 2.41)
ER	P	5	6.5 (\pm 4.26)	13.5	3	13.50	4.75 (\pm 1.94)
	V	118	11.74 (\pm 5.14)	25.5	0.5	14.33 (\pm 4.58)	6.94 (\pm 1.46)
	O	21	8.55 (\pm 5.84)	21	1	13.67 (\pm 5.11)	4.72 (\pm 2.36)
	I	25	13.25 (\pm 6.68)	22.4	4	17.66 (\pm 3.53)	5.41 (\pm 1.58)
	P2	27	9.43 (\pm 7.43)	22	1.1	17.64 (\pm 3.35)	3.78 (\pm 2.18)
	\bar{x}			11.18 (\pm 5.969)			14.99 (\pm 4.59)
PB	P	97	13.54 (\pm 4.74)	25	4.2	14.87 (\pm 4.13)	7.32 (\pm 1.15)
	V	150	14.47 (\pm 5.08)	23.3	4.9	16.77 (\pm 3.28)	6.93 (\pm 1)
	O	122	8.96 (\pm 4.47)	20	1.1	13.41 (\pm 3.66)	5.97 (\pm 1.45)
	I	189	10.98 (\pm 7.33)	26.2	3.5	15.40 (\pm 8.24)	6.61 (\pm 1.3)
	P2	55	10.05 (\pm 4.75)	22	3.5	14.08 (\pm 3.82)	6.45 (\pm 1.48)
	\bar{x}			11.76 (\pm 6.05)			15.35 (\pm 5.35)
OJ	V	10	7.45 (\pm 4.6)	20	5	14.50 (\pm 7.78)	5.69 (\pm 0.88)
	O	26	9.49 (\pm 4.1)	23	5.5	11.39 (\pm 4.79)	7.28 (\pm 1.12)
	I	52	10.6 (\pm 4.51)	26.5	5.7	12.46 (\pm 4.7)	7.40 (\pm 1.09)
	P2	28	12.71 (\pm 4.23)	24	8.5	13.22 (\pm 4.21)	8.5
	\bar{x}			10.59 (\pm 4.56)			12.57 (\pm 4.58)
MC	P2	15	8.89 (\pm 3.7)	14.5	5.0	11.19 (\pm 1.85)	6.26 (\pm 0.98)
PM	P2	1	17.0	17.0	17.0	17.00	-
ST	P2	46	5.67 (\pm 2.93)	16.0	2.0	12.69 (\pm 1.75)	4.20 (\pm 1.78)
KR	P2	1	13.5	13.5	13.5	13.50	-

II.3.3 Proporción de adultos y juveniles

Las poblaciones de Bajamar (BM), Punta Baja (PB) y Los Ojitos (OJ) estuvieron representadas por adultos, mientras que en Eréndira (ER) y Medio Camino (MC) la proporción fue cercana a 1:1. Santo Tomás fue la única localidad dominada enteramente por juveniles (Tabla XV). No fue posible calcular la proporción de adultos en las localidades de Punta Morro y Krutsio debido a que solo se registró la presencia de un organismo en cada una (Tabla XIV). En la localidad de la Esmeralda no se encontró ningún organismo. Bajamar estuvo dominada por adultos con una proporción promedio de 2.52 ± 1.69 durante toda la temporada de estudio a excepción de la primavera de 2007 donde no se encontró dominancia de algún grupo de edad ($\chi^2_{\text{calc}} = 1.44$, $\chi^2_{\text{crít}0.05,1 \text{ g.l.}} = 3.84146$); sin embargo, se observó un incremento del triple en la proporción de organismos adultos en el otoño e invierno respecto a las demás estaciones del año. Las proporciones promedio de adultos por juvenil para BM y PB fueron de 2.52 ± 1.69 , 2.11 ± 1.8 , mientras que las proporciones de adultos por juvenil en ER y OJ fueron del orden de 1.06 ± 0.7 , 2.87 ± 3.69 . En Punta Baja los adultos dominaron durante la primavera y el verano, mientras que la fracción de juveniles lo hizo durante el otoño y ningún grupo en particular en el invierno y primavera de 2007. La localidad de ER registró mayor cantidad de juveniles en la primavera (Tabla XV).

Tabla XV. Proporción de estrellas de mar adultas por juvenil en las localidades de estudio.

E	BM	ER	PB	OJ	MC	PM	ST	KR
<i>P</i>	1.57	0.25	4.71					
<i>V</i>	1.58	1.81	3.29	0.25				
<i>O</i>	4.36	0.75	0.67	1.17				
<i>I</i>	4.29	1.78	0.99	1.74				
<i>P2</i>	0.78	0.69	0.9	8.33	1.14		0.21	
\bar{x}	2.52 ± 1.69	1.06 ± 0.70	2.11 ± 1.80	2.87 ± 3.69				

II.4 DISCUSIÓN

La densidad promedio de las poblaciones de estrella de mar de Baja California fue menor a las densidades reportadas en varias localidades de Norteamérica. Sin embargo, todas las poblaciones de estrella de mar de Norteamérica presentaron en común una tendencia de alta variación espacial en la densidad.

Menge *et al.*, (2004), analizaron las fluctuaciones de la densidad de 14 poblaciones de estrella de mar expuestas a 3 diferentes regímenes de surgencias costeras de los estados de Oregon y California, EUA. Los resultados mostraron una alta variación en la densidad de las poblaciones estudiadas en los diferentes regímenes de surgencias. Por ejemplo, los 6 sitios del norte (surgencias intermitentes) y los 5 del centro (surgencias persistentes) tuvieron una densidad variable dentro del intervalo 0.0 - 7.6 org. m²⁻¹, mientras que en los 3 sitios con surgencias débiles (sur) la densidad varió entre 0.0 - 0.8 org. m²⁻¹.

A pesar de las fluctuaciones observadas, se ha propuesto que de forma latitudinal, la densidad tiende a aumentar en las poblaciones ubicadas en el límite norte de su rango de distribución. Este tipo de distribución se le conoce como “rampa norte” (Sagarin y Gaines, 2002). Sin embargo, al tratar de analizar la variación espacial de la densidad, se tiene que tener en cuenta la diferencia de escalas en los análisis a comparar. En el caso de Menge *et al.*, (2004), los autores pudieron identificar una tendencia similar a la “rampa norte” debido a que agruparon los sitios en tres regiones: Norte (2.31 ± 0.25 org m²⁻¹), Centro (2.10 ± 0.24 org m²⁻¹) y Sur (0.16 ± 0.07 org m²⁻¹). Si tratáramos de buscar esta tendencia latitudinal decreciente en la densidad a una escala menor, por ejemplo, en el área de estudio de este trabajo (~ 500 - 600 km), los resultados no muestran la misma tendencia, puesto que se encontró una alta similitud en la densidad entre localidades no contiguas, tal es el caso de las localidades extremo Medio Camino y Krutsio; o localidades pertenecientes a distintas regiones como es el caso de Eréndira (Región Norte) y Los Ojitos (Región Sur); Bajamar (Norte) y Punta Baja (Centro). Es relevante mencionar que las poblaciones de estrella de mar en Norteamérica no están sujetas a la explotación pesquera, por lo que podría considerarse que la dinámica poblacional observada representa la respuesta a únicamente disturbios naturales; en contraste, las poblaciones de

estrella de mar de Baja California son explotadas comercialmente por lo que los patrones encontrados pueden ser el resultado de la combinación de disturbios naturales y antropogénicos. Bajamar y Punta Baja presentaron los valores promedio de densidad más altos en ambos niveles del intermareal. En comparación a los resultados reportados por Feder (1970) para la zona de Monterey Bay, California, Bajamar registró un valor de densidad promedio mayor ($\bar{x} = 0.89 \text{ org. m}^{-2}$) que los valores de dos de las tres zonas estudiadas en Monterey Bay (0.73 org. m^{-2} y 0.56 org. m^{-2}). Punta Baja solo presentó valores similares durante el verano y el invierno.

Las poblaciones de estrella de mar de Oregon y Washington se caracterizan por presentar densidades altas asociadas a migraciones alimenticias estacionales. En las costas de Washington, Paine (1974) observó durante 5 años tales variaciones, notando altas densidades de estrella de mar en los meses de verano con valores promedio de entre 3 a 5 org. m^{-2} ; mientras que en el invierno los valores se reducían hasta 0.7 a 2 org. m^{-2} .

En la costa de Oregon fueron observados comportamientos similares en las variaciones estacionales de *Pisaster*. De acuerdo a Sanford y Menge (2007), la densidad promedio en la temporada de mayo a septiembre fue de $4.77 \pm 0.16 \text{ ind. m}^{-2}$, mientras que de noviembre a marzo la densidad disminuyó a $1.11 \pm 0.06 \text{ ind. m}^{-2}$.

Al comparar estos valores con los obtenidos en las poblaciones de estrella de mar de Baja California, se puede notar que solo Bajamar presenta densidades similares a las poblaciones de *Pisaster* de la provincia Oregoniana durante la temporada invernal. Esto es interesante ya que la localidad de Bajamar a diferencia del resto de las localidades de Baja California, puede considerarse como una zona altamente conservada y de cierta manera “protegida” ya que está ubicada en un área de difícil acceso. Las características poblacionales (altas densidades y estructura de tallas) de Bajamar la distinguen del resto de las localidades y es probablemente la única localidad de este estudio en donde el efecto de la pesca es mínimo. Esto nos conduce a suponer que los atributos poblacionales del resto de las localidades del Norte y Centro estarán reflejando más la influencia de disturbios antropogénicos (como la pesca) que la de disturbios naturales.

Según Robles *et al.*, (1995) existen agregaciones de estrella de mar en el intermareal que se restringen a sitios delimitados (entre otros factores) por eventos de reclutamiento masivo de mejillón (*Mytilus sp.*). En estos casos particulares, el muestreo de transectos por banda perpendicular a la costa (empleado en este trabajo) podría no tocar esas zonas puntuales de agregación, mismas que probablemente pudieran ser detectadas al utilizarse transectos paralelos a la costa, con cuadrantes aleatorios ubicados de manera estratificada en ambos niveles del intermareal, tal y como se empleó en Menge *et al.*, (2004), Sanford y Menge (2007) ó en Smith (2010). Los primeros autores ubicaron cuadrantes rectangulares permanentes dentro del nivel intermareal; mientras que Smith (2010) ubicó cuadrantes contiguos unidos por el vértice superior de uno y el vértice inferior de otro a manera de tablero de ajedrez. Será necesario analizar con mayor detenimiento el método de muestreo empleado para reducir al mínimo la posible fuente de variación que aporta a los resultados. Un ejemplo de esto es la comparación de los valores de densidad máxima de Bajamar presentados en este estudio y los reportados por Romero-Hernández (2007) en un estudio similar. Esta autora, empleó 16 cuadrantes de 50 m² que fueron ubicados en toda la zona; como resultado, pudo identificar regiones dentro de esa localidad con altas densidades (1.64 – 4.66 org. m²⁻¹).

En relación a la estructura de tallas fue notable la talla promedio de los adultos de la población de Punta Baja (15.35 ± 5.35 cm) y Eréndira (14.99± 4.59 cm). Existen ciertos factores que influyen el tamaño alcanzado por las estrellas de mar entre ellos: (a) disponibilidad y calidad del alimento (Feder, 1970; Paine, 1976; Robles *et al.*, 1995), (b) el abastecimiento larval (Sewell y Watson, 2003), (c) las condiciones particulares de cada zona en cuanto a temperatura (Sanford, 1999) y exposición al oleaje (Feder, 1970); (d) patrones conductuales y biológicos de la especie misma (Mauzey, 1966; Feder 1970; Sanford, 1999; Sanford y Menge, 2007) y (e) efecto de la presión antropogénica, específicamente la pesca (Romero-Hernández, 2007).

Según Mauzey (1966), las estrellas de mar presentan un crecimiento acelerado hasta alcanzar la madurez reproductiva (peso cercano a los 150 g de peso húmedo); una vez alcanzada esta etapa, la ganancia en peso o talla en estrellas mayores es escasa o nula, ya que la energía obtenida por la alimentación es destinada para la producción de gametos. Este autor también indica la presencia de estrellas de mayor tamaño en aquellos sitios donde existe un gran abastecimiento de presas, tal y como podría estar sucediendo en Punta Baja, Eréndira y los

Ojitos. Peña-Mejía (2011), reporta que Eréndira y Los Ojitos son zonas importantes de reclutamiento de mejillón, el alimento predilecto de la estrella de mar.

En las localidades de Bajamar, Punta Baja, Eréndira y Los Ojitos se observó una relación inversa entre talla-densidad, encontrándose estrellas con una talla promedio mayor en las localidades en donde la densidad fue baja. Esta relación ha sido observada por otros autores (Mauzey, 1966; Feder, 1970; Pearse *et al.*, 2009) y se ha relacionado con distintos factores, entre ellos la abundancia de las presas. Paine (1976), sugirió que el crecimiento indeterminado de *Pisaster* le permite ajustar la talla a su densidad, así como a la disponibilidad de presas de cada sitio. Robles *et al.*, (1995) infirieron que las variaciones en la densidad y en la relación talla-densidad surgen de interacciones agonísticas intraespecíficas, permitiendo que con la regulación de las poblaciones de estrellas a bajas densidades, se garantice el abastecimiento de alimento para todos los individuos. Esta relación inversa entre densidad y talla también ha sido observada en otras especies de equinodermos tal y como sucede con los erizos *Diadema antillarum* (Levitan, 1988), *Diadema mexicana* (Benítez-Villalobos *et al.*, 2008) y las estrella de mar *Oreaster reticulatus* (Guzmán y Guevara, 2002).

Otro aspecto no observado en este estudio fue la variación estacional en la densidad de *Pisaster ochraceus*. De acuerdo a Mauzey, (1966), Paine (1969 y 1974), Menge *et al.*, (1994) y Sanford y Menge, (2007) la migración de *Pisaster* hacia niveles superiores del intermareal tiene lugar durante la primavera y el verano en Washington y Oregon; esta incursión de organismos se refleja en un aumento de la densidad promedio en esas temporadas del año. Contrario a lo observado en Washington y Oregon, en California Central no se han observado variaciones en la densidad de *Pisaster* (Feder, 1970), debido a las condiciones bióticas y abióticas a las que están expuestas las poblaciones sureñas, entre ellas la presencia de presas durante todo el año y un estrés térmico menor; comparado con las condiciones prevalecientes en las localidades del Norte.

La variación significativa de la densidad en el invierno en la localidad de Bajamar, puede tratarse de un evento aislado; sin embargo, es probable que pudiera corresponder a una agregación alimentaria. Romero-Hernández (2007) describió un fenómeno similar en esta

localidad, caracterizado por un incremento del 200% en la densidad de estrellas en el invierno (respecto a la primavera), con un predominio de organismos adultos.

Las agregaciones de estrellas que representan los picos estacionales de densidad, corresponden a organismos que se encuentran alimentándose previo a la temporada reproductiva (Feder, 1980); esto les permite incrementar la masa gonadal y con ello el potencial reproductivo (Mauzey, 1966). Según datos de Romero-Hernández (2007), la temporada reproductiva en Baja California inicia en febrero-marzo. A su vez, esta temporada reproductiva acontece en fechas posteriores conforme las poblaciones se ubiquen más al norte dentro del rango de distribución de la especie; por lo tanto, en caso de existir un comportamiento migratorio en Baja California, ocurriría desfasado con respecto a otras poblaciones de EUA. La variación estacional observada en el invierno en Bajamar podría tratarse de una “migración” alimenticia pre-reproductiva.

Se ha documentado que el disturbio antropogénico puede afectar los atributos poblacionales de la estrella de mar. Smith (2010), estudió la relación entre distintos factores (ecológicos, abióticos y antropogénicos) y la abundancia y estructura de tallas de poblaciones de estrella de mar en British Columbia, Canadá; encontrando que las zonas con mayor disturbio antropogénico presentaban las poblaciones de estrellas con menor abundancia y menores tallas promedio. Esto es consistente con lo observado por Romero-Hernández (2007), quien analizó los efectos de la pesca en las poblaciones de estrella de mar de Bajamar y Punta Piedra, Baja California. Los resultados obtenidos mostraron que en la zona de menor explotación (BM) se encontraron las mayores tallas, biomasa y potencial reproductivo.

Existen evidencias para suponer que el grado de disturbio antropogénico –principalmente la extracción no regulada, poco selectiva y prolongada de este recurso– podría estar influenciando en mayor medida a las poblaciones del norte y centro. Este efecto se puede deber a dos factores: (1) los centros urbanos de mayor magnitud están ubicados en la zona norte y por lo tanto hay más acceso al intermareal y (2) no existen registros oficiales de actividad pesquera en la región sur. Ortuño-Manzanarez (2010), indica que el volumen de captura de la estrella de mar en Baja California está alrededor de 50 ton por año. De acuerdo al mismo autor, la explotación pesquera se concentra principalmente en el norte del estado. Esta

actividad es menor en Punta Baja que en las localidades del norte (Eréndira, Santo Tomás y Medio Camino), ya que solo hay un permisionario que trabaja medio año durante las mareas diurnas. Por el contrario, en las localidades del norte del estado operan el resto de los permisionarios (Ortuño-Manzanarez, 2010). El caso documentado más antiguo de extracción de estrella fue realizado por Salas-Garza y Oliva (1983), quienes refieren un periodo de pesca de 6 días en la localidad de Eréndira, donde la captura fue superior a 11 000 individuos.

Dentro de la región norte destaca el caso de la población de estrellas de Bajamar, la cual presentó características similares a las de una población no explotada, ya que se caracterizó por una estructura de tallas estable en donde predominan las tallas medias (50%) y un 25% de ejemplares de edades mayores (Csirke, 1980). Asimismo, es frecuente que se observe una cantidad baja de organismos de tallas pequeñas debido a que la población solo tiene que compensar las pérdidas obtenidas por la mortalidad natural (Csirke, 1980). Este podría ser el caso de la población de Bajamar, en donde la proporción de adultos fue mayor a la de juveniles (2.52 ± 1.69).

Punta Baja y Eréndira son localidades donde existe explotación pesquera, sin embargo sus poblaciones presentaron una estructura de tallas similar a las de poblaciones poco explotadas. Por ejemplo, ambas poblaciones presentaron una estructura de tallas bimodal la cual puede ser el resultado de la extracción no selectiva de este recurso. A pesar de que la estructura de tallas fue bimodal, la densidad de estrellas fue intermedia en Punta Baja y baja en Eréndira, reflejándose un efecto mayor de la explotación en la población de Eréndira. Al comparar la estructura poblacional de ambas localidades se puede notar que la proporción de adultos y juveniles en Eréndira es cercana a uno (1.06), mientras que la población de Punta Baja tiene el doble de adultos por juveniles (2.11). Una alta fracción de juveniles está comúnmente asociada a las poblaciones explotadas. La reducción en la densidad de una población suele tener el efecto de acelerar la tasa de crecimiento poblacional mediante el aumento del número de huevos por desove (Csirke, 1980). Este incremento en la fecundidad se ha observado en poblaciones explotadas de la langosta *Panulirus marginatus* (De Martini *et al.*, 1992), en las especies de peces *Pleuronectes platessa* (Horwood *et al.*, 1986) y *Hoplostethus atlanticus* (Koslow *et al.*, 1995).

Las poblaciones de Santo Tomás y Medio Camino también presentan signos del efecto de la explotación. Se puede considerar que Medio Camino presentó el mayor grado de afectación pues su población no tuvo una estructura de tallas definida y la densidad fue muy baja. En el caso de Santo Tomás, se observó una estructura de tallas unimodal, característico de poblaciones sobreexplotadas (Espinoza *et al.*, 2010). Romero-Hernández (2007) estudió la población explotada de Punta Piedra y encontró una estructura de tallas unimodal, similar a la de Santo Tomás.

En la localidad de Los Ojitos la estructura de tallas fue similar a la de Eréndira; sin embargo, en Los Ojitos la pesca es significativamente menor e incluso podría considerarse nula (Ortuño-Manzanarez, 2010). Esta localidad, ubicada al sur de BC, es cercana a la última localidad (Krutsio) donde se encontró esta especie, aunque la densidad fue muy baja (0.01 org. m^{-2}).

La literatura señala que la estrella de mar se distribuye hasta Isla Cedros (Lambert, 2000) y que la densidad de esta especie decrece latitudinalmente (Sagarin y Gaines, 2002). Es probable que estos factores naturales estén incidiendo sobre las bajas densidades y la estructura de tallas discontinua de las poblaciones de estrella de la Región Sur. Se sabe que en las poblaciones ubicadas en el límite del rango de distribución de la especie pueden presentar mayores variaciones en la talla promedio (Roy y Martin, 2001), así como bajas densidades (Sagarin y Gaines, 2002).

Los resultados de este trabajo muestran que las poblaciones de *Pisaster ochraceus* de Baja California presentan un patrón muy diferente al observado en las poblaciones de California, encontrándose únicamente una localidad, Bajamar, con características similares a las encontradas en poblaciones sin el efecto del disturbio humano (pesca). Es importante denotar que la pesca está prohibida por ley en Estados Unidos y además la zona intermareal está sujeta a protección, monitoreo y un adecuado manejo (Ugoretz y Warrington, 2007). Esto es totalmente contrario a lo que ocurre en México, en donde se ha desarrollado una pesquería sin estrategias de manejo (talla mínima y máxima, temporadas de veda y cuotas de captura) que aseguren el aprovechamiento sustentable de este recurso (Romero-Hernández, 2007). El resto de las localidades de Baja California muestran los efectos de la explotación en diferentes grados, por lo que es urgente que se establezca un plan de manejo para la especie, así como un

plan de monitoreo que permita conocer si las poblaciones que se encuentran más afectadas (Medio Camino, Eréndira y Santo Tomás), muestran signos de recuperación después de el establecimiento de las medidas de manejo pesquero.

El establecimiento de zona de reserva en el intermareal rocoso es común en otros países; sin embargo, en México la conservación de estos ecosistemas es limitada y prácticamente podría considerarse inexistente. Cuatro de las localidades estudiadas (PB, OJ, KR, ESM) se encuentran en la Zona de Influencia Marina del Área de Protección de Flora y Fauna “Valle de los Cirios” y de la Reserva de la Biósfera “Bahía Vizcaíno”; sin embargo, el intermareal no ha sido incluido en los planes de manejo de estas regiones, aún cuando se ha identificado que presta diversos servicios y bienes ambientales a la población, entre ellos, el soporte externo a las pesquerías bentónicas (Escofet *et al.*, 2006). Algunos autores (Lara-Lara *et al.*, 2008), consideran que la información que existe sobre la zona costera no ha sido sistemática y generalmente se ha orientado a resolver problemáticas locales. Adicionalmente sugieren una aproximación interdisciplinaria que permita realizar acciones de conservación y manejo más concretas, que consideren la influencia de los factores antropogénicos. Dado que el ecosistema intermareal es importante por su alta diversidad y por la cantidad de bienes y servicios ambientales que brinda a las poblaciones humanas, es imperante que sean establecidas zonas de protección en Baja California. Estas zonas permitirán la recuperación de especies clave (p.ej. *Pisaster ochraceus*), importantes para regular el funcionamiento de estos ecosistemas.

CAPÍTULO III

CONCLUSIONES GENERALES

III CONCLUSIONES GENERALES

La información presentada a lo largo de este documento sugiere que la comunidad de macroinvertebrados móviles presenta características particulares en cada localidad (ver Capítulo I). En el Capítulo II se encontró que las características poblacionales de la estrella de mar fueron únicas en Bajamar y Punta Baja pero similares en algunas localidades como Eréndira y Los Ojitos; y Santo Tomás y Medio Camino. Estas diferencias y similitudes sugieren que la estructura comunitaria de cada localidad estaría siendo regulada de diferentes maneras, en donde la importancia de *Pisaster* como especie clave pudiera ser reemplazada por otras especies que cumplen un rol similar. La generación de hipótesis que ayuden a comprender los patrones ecológicos observados es el siguiente paso de los estudios descriptivos (Underwood *et al.*, 2000). A partir de las observaciones realizadas, nos hemos formulado algunas hipótesis que podrían ilustrar empíricamente la dinámica comunitaria en cada localidad. Fundamentados en el análisis de la información presentada en este trabajo y utilizando la información y los modelos de otros autores, se generaron las siguientes ideas:

Bajamar podría considerarse como una localidad “tipo”, similar a las comunidades intermareales templadas de Norteamérica, debido a que cuenta con una alta diversidad de especies y cobertura de mejillón, lo cual coincide con las descripciones de Paine (1974) y Menge y Lubchenco (1981 y sus referencias). Como se mencionó anteriormente se encuentra protegida, un factor que contribuye a conservar la dinámica natural del sistema.

Observamos altas densidades de *Nucella sp.* solo en la comunidad de Eréndira. Ahí se extraen volúmenes importantes de *Pisaster ochraceus*. Sin embargo, no se observó dominancia de mejillones en el intermareal bajo, una característica asociada a bajas densidades de la estrella de mar (Paine, 1974). Esto sugiere que esta comunidad podría estar regulada por el depredador *Nucella sp.* Sanford *et al.*, (2003) y Sanford y Bertness (2009) han observado el reemplazo del rol de la especie clave (*Pisaster*) por *Nucella sp.* en localidades de California en donde existen bajas abundancias de estrella de mar. Sus resultados también sugieren que *Nucella* es capaz de modificar sus hábitos y preferencias alimenticias en función a las presas disponibles, y debido a

que es una especie de desarrollo directo, es probable que esta adaptación a las condiciones locales puedan ser heredadas de generación a generación (Sanford *et al.*, 2003; Sanford y Worth, 2009).

Punta Baja fue la única localidad con un intermareal fuertemente zonificado; su comunidad registró todas las especies de móviles estudiadas, así como una densidad intermedia de estrellas cuyo tamaño fue mayor que en el resto de las localidades. Por su estructura comunitaria y su localización en una región de constantes e intensas surgencias costeras, autores como Blanchette *et al.*, (2008) la han catalogado como similar a las comunidades de la provincia biogeográfica Oregoniana. De este modo, sus diferencias con el resto de las localidades parecen estar fuertemente influenciadas por la dinámica particular del océano en esta zona.

Krutsio fue una localidad que se caracterizó por la dominancia de los mejillones (~60% de cobertura) (Peña-Mejía, 2011), altas densidades de herbívoros (ej. *Macron lividus*) y una muy escasa densidad de estrellas de mar. Aparentemente, esta comunidad podría estar en un estado alternativo como el descrito por Paine (1974) y Paine y Trimble (2004). No se observaron altas densidades de otros depredadores como *Acanthina sp.*, lo cual podría estar asociado a la dominancia de *Mytilus*, el cual al no tener un agente regulador, se ha extendido por casi todo el intermareal. Esta comunidad presenta similitudes a las comunidades intermareales de la Patagonia Argentina, caracterizadas por monocultivos de mejillón y muy bajas abundancias de depredadores (Bertness *et al.*, 2006; Hidalgo *et al.*, 2007). Tal y como sucede en Argentina, la depredación de la estrella de mar en Krutsio puede no ser suficiente para limitar la expansión de los mejillones en el intermareal. En estas comunidades los pocos depredadores suelen habitar entre los mejillones, por lo que un análisis de la comunidad asociada a los bancos de Mitílidos en la localidad de Krutsio proveería de mayor información sobre las interacciones que ocurren en ella.

En la Esmeralda, la localidad donde no hay presencia de estrella, se observó baja cobertura de mejillón y altas densidades de *Acanthina sp.* y otros herbívoros. Esta localidad es la de mayor influencia de corrientes cálidas y está caracterizada por presentar altas densidades de herbívoros y especies tropicales como *Fissurella sp.*, *Lottia gigantea*, *Macron lividus* y

Chlorostoma sp. Por sus características, esta localidad tiene semejanza a las comunidades tropicales, en las cuales el intermareal bajo no está dominado por mejillones (Menge y Lubchenco, 1981) y existe un alto porcentaje de espacio libre generado por el intenso pastoreo y depredación, tal y como podría estar ocurriendo en La Esmeralda, donde observamos altas abundancias de especies pastoreadoras como *L. gigantea*.

Finalmente es interesante resaltar que las diferencias observadas en la estructura comunitaria de macroinvertebrados móviles no permitió sugerir una regionalización de las localidades intermareales de Baja California. La estructura comunitaria observada en cada localidad es el resultado de diversos factores tanto naturales (exposición al oleaje, temperatura, heterogeneidad del hábitat, interacciones biológicas) como antropogénicos (modificación de hábitat, descarga de desechos, extracción selectiva). Para tener un mejor entendimiento de la dinámica intermareal de la región es necesario conocer cómo afectan estos factores al funcionamiento de estas comunidades. El efecto de la extracción de la especie clave del sistema fue evidente en la mayoría de las localidades. Si bien es importante aceptar a los humanos como parte del sistema, es imperante regular la extracción de recursos, así como conocer el efecto de la remoción de especies de diferentes niveles tróficos en la dinámica de estos sistemas.

REFERENCIAS

- Abbot, D.R. y E.C. Haderlie. 1980. Intertidal invertebrates of California. Stanford University Press, E.U.A. 690 pp.
- Addessi, L. 1994. Human disturbance and long-term changes in a rocky intertidal community. *Ecological Applications*. 4(4): 786-797.
- Aguilar-Rosas, L. 1981. Algas rojas (Rhodophyta) de la Bahía Todos Santos, Baja California, México durante el ciclo anual 1978-1979. *Ciencias Marinas* 7(1): 85-101.
- Argote, E. M. L. 1978. Evidencias de surgencias frente a Punta Colonet, Baja California. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, Baja California. 50 pp.
- Bakun, A., y C.S. Nelson. 1977. Climatology of upwelling related processes off Baja California. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 19: 107- 127.
- Barnes, R.S.K. y R.N. Hughes. 1999. An introduction to marine ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford; 269 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. Universidad Autónoma de Baja California. 106 pp.
- Benedetti-Cecchi, L. y F. Cinelli. 1997. Spatial distribution of algae and invertebrates in the rocky intertidal zone of the Strait of Magellan: are patterns general? *Polar Biol* 18: 337-343.
- Benítez-Villalobos, F., M.T. Domínguez y Gómez y R.A. López-Pérez. 2008. Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 56 (3): 255-263.
- Benson, K.R. 2002. The Study of Vertical Zonation on Rocky Intertidal Shores — A Historical Perspective. *Integ. And Comp. Biol.* 42: 776–779.
- Bertness, M.D., C.M. Crain, B.R. Silliman, M.C. Bazterrica, M.V. Reyna, F. Hidalgo y J. Kongo Farina. 2006. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecol Monogr* 76: 439–460.

- Billock, W.L. 2008. Evidence for "Contextual Decision Hierarchies" In the Hermit Crab, *Pagurus samuelis*. Tesis Doctoral, Loma Linda University, 161 pp.
- Blanchette, C.A., D. V. Richards, J.M. Engle, B.R. Broitman y S.D. Gaines. 2005. Regime shifts, community change and population booms of keystone predators at the Channel Islands. *Proceedings of the 6th California Islands Symposium* 6: 435–441.
- Blanchette, C.A., B.R. Broitman y S. D. Gaines. 2006. Intertidal community structure and oceanographic patterns around Santa Cruz Island, CA, USA. *Marine Biology* 149: 689–701.
- Blanchette C.A., C.M. Miner, P.T. Raimondi, D. Lohse, K.E.K. Heady y B.R. Broitman. 2008. Biogeographical patterns of rocky intertidal communities along the Pacific coast of North America. *J. Biogeogr.* 35: 1593–1607.
- Boaventura, D., P. Ré, L. Cancela da Fonseca y S.J. Hawkins. 2002. Intertidal rocky shore communities of the continental Portuguese coast. Comparative analysis of distribution patterns. *P.S.Z.N. Marine Ecology*, 23: 69–90.
- Branch, G.M. 2007. Limpets. En: *Encyclopedia of Tidepools and Rocky Shores*, M.W. Denny and S.D. Gaines (eds). Berkeley: University of California Press, 321-338 pp.
- Branch, G.M. y C.A. Moreno. 1994. Intertidal and subtidal grazers. En Siegfried W.R. (Ed) *Rocky shores: Exploitation in Chile and South Africa* 103: 75-100. Ecological Studies Edition. Springer-Verlag.
- Briggs, J.C. 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill, New York. 475 pp.
- Broitman, B.R., C.A. Blanchette, B.A. Menge, J. Lubchenco, C. Krenz, M. Foley, P.T. Raimondi, D. Lohse y S.D. Gaines. 2008. Spatial and temporal patterns of invertebrate recruitment along the west coast of The United States. *Ecological Monographs* 78(3): 403-421.
- Bryan, G.W., P.E. Gibbs, L.G. Hummerstone y G.R. Burt. 1986. The decline of the gastropod *Nucella lapillus* around South-West England: evidence for the effect of tributyltin from antifouling paints. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 66: 611-640.
- Bryan, G. W., P.E. Gibbs, G.R. Burt y L.G. Hummerstone. 1987. The effects of tributyltin (TBT) accumulation on adult dogwhelks, *Nucella lapillus*: long-term field and laboratory experiments. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 67:525-544.

- Carr, M. y E. Kearns. 2003. Production regimes in four eastern boundary current systems. *Deep-Sea Res. II.* 50: 3199–3221.
- Castilla, J.C. y L.R. Durán. 1985. Human exclusion from the rocky intertidal zone of Central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos*, 45: 391-399.
- Chappon, C. y L. Seuront. 2011. Variability in the motion behaviour of intertidal gastropods: ecological and evolutionary perspectives. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(1): 237–244.
- Chapman, M.G. 2003. Paucity of mobile species on constructed seawalls: effects of urbanization on biodiversity. *Mar Ecol Prog Ser.* 264: 21–29.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Clarke, K.R. y R.M. Warwick. 1994. Similarity-based testing for community pattern: the 2-way layout with no replication. *Mar. Biol.* 118: 167-176.
- Clarke, K.R. y R.M. Warwick. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, K.R. y Gorley R.N. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 192 pp.
- Colson, I. y R.N. Hughes. 2004. Rapid recovery of genetic diversity of dogwhelk (*Nucella lapillus* L.) populations after local extinction and recolonization contradicts predictions from life-history characteristics. *Molecular Ecology* 13: 2223- 2233.
- Connell, J.H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 3, 169-192.
- Connolly, S. R., B. A. Menge y J. Roughgarden. 2001. A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast Pacific Ocean. *Ecology* 82: 1799–1813.
- Cooper, E.E. 2010. Population biology and reproductive ecology of *Chlorostoma (Tegula) funebris*, and intertidal gastropod. Tesis Doctoral, University of Oregon. Oregon, EUA. 99 pp.
- Cruz-Colín M.E. y L.A. Cupul-Magaña. 1997. Erosion and sediment supply of sea cliffs of Todos Santos Bay, Baja California from 1970 to 1991. *Ciencias Marinas* 23(3): 303-315.
- Cruz-Mota, J.J. 2007. Spatial analysis of intertidal tropical assemblages associated with rocky shores in Venezuela. *Ciencias Marinas* 33(2): 133-148.

- Csirke, S. 1980. Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. FAO. Doc Tec. Pesca 192: 82 p.
- Davidson, I.C., A.C. Crook y D.K.A. Bartness. 2004a. Quantifying Spatial Patterns of Intertidal Biodiversity: Is Movement Important? *Marine Ecology*. 25 (1): 15–34.
- Davidson, I.C., A.C. Crook y D.K.A. Bartness. 2004b. Macrobenthic migration and its influence on the intertidal diversity dynamics of a meso-tidal system. *Marine Biology* 145: 833-842.
- Davies M. S., M. Edwards y G. A. Williams. 2006. Movement patterns of the limpet *Cellana grata* (Gould) observed over a continuous period through a changing tidal regime. *Marine Biology* 149: 775-789.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monograph* 45: 351-389.
- Dayton, P. K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal Community. *Ecological Monographs* 45:137–159.
- De Martini, E., D. M. Ellis y V. A. Honda. 1993. Comparisons of spiny lobster *Panulirus marginatus* fecundity, egg size, and spawning frequency before and after exploitation. *Fishery Bulletin*. 91:1-7.
- Diario Oficial. 2004. Segunda Sección. 15 de Marzo. Pp 13-14.
- Durán, L.R. y J.C. Castilla. 1989. Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Mar. Biol.* 103: 555-562.
- Durazo, R., A.M. Ramírez-Manguilar, L.E. Miranda y L.A. Soto-Mardones. 2010. Climatología de variables hidrográficas. En: Gaxiola-Castro G, Durazo R (eds.), *Dinámica del Ecosistema Pelágico frente a Baja California, 1997–2007: Diez años de Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California*. Pp. 25–57.
- Eernisse, D.J. 2007. Chitons. En: *Encyclopedia of Tidepools and Rocky Shores*. M.W. Denny and S.D. Gaines (eds.) University of California Press, Berkeley, California. 127-133 pp.
- Eernisse, D.J., R.N. Clark y A. Draeger. 2007. Polyplacophora. En: *Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon*, 4ta. ed. J.T. Carlton (ed). University of California Press, Berkeley, California. 701-713 pp.

- Escofet, A., L. Hernández-Vivanco, S.A. Guzmán del Prío e I. Espejel. 2006. Heterogeneidad espacial en áreas protegidas de Baja California: un análisis orientado al manejo. Cap. 4, pp 121-137. En: Quintanilla-Montoya A.L. (Coordinadora). Construyendo el futuro: visiones para un desarrollo rural sustentable en las comunidades de Baja California. Universidad Autónoma de Baja California (Serie Conmemorativa 50 Aniversario)-Editorial Porrúa, 335 pp.
- Espinosa-Carreón, T.L, P.T. Strub, E. Beier, F. Ocampo-Torres y Gilberto Gaxiola-Castro. 2004. Seasonal and interannual variability of satellite-derived chlorophyll pigment, surface height, and temperature off Baja California. *Journal of Geophysical Research* 109, C03039, doi:10.1029/2003JC002105.
- Espinoza, R., J. Tarazona y J. Laudien. 2010. Características de una población sobreexplotada de concha navaja, *Ensis macha*, en Bahía Independencia, Perú, durante el 2004. *Rev. Peru. Biol.* 17(3): 285-292.
- Fawcett, M.H. 1984. Local and latitudinal variation in predation on an herbivorous marine snail. *Ecology* 65(4): 1214-1230.
- Feder, H.M. 1970. Growth y predation by the ochre sea star *Pisaster ochraceus* (Brandt), in Monterey Bay, California. *Ophelia* 8: 161-185.
- Feder, H.M. 1980. Asteroidea: The sea stars. En *Intertidal Invertebrates of California*, R.H. Morris, D.P. Abbott, y E.C. Haderlie, eds. Stanford University Press. Stanford, CA. 664 pp.
- Fenberg, P.B. y M. M. Rivadeneira. 2011. Range limits and geographic patterns of abundance of the rocky intertidal owl limpet, *Lottia gigantea*. *Journal of Biogeography* 38(12): 2286-2298.
- Frontana-Uribe, S.C. 2005. Filogeografía de *Pisaster ochraceus*, Brandt, 1835 (Echinodermata: Asteroidea) a lo largo de su distribución. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, Baja California. 90 pp.
- García-Pámanes, L. y G. Chee-Barragán. 1976. Ecología de la zona de entremareas de la Bahía de Todos Santos. *Ciencias Marinas* 3(1): 10-29.
- Gibbs, P. E. y G.W. Bryan. 1986. Reproductive failure in populations of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, caused by imposex induced by tributyltin from antifouling paints. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 66:767-777.

- Gierloff-Emden, H.G., G. Koslowski, L. Magaard, E. Mittelstaedt, L.A. Mysak, D. Olbers, W. Rosenthal y W. Zahel. 1986. California Current System. pp. 145-150. En: Landolt-Börnstein: Numerical Data and Functional Relationships in Science and Technology - New Series, Subvolume 3c. Springer-Verlag. 474 pp.
- Griffiths, C.L. y G.M. Branch. 1997. The exploitation of coastal invertebrates and seaweeds in South Africa: historical trends, ecological impacts and implications for management. Transactions of the Royal Society of South Africa 52(1): 121-148.
- Grosberg, R.K. 1982. Intertidal zonation of barnacles: the influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. Ecology 64:894-899.
- Guzmán H.M. y C.A. Guevara. 2002. Annual reproductive cycle, spatial distribution, abundance, and size structure of *Oreaster reticulatus* (Echinodermata: Asteroidea) in Bocas del Toro, Panama. Marine Biology 141: 1077–1084.
- Hamilton, P.V. 1978. Intertidal distribution and long-term movements of *Littorina irrorata* (Mollusca: Gastropoda). Marine Biology 46: 49-58.
- Hastings, P.A. 2000. Biogeography of the tropical eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. Zoological Journal of the Linnean Society 128:319-335.
- Hauky, L.R, E. L. Venrick, C. L. Fey, J.A. McGowan y P.P. Niiler. 1993. The Ensenada Front: 1985. CalCOFI Rep., Vol. 34: 69-88.
- Hidalgo, F. J., B.R. Silliman, M. C. Bazterrica y M. D. Bertness. 2007. Predation on the rocky shores of Patagonia, Argentina. Estuaries and Coasts Vol. 30 (5): 886–894.
- Hondolero, D., B. Konar, K. Iken y H. Chenelot. 2006. Variation in Low Intertidal Communities: Submerged vs. Emerged. The NAGISA World Congress: 29-36.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annu Rev Ecol Syst 4, 1-23.
- Horwood, J. W., Bannister, R. C. A. y G. J. Howlett. 1986. Comparative fecundity of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.). Proceedings of the Royal Society London. B228: 401-431.
- 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.
- Hughes, R.N. y D.J. Roberts. 1980. Reproductive effort of winkles (*Littorina spp.*) with contrasted methods of reproduction. Oecologia (Berl.) 47: 130-136.

- Huston, M.A. 1994. Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge, Cambridge University Press. 681 pp.
- Huston, M.A. 1999. Local processes and regional patterns: Appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- Kido, J.S. y S. N. Murray. 2003. Variation in owl limpet *Lottia gigantea* population structures, growth rates, and gonadal production on southern California rocky shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 257: 111–124.
- Kingsford, M.J., A.J. Underwood y S.J. Kennelly. 1991. Humans as predators on rocky reefs in New South Wales, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 72: 1-14.
- Koslow, J. A., J. Bell, P. Virtues y D. C. Smith. 1995. Fecundity and its variability in orange roughy: effects of population density, condition, egg size, and senescence. *Journal of Fish Biology* 47: 1063-1080.
- Kruskal, J.B. y M. Wish. 1978. Multidimensional scaling. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, number 07-011. Sage Publications, Beverly Hills, California. 1978 pp.
- Lambert, P. 2000. Sea Stars of British Columbia, Southeast. Alaska y Puget Sound. Segunda Edición. Royal British Columbia Museum Handbook. 167 pp.
- Landenberger, D. E. 1968. Studies on selective feeding in the Pacific Starfish *Pisaster* in Southern California. *Ecology*. 49: 1062—1075.
- Lara-Lara, J. R., J.A. Arreola-Lizárraga, L.E. Calderón-Aguilera, V.F. Camacho-Ibar, *et al.* 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. En: Jorge Soberón, Gonzalo Halffter y Jorge Llorente, Editores. "Capital Natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad". Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-970-90-0000-0. Vol. I. pág 114-115.
- Levitan, D.R. 1988. Density-dependent size regulation and negative growth of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi. *Oecologia* 76: 627-629.
- Lewis, J.R. 1964. The ecology of rocky shores. English Universities Press, London.
- Little C. y J.A. Kitching. 1996. The biology of rocky shores. Oxford University Press, 240 pp.
- Littler, M.M., D.R. Martz y D.S. Littler. 1983. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. *Marine Ecology Progress Series* 11: 129-139.

- Loot G., M. Aldana y S. Navarrete. 2005. Effects of human exclusion on parasitism in intertidal food webs of central Chile. *Conservation Biology* 19(1): 203-212.
- Lowe C.J. y Wray G.A. 2000. Rearing larvae of sea urchins and sea stars for developmental studies. En *Developmental Biology Protocols* Vol. I. Press, T.
- Lubchenco, J. 1980. Algal zonation in the New England rocky intertidal community. *Ecology* 61:333-344.
- Marko, P.B. 2004. 'What's larvae got to do with it?' Disparate patterns of post-glacial population structure in two benthic marine gastropods with identical dispersal potential. *Molecular Ecology* 13: 597-611.
- Matías-Carranza, V.A., J.V. Macías-Zamora y J.A. Villaescusa Celaya. 1997. Organotin compounds in marine water and sediments from the port of Ensenada, Baja California, Mexico. *Ciencias Marinas* 23(3): 377-394.
- Mauzey, K.P. 1966. Feeding behavior and reproductive cycles in *Pisaster ochraceus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*. 131: 127-144.
- McQuaid, C.D. y G. M. Branch. 1984. Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of faunal and floral biomass. *Marine Ecology Progress Series* 19: 145-151.
- McGowan J.A., D.B. Chelton y A. Conversi. 1996. Plankton pattern, climate and change in the California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 37: 45- 68.
- Menge, B.A. 1975. Brood or broadcast? The adaptive significance of different reproductive strategies in the two intertidal sea stars *Leptasterias hexactis* and *Pisaster ochraceus*. *Marine Biology* 31:87-100.
- Menge, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46: 355-393.
- Menge, B.A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 146: 69-100.
- Menge, B.A. y J. Lubchenco. 1974. Prey selection and foraging period of the predaceous rocky intertidal snail, *Acanthina punctulata*. *Oecologia* 17(4): 293-316.

- Menge, B.A. y J. Lubchenco. 1981. Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecol. Monogr.*, 51: 424-450.
- Menge, B.A., E.L. Berlow, C.A. Blanchette, S.A. Navarrete y S.B. Yamada. 1994. The keystone species concept: Variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecol. Monogr.*, 64: 249-286.
- Menge, B.A., B.A. Daley, P.A. Wheeler, E. Dalhoff, E. Sanford y P.T. Strub. 1997. Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom up effects on top-down control? *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 94: 14430-14535.
- Menge, B.A. y G.M. Branch. 2001. Rocky Intertidal Communities. En: *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, 550 pp.
- Menge, B. A., J. Lubchenco, M.E. S. Bracken *et al.* 2003. Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 12229–12234.
- Menge, B.A., C. Blanchette, P. Raimondi, T. Freidneburg, S. Gaines, J. Lubchenco, D. Lohse, G. Hudson, M. Foley y J. Pamplin. 2004. Species interaction strength: testing model predictions along an upwelling gradient. *Ecological Monographs*, 74(4): 663–684.
- Millán-Nuñez R. y J. R. Lara-Lara. 1995. Productividad primaria del fitoplancton del pacífico mexicano: un diagnóstico. En: Fernando González Farías y Jorge de la Rosa Vélez, Editores. "Temas de Oceanografía Biológica en México. Vol. II". 288 pp.
- Moreno, C.A., J.P. Sutherland y H.F. Jara. 1984. Man as predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos* 42(2): 155-160.
- Morlon, H., G. Chuyong, R. Condit, S. Hubbell, D. Kenfack, D. Thomas, R. Valencia y J.L. Green. 2008. A general framework for the distance–decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters* 11: 904–917.
- Moser H.G. y P.E. Smith. 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.
- Morris R.H., D. P. Abbott y E.C. Haderlie. 1980. Intertidal invertebrates of California. Stanford University Press. 690 pp.

- Murray S., T. G. Denis, J. S. Kido y J. R. Smith. 1999. Human visitation and the frequency and potential effects of collecting on rocky intertidal populations in Southern California marine reserves. *CalCOFI Rep.* 40: 100-106.
- Nakaoka M., N. Ito, T. Yamamoto, T. Okuda y T. Noda. 2006. Similarity of rocky intertidal assemblages along the Pacific coast of Japan: effects of spatial scales and geographic distance. *Ecol Res.* 21:425–435.
- Navarrete, S.A. 1996. Variable predation: effects of whelks on a mid-intertidal successional community. *Ecological Monographs* 66(3): 301-321.
- Navarrete, S.A., B.A. Menge y B.A. Daley. 2000. Species interactions in intertidal food webs: prey or predation regulation of intermediate predators? *Ecology* 81(8): 2264-2277.
- Nekola, J.C. y P.S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J. Biogeogr.* 26: 867-876.
- Okuda, T., T. Noda, T. Yamamoto, M. Hori y M. Nakaoka. 2010. Contribution of environmental and spatial processes to rocky intertidal metacommunity structure. *Acta Oecologica* 36: 413-422.
- Ortuño-Manzanarez, G. 2011. Pesquería de estrella de mar en la costa occidental de Baja California. *Memorias del XVI Congreso Nacional de Oceanografía*. Ensenada, BC.
- Pacheco-Ruiz, I. 1982. Algas pardas (Phaeophyta) de la costa del Pacífico, entre Bahía Todos Santos y la frontera con Estados Unidos de América. *Ciencias Marinas* 8(1): 64-77.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100: 65-75.
- Paine, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Amer. Naturalist* 103(929): 91-93.
- Paine, R.T. 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology* 52: 1096-1106.
- Paine R.T. 1974 Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15:93–120.
- Paine, R.T. 1976. Size-Limited Predation: An Observational and Experimental Approach with the *Mytilus-Pisaster* Interaction. *Ecology*. 57 (5): 858-873.
- Paine, R.T. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* 355: 73-75.

- Paine, R.T. y A.C. Trimble. 2004. Abrupt community change on a rocky shore – biological mechanisms contributing to the potential formation of an alternative state. *Ecology Letters* 7: 441–445.
- Palmer, A.R. 1990. Effect of crab effluent and scent of damaged conspecifics on feeding, growth, and shell morphology of the Atlantic dogwhelk *Nucella lapillus* (L.). *Hydrobiologia* 193: 155-182.
- Pearse, J.S., K.E. Vicknair, J.B. McClintock, y H.M. Feder. 2009. Long-term population changes in sea stars at three contrasting sites. En *Echinoderms 2006*: Durham. L.G. Harris, S.A. Boetger, C.W. Walker, and M.P. Lesser, eds., *Proceedings of the 12th International Echinoderm Conference, 7-11 August 2006, Durham, New Hampshire, U.S.A.* CRC Press.
- Peña-Mejía, C.E. 2011. Estructura de las comunidades del intermareal rocoso asociadas al mejillón *Mytilus californianus* en la costa oeste de Baja California. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California. 160 pp.
- 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.
- Pérez–Brunius P., M.A. López, Parés–Sierra y J. Pineda. 2007. Comparison of upwelling indices off Baja California derived from three different wind data sources. *CalCOFI Rep.*, 48: 204– 214.
- Pombo, O.A. 1990. Análisis ecológico de la extracción artesanal de invertebrados intermareales en Baja California. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (CICESE), Ensenada, México. 65 pp.
- Pombo, O.A. y A. Escofet. 1996. Effect of exploitation on the limpet *Lottia gigantea*: A field study in Baja California (México) y California (U.S.A.). *Pacific Science* 50 (4): 393-403.
- Power, M.E., D. Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L.S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco y R.T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609-620.
- Ramírez-González, A. 2005. *Ecología aplicada: Diseño y análisis estadístico*. Ed. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia. 325 pp.
- Ramírez-Gutiérrez, S.C. 2005. Asentamiento y dispersión de *Mytilus galloprovincialis* y *Mytilus californianus* en condiciones naturales y de laboratorio. Tesis Doctoral del posgrado en

- Ciencias orientación en Acuicultura. Centro de Investigación Científica y Superior de Ensenada. Ensenada, BC. 133 pp.
- Ramírez-Valdez, J.A. 2009. Ecología y biogeografía de las comunidades de peces del intermareal rocoso en la costa occidental de la Península de Baja California. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma de Baja California. 221 pp.
- Reid, J.L. Jr., G.I. Roden y J.G. Wyllie. 1958. Studies of the California Current System. CalCOFI Progress Rep., 1 July 1957 to 1 January 1958. pp. 27-56.
- Reynoso-Granados, T., P. Monsalvo-Spencer, S.A. Guzmán del Prío y E. Serviere-Zaragoza, 2007. Larval and early juvenile development of the volcano keyhole limpet *Fissurella volcano*. Journal Shellfish Research. 26: 65-70.
- Ricketts, E. F., J. Calvin y H. W. Joel. 1985. Between Pacific Tides. Stanford, CA, Stanford University Press. 650 pp.
- Rittschof, D. 2007. Hermit Crabs. En Encyclopedia of Tidepools and Rocky Shores. Eds. Mark W. Denny and S. D. Gaines, University of California Press. 273-275 pp.
- Robles, C.D., R.A. Sherwood-Stephens y M. Alvarado. 1995. Responses of a key intertidal predator to varying recruitment of its prey. Ecology 76: 565-579.
- Robles, C.A., M.A. Alvarado y R.A. Desharnais. 2001. The shifting balance of littoral predator-prey interaction in regimes of hydrodynamic stress. Oecologia. 128: 142-152.
- Robles, C.A. y R.A. Desharnais. 2002. History and current development of a paradigm of predation in rocky intertidal communities. Ecology. 83(6): 1521-1536.
- Rochette, R. y L.M. Dill. 2000. Mortality, behavior and the effects of predators on the intertidal distribution of littorinid gastropods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 253: 165-191.
- Romero, L. 2003. Comportamiento reproductivo y mutilaciones en el cangrejo de las rocas *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) (Crustacea, Decapoda). Rev. Peru. Biol. 10 (2): 195-202.
- Romero-Hernández, E. 2007. Comparación de la dinámica poblacional de la estrella de mar (*Pisaster ochraceus*) en dos zonas de captura de Baja California expuestas a diferentes intensidades por pesca. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada Baja California. 80 pp.

- Roughgarden J, S. Gaines, y H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241(4872): 1460-1466.
- Roy, K. y K. K. Martien. 2001. Latitudinal distribution of body size in north-eastern Pacific marine bivalves. *J Biogeogr* 28: 485–493.
- Ruíz-Campos, G., S. González-Guzmán, A. Ramírez-Valdez, A. F. González-Acosta, J.L. Castro-Aguirre y J. De La Cruz-Agüero. 2010. Composition, density and biogeographic affinities of the rocky intertidal fishes on the western coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *CalCOFI Rep.*, 51: 1-11.
- Sagarin R.D. y S. Gaines. 2002. Geographical abundance distributions of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to test biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography*, 29: 985–997.
- Sagarin, R.D., R. F. Ambrose, B. J. Becker, J. M. Engle, J. Kido, S. F. Lee, C. M. Miner, S. N. Murray, P. T. Raimondi, D. Richards y C. Roe. 2007. Ecological impacts on the limpet *Lottia gigantea* populations: human pressure over a broad scale on island and mainland intertidal zones. *Marine Biology* 150: 399-413.
- Saier B. 2001. Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea. *Journal of Sea research* 46: 29-42.
- Salas-Garza, A.E. y A. Oliva-de-la-Peña. 1983. Características poblacionales del bivalvo *Mytilus californianus* y algunos aspectos sobre su comunidad en la costa de Eréndira, B.C. Tesis de Licenciatura, ESCM-UABC, 184 pp.
- Sanford, E. 1999. Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science* 283: 2095-2097.
- Sanford, E. 2007. Sea stars. En: *Encyclopedia of Tidepools and Rocky Shores*. Denny, M.W. y S.D. Gaines (eds) University of California Press, Berkeley. Pp 505-509.
- Sanford E., M.S. Roth, G.C. Johns, J.P. Wares y G.N. Somero. 2003. Local Selection and Latitudinal Variation in a Marine Predator-Prey Interaction. *Science*. 300: 1135-1137.
- Sanford E. y B.A. Menge. 2007. Reproductive output and consistency of source populations in the sea star *Pisaster ochraceus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 340: 1-12.
- Sanford, E. y M.D. Bertness. 2009. Latitudinal gradients in species interactions. En: *Marine Macroecology*. Jon D. Witman y Kaustuv Roy Eds. The University of Chicago Press, Chicago EUA. 424 pp.

- Sanford, E. y D.J. Worth. 2009. Genetic differences among populations of a marine snail drive geographic variation in predation. *Ecology* 90: 3108-3118.
- Santamaría-Del-Angel, E., A. Gonzalez-Silvera, R. Millán-Núñez y F. Müller-Karger. 2002. The color signature of the Ensenada Front and its seasonal and interannual variability. *CalCOFI Rep.*, Vol. 43: 155-161.
- Schiel, D.R., J.R. Steinbeck y M.S. Foster, 2004. Ten years of induced ocean warming causes comprehensive changes in marine benthic communities. *Ecology*. 85(7): 1833–1839.
- Seapy, R.R. y M. M. Littler. 1993. Rocky intertidal community structure on Santa Barbara Island and the effects of wave surge on vertical zonation. En: *Third California Islands Symposium: Recent advances in research on the California islands*. F.G. Hochberg (Ed.) Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, CA. pp. 273- 292.
- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación del Estado de Baja California. 2010. Anuario de estadística pesquera y acuícola 2010. 90 pp.
- Segura-Aguilar R. 2008. Análisis socio-ambiental como base para la gestión de la zona intermareal Punta Morro con fines de investigación, educación y uso sustentable. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California. 76 pp.
- Sewell, M.A y J.C. Watson. 1993. A "source" for asteroid larvae?: recruitment of *Pisaster ochraceus*, *Pycnopodia helianthoides* and *Dermasterias imbricate* in Nootka Sound, British Columbia. *Marine Biology* 117: 387-398.
- Sibaja-Cordero, J.A. y J. Cortés. 2008. Vertical zonation of rocky intertidal organisms in a seasonal upwelling area (Eastern Tropical Pacific), Costa Rica. *Int. J. Trop. Biol.* 56 (4): 91-104.
- Sibaja-Cordero, J.A. y J. Cortés. 2010. Comparación temporal de la composición y zonación de organismos en el intermareal rocoso del Parque Nacional Isla del Coco, Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*: 58 (4): 1387-1403.
- Siegfried, W. R., P.A.R. Hockey y A.A. Grove. 1985. Exploitation and conservation of brown mussel stocks by coastal people of Transkei. *Environ. Conserv.* 12: 303-307.
- Smith, R.L., 1968. Upwelling. En: *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*. Vol 6. Londres, Allen and Unwin, pp 11-46.
- Smith, J.R. 2005. Factors affecting geographic patterns and long-term change of mussel abundances (*Mytilus californianus* Conrad) and bed-associated community composition

- along the California coast. Tesis de Doctorado en Filosofía, University of California, Los Angeles, EUA. 274 pp.
- Smith, H.K. 2010. Factors affecting the abundance and size of *Pisaster ochraceus* in the rocky intertidal zone of souther British Columbia. *BioscienceHorizons* 3(2): 179-187.
- Sousa, W.P. 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 49: (3): 227-254.
- Sousa, W.P. 2001. Natural disturbance and the dynamics of marine benthic communities. En: *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, 550 pp.
- Stephenson, T.A. y A. Stephenson. 1949. The universal feature of zonation between tidemarks on rocky coasts. *J. Ecol.* 37:289–305.
- Stephenson, T.A. y A. Stephenson. 1972. *Life between tide marks on rocky shores*. Freeman, San Francisco, California.
- Stimson, J. 1970. Territorial behavior of the owl limpet, *Lottia gigantea*. *Ecology* 51:113–118.
- Strathmann, R. 1978. Length of pelagic period in echinoderms with feeding larvae from the northeast Pacific. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 34: 23-27.
- Strathmann, M.F. 1987. *Reproduction and Development of Marine Invertebrates of the Northern Pacific Coast: Data and Methods for the Study of Eggs, Embryos, and Larvae*. University of Washington Press, Seattle.
- Sverdrup, H.U., M.W. Johnson y R.H. Fleming. 1942. *The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology*. Prentice Hall, New York, 1087 pp.
- Takada, Y. 1999. Influence of shade and number of boulder layers on mobile organisms on a warm temperate boulder shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 189: 171–179.
- Thompson, R.C., M.F. Roberts, T.A. Norton y S.J. Hawkins. 2000. Feast or famine for intertidal grazing mollusks: a mis-match between seasonal variations in grazing intensity and the abundance of microbial resources. *Hydrobiologia* 440: 357-367.
- Thompson, R.C., T. P. Crowe y S. J. Hawkins. 2002. Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation* 29(2): 168- 191.
- Torres-Moye, G. y M.J. Acosta-Ruiz. 1986. Algunas propiedades químicas indicadoras de eventos de surgencias costeras y de la corriente subsuperficial en el área cercana a Punta Colonet, Baja California. *Ciencias Marinas*, 12(3): 10-25.

- Troncoso, J.S. y J.A. Sibaja-Cordero. 2011. Spatial pattern of vertical zonation of rocky shore organisms and the influence of ocean exposure at the Islas Cíes (NW Spain). *Journal of Oceanography and Marine Science* 2(2): 23-31.
- Ugoretz J. y T. Warrington. 2007. Management and Regulation pp 339-341. En: *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. Editado por Denny, M.W y S.D. Gaines. 705 pp. University of California Press. California, EUA.
- Underwood, A.J. 1978. The refutation of critical tidal levels as determinants of intertidal communities on British shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 33: 261-276.
- Underwood, A.J. 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia* 46: 201-213.
- Underwood, A.J. y M.G. Chapman. 1998. Spatial analysis of intertidal assemblages on sheltered rocky shores. *Aust. J. Ecol.*, 23: 138–157.
- Underwood, A.J., M.G. Chapman y S.D. Conell. 2000. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250 (1-2): 97-115.
- Wieters, E.A., S.D. Gaines, S.A. Navarrete, C.A. Blanchette y B.A. Menge. 2008. Scales of Dispersal and the Biogeography of Marine Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist* 171 (3): 405-417.
- Yamada, S.B. 1989. Are direct developers more locally adapted than planktonic developers? *Marine Biology* 103: 403-411.
- Yamada, S.B. y E.G. Boulding. 1996. The role of highly mobile crab predators in the intertidal zonation of their gastropod prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 204: 59-83.

APÉNDICE

Tabla A.I. Resultados del test ANOSIM sobre la similitud en la estructura comunitaria de 5 localidades del intermareal rocoso de Baja California durante el período 2006-2007. R global= 0.969, $p= 0.001$.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número > =Observados
BM, ER	1	0.8	126	126	1
BM, PB	0.994	0.8	126	126	1
BM, OJ	1	0.8	126	126	1
BM, ES	0.804	0.8	126	126	1
ER, PB	1	0.8	126	126	1
ER, OJ	1	0.8	126	126	1
ER, ES	1	0.8	126	126	1
PB, OJ	1	0.8	126	126	1
PB, ES	0.9	0.8	126	126	1
OJ, ES	0.824	0.8	126	126	1

Tabla A.II. Resultados del test ANOSIM sobre la similitud en la estructura comunitaria de 8 localidades del intermareal rocoso de Baja California. Datos de la primavera de 2007. R global= 0.846, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
MC, BM	1	0.8	126	126	1
MC, PM	0.612	0.8	126	126	1
MC, ST	0.612	0.8	126	126	1
MC, ER	0.784	0.8	126	126	1
MC, OJ	1	0.8	126	126	1
MC, KR	0.828	0.8	126	126	1
MC,ESM	1	0.8	126	126	1
BM, PM	0.86	0.8	126	126	1
BM, ST	0.552	1.6	126	126	1
BM, ER	1	0.8	126	126	1
BM, OJ	1	0.8	126	126	1
BM, KR	0.776	0.8	126	126	1
BM, ESM	0.856	0.8	126	126	1
PM, ST	0.396	4	126	126	1
PM, ER	0.956	0.8	126	126	1
PM, OJ	1	0.8	126	126	1
PM, ESM	0.544	0.8	126	126	1
ST, ER	0.732	0.8	126	126	1
ST, OJ	0.944	0.8	126	126	1
ST, KR	0.708	0.8	126	126	1
ST, ESM	0.692	0.8	126	126	1
ER, OJ	1	0.8	126	126	1
ER, KR	0.976	0.8	126	126	1
ER, ESM	1	0.8	126	126	1
OJ, KR	0.904	0.8	126	126	1
OJ, ESM	0.888	0.8	126	126	1
KR, ESM	0.82	0.8	126	126	1

Tabla A.III. Especies de macroinvertebrados móviles que contribuyen a la similitud dentro de cada localidad y a la disimilitud entre localidades según resultados del análisis SIMPER. Los números entre paréntesis indican el porcentaje de contribución de cada especie a la (di)similitud y las letras hacen referencia a la localidad en la cual fueron más abundantes. Los valores en negritas corresponden a los valores de similitud o disimilitud promedio de las comparaciones entre localidades. Datos del 2007.

	MC	BM	PM	ST	ER	OJ	KR	ESM								
MC	<i>Littorina sp.</i> (67.9) <i>Chlorostoma sp.</i> (7.59) Lapas (6.62)	81.61														
BM	<i>Littorina sp.</i> (46.41, MC) Lapas (17.81, BM) <i>Lottia gigantea</i> (6.33, BM) C. ermitaños (5.66, MC) <i>Chlorostoma sp.</i> (5.51, MC)	46.27	<i>Littorina sp.</i> (31.14) Lapas (26.69) <i>Acanthina sp.</i> (9.78) <i>Lottia gigantea</i> (8.49) Quitones (6.71)	88.09												
PM	<i>Littorina sp.</i> (44.4, MC) Lapas (14, PM) <i>Chlorostoma sp.</i> (10.81, PM) C. ermitaños (8.19, MC)	31.74	<i>Littorina sp.</i> (28.69, PM) <i>Chlorostoma sp.</i> (19.47, PM) Lapas (11.89, BM) <i>Lottia gigantea</i> (7.68, BM)	32.22	<i>Littorina sp.</i> (43.01) Lapas (19.1) <i>Chlorostoma sp.</i> (13.77) Quitones (8.15)	76.94										
ST	<i>Littorina sp.</i> (37.87, MC) Lapas (24.75, ST) <i>S. purpuratus</i> (8.8, ST) C. ermitaños (5.41, ST)	35.51	<i>Littorina sp.</i> (30.92, ST) <i>Lottia gigantea</i> (11.26, BM) C. ermitaños (10.45, ST) Lapas (9.26, ST)	30.48	<i>Littorina sp.</i> (27.54, ST) Lapas (15.32, ST) <i>Chlorostoma sp.</i> (11.64, PM) <i>S. purpuratus</i> (10.19, ST)	32.1	<i>Littorina sp.</i> (38.99) Lapas (27.68) C. ermitaños (7.06) <i>Chlorostoma sp.</i> (6.58)	70.65								
ER	<i>Littorina sp.</i> (48.33, ER) Lapas (19.52, ER) <i>Nucella sp.</i> (6.3, ER)	28.26	<i>Littorina sp.</i> (71.32, ER) <i>Lottia gigantea</i> (5.87, BM) <i>Nucella sp.</i> (4.11, ER)	43.77	<i>Littorina sp.</i> (61.87, ER) <i>Chlorostoma sp.</i> (10.16, PM) Lapas (5.41, ER)	40.29	<i>Littorina sp.</i> (61.42, ER) <i>S. purpuratus</i> (6.68, ST) Lapas (6.48, ST)	37.33	<i>Littorina sp.</i> (68.11) Lapas (13.78)	89.35						
OJ	<i>Littorina sp.</i> (36.86, MC) <i>Fissurella sp.</i> (21.57, OJ) Lapas (21.3, OJ) C. ermitaños (4.57, MC)	57.08	<i>Fissurella sp.</i> (42.09, OJ) Lapas (17.21, OJ) <i>Littorina sp.</i> (8.16, BM) <i>Macron lividus</i> (6.98, OJ)	31.4	<i>Fissurella sp.</i> (29.04, OJ) <i>Littorina sp.</i> (20.99, PM) Lapas (19.14, OJ) <i>Chlorostoma sp.</i> (12.3, PM)	44.38	<i>Fissurella sp.</i> (30, OJ) <i>Littorina sp.</i> (21.13, ST) Lapas (9.91, OJ) C. ermitaños (7.46, ST)	43.98	<i>Littorina sp.</i> (53.89, ER) <i>Fissurella sp.</i> (19.47, OJ) Lapas (8.51, OJ) <i>Macron lividus</i> (3.13, OJ)	55.4	Lapas (28.03) <i>Fissurella sp.</i> (26.88) <i>Littorina sp.</i> (19.68) <i>Acanthina sp.</i> (6.85)	87.6				
KR	<i>Littorina sp.</i> (43.32, MC) Lapas (17.56, KR) <i>Chlorostoma sp.</i> (9.1, MC) C. ermitaños (8.54, MC)	35.67	<i>Littorina sp.</i> (30.98, KR) Lapas (11.64, BM) <i>Lottia gigantea</i> (11.39, BM) <i>Fissurella sp.</i> (10.52, KR)	26.18	<i>Littorina sp.</i> (28.2, PM) <i>Chlorostoma sp.</i> (24.25, PM) <i>Fissurella sp.</i> (8.25, KR) Lapas (7.31, KR)	26.86	<i>Littorina sp.</i> (26.31, ST) Lapas (11.4, ST) C. ermitaños (10.83, ST) <i>Fissurella sp.</i> (9.82, KR) <i>S. purpuratus</i> (9.55, ST)	35.31	<i>Littorina sp.</i> (64.59, ER) <i>Fissurella sp.</i> (6.62, KR) <i>Nucella sp.</i> (4.78, ER) Lapas (4.51, KR) <i>Acanthina sp.</i> (3.83, KR)	39.7	<i>Fissurella sp.</i> (33.11, OJ) <i>Littorina sp.</i> (26.21, KR) Lapas (21.44, OJ)	33.6	<i>Littorina sp.</i> (45.95) Lapas (23.09) <i>Acanthina sp.</i> (9.84) <i>Fissurella sp.</i> (8.81)	79.28		
ESM	<i>Littorina sp.</i> (45.61, MC) Lapas (27.27, ESM) <i>Acanthina sp.</i> (6.16, ESM) C. ermitaños (4.26, MC)	29.22	Lapas (25.33, ESM) <i>Littorina sp.</i> (13.68, BM) <i>Chlorostoma sp.</i> (11.16, ESM) <i>Fissurella sp.</i> (9.5, ESM) <i>Lottia gigantea</i> (7.89, BM)	25.89	<i>Littorina sp.</i> (28.21, PM) Lapas (26.68, ESM) <i>Chlorostoma sp.</i> (9.02, PM) <i>Acanthina sp.</i> (7.88, ESM) <i>Fissurella sp.</i> (5.94, ESM)	36	<i>Littorina sp.</i> (28.43, ST) Lapas (15.29, ESM) <i>Acanthina sp.</i> (9.13, ESM) <i>Fissurella sp.</i> (8.79, ESM) <i>S. purpuratus</i> (8.35, ST)	35.94	<i>Littorina sp.</i> (61.26, ER) Lapas (10.71, ESM) <i>Acanthina sp.</i> (5.79, ESM) <i>Fissurella sp.</i> (4.59, ESM) <i>Nucella sp.</i> (3.49, ER)	51.24	<i>Fissurella sp.</i> (39.89, OJ) Lapas (17.67, ESM) <i>Chlorostoma sp.</i> (9.65, ESM) <i>Littorina sp.</i> (8.54, OJ) <i>Acanthina sp.</i> (7.51, ESM)	26.1	<i>Littorina sp.</i> (30.57, KR) Lapas (26.77, ESM) <i>Chlorostoma sp.</i> (11.39, ESM) <i>Acanthina sp.</i> (6.63, ESM) <i>Lottia gigantea</i> (5.01, ESM)	31.51	Lapas (32.94) <i>Littorina sp.</i> (21.4) <i>Acanthina sp.</i> (12.86) <i>Chlorostoma sp.</i> (8.72) <i>Fissurella sp.</i> (7.46)	81.67

Tabla A.IV. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de Medio Camino. R global= 0.417, p= 0.001. Los niveles que fueron similares están resaltados en negritas.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número > = Observados
SA,SB	-0.004	43.9	92378	999	438
SA,CA	0.459	0.1	92378	999	0
SA,CB	0.736	0.1	92378	999	0
SB,CA	0.352	0.1	92378	999	0
SB,CB	0.687	0.1	92378	999	0
CA,CB	0.329	0.1	92378	999	0

Tabla A.V. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de Bajamar. R global= 0.45, p= 0.001. Los niveles que fueron similares están resaltados en negritas.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número > = Observados
SA,SB	0.065	13.5	252047376	999	134
SA,CA	0.519	0.1	252047376	999	0
SA,CB	0.773	0.1	252047376	999	0
SB,CA	0.426	0.1	252047376	999	0
SB,CB	0.771	0.1	252047376	999	0
CA,CB	0.215	0.1	252047376	999	0

Tabla A.VI. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de Punta Morro. R global= 0.643, p= 0.001. Los niveles que fueron similares están resaltados en negritas.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número > = Observados
SA,SB	0.668	1.6	126	126	2
SA,CA	1	0.8	126	126	1
SA,CB	1	0.8	126	126	1
SB,CA	0.104	19	126	126	24
SB,CB	0.356	0.8	126	126	1
CA,CB	0.46	1.6	126	126	2

Tabla A.VII. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de Santo Tomás. R global= 0.354, p= 0.001. Los niveles que fueron similares están resaltados en negritas.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
SA,SB	0.276	10.3	126	126	13
SA,CA	0.36	2.4	126	126	3
SA,CB	0.812	0.8	126	126	1
SB,CA	0.084	31	126	126	39
SB,CB	0.552	1.6	126	126	2
CA,CB	0.136	15.9	126	126	20

Tabla A.VIII. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de Eréndira. R global= 0.703, p= 0.001. Los niveles que fueron similares están resaltados en negritas.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
SA,SB	0.146	2.4	252047376	999	23
SA,CA	0.81	0.1	252047376	999	0
SA,CB	0.987	0.1	252047376	999	0
SB,CA	0.903	0.1	252047376	999	0
SB,CB	0.988	0.1	252047376	999	0
CA,CB	0.479	0.1	252047376	999	0

Tabla A.IX. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de Punta Baja. R global= 0.792, p= 0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
SA,SB	0.815	0.1	1500625	999	0
SA,CA	0.93	0.1	1500625	999	0
SA,CB	0.958	0.1	1500625	999	0
SB,CA	0.763	0.1	1500625	999	0
SB,CB	0.956	0.1	1500625	999	0
CA,CB	0.526	0.1	1500625	999	0

Tabla A.X. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de Los Ojitos. R global= 0.721, p= 0.001. Los niveles que fueron similares están resaltados en negritas.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número > = Observados
SA,SB	0.988	0.8	126	126	1
SA,CA	1	0.8	126	126	1
SA,CB	1	0.8	126	126	1
SB,CA	0.56	1.6	126	126	2
SB,CB	0.788	0.8	126	126	1
CA,CB	0.024	36.5	126	126	46

Tabla A.XI. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de Krutsio. R global= 0.686, p= 0.001. Los niveles que fueron similares están resaltados en negritas.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número > = Observados
SA,SB	0.14	19.8	126	126	25
SA,CA	0.948	0.8	126	126	1
SA,CB	0.948	0.8	126	126	1
SB,CA	0.98	0.8	126	126	1
SB,CB	0.972	0.8	126	126	1
CA,CB	0.12	15.9	126	126	20

Tabla A.XII. Resultados del test ANOSIM de la zonación de las comunidades de macroinvertebrados móviles de la localidad de La Esmeralda. R global= 0.554, p= 0.001. Los niveles que fueron similares están resaltados en negritas.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número > = Observados
SA,SB	0.804	0.8	126	126	1
SA,CA	0.944	0.8	126	126	1
SA,CB	0.956	0.8	126	126	1
SB,CA	0.268	5.6	126	126	7
SB,CB	0.424	0.8	126	126	1
CA,CB	0.076	25.4	126	126	32

Tabla A.XIII. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles del nivel SA-SB, localidad de Bajamar. R global= 0.534, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	0.228	4	126	126	5
1, 3	0.476	0.8	126	126	1
1, 4	0.972	0.8	126	126	1
1, 5	0.62	1.6	126	126	2
2, 3	0.252	4	126	126	5
2, 4	0.74	0.8	126	126	1
2, 5	0.504	1.6	126	126	2
3, 4	0.432	0.8	126	126	1
3, 5	0.628	0.8	126	126	1
4, 5	0.768	0.8	126	126	1

Tabla A.XIV. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles del nivel CA, localidad de Bajamar. R global= 0.261, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	0.148	9.5	126	126	12
1, 3	0.036	35.7	126	126	45
1, 4	0.516	0.8	126	126	1
1, 5	0.544	2.4	126	126	3
2, 3	0.108	15.1	126	126	19
2, 4	0.372	2.4	126	126	3
2, 5	0.432	1.6	126	126	2
3, 4	0.1	14.3	126	126	18
3, 5	0.252	3.2	126	126	4
4, 5	0.356	0.8	126	126	1

Tabla A.XV. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles del nivel SA-SB, localidad de Eréndira. R global= 0.477, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	0.996	0.8	126	126	1
1, 3	1	0.8	126	126	1
1, 4	1	0.8	126	126	1
1, 5	1	0.8	126	126	1
2, 3	0.496	1.6	126	126	2
2, 4	0.06	30.2	126	126	38
2, 5	0.256	6.3	126	126	8
3, 4	0.468	1.6	126	126	2
3, 5	0.65	1.6	126	126	2
4, 5	-0.113	73	126	126	92

Tabla A.XVI. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles del nivel CA, localidad de Eréndira. R global= 0.378, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	0.716	0.8	126	126	1
1, 3	0.772	0.8	126	126	1
1, 4	0.488	2.4	126	126	3
1, 5	0.752	0.8	126	126	1
2, 3	0.132	12.7	126	126	16
2, 4	0.6	0.8	126	126	1
2, 5	0.088	18.3	126	126	23
3, 4	0.316	4	126	126	5
3, 5	-0.192	97.6	126	126	123
4, 5	0.168	15.9	126	126	20

Tabla A.XVII. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles del nivel CB, localidad de Eréndira. R global= 0.606, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	1	0.8	126	126	1
1, 3	1	0.8	126	126	1
1, 4	0.964	0.8	126	126	1
1, 5	0.914	0.8	126	126	1
2, 3	0.064	30.2	126	126	38
2, 4	0.468	0.8	126	126	1
2, 5	0.492	0.8	126	126	1
3, 4	0.348	1.6	126	126	2
3, 5	0.468	0.8	126	126	1
4, 5	-0.042	63.5	126	126	80

Tabla A.XVIII. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles de la localidad de Punta Baja. R global= 0.276, p=0.015.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	0.292	8.6	35	35	3
1, 3	-0.021	60	35	35	21
1, 4	0.313	5.7	35	35	2
2, 3	-0.01	54.3	35	35	19
2, 4	0.802	2.9	35	35	1
3, 4	0.26	8.6	35	35	3

Tabla A.XIX. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles del nivel SB, localidad Los Ojitos. R global= 0.386, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	0.703	3.6	56	56	2
1, 3	0.2	21.4	56	56	12
1, 4	0.444	8.6	35	35	3
1, 5	-0.046	57.1	56	56	32
2, 3	0.16	15.9	126	126	20
2, 4	0.619	0.8	126	126	1
2, 5	0.676	0.8	126	126	1
3, 4	0.125	20.6	126	126	26
3, 5	0.308	4	126	126	5
4, 5	0.475	3.2	126	126	4

Tabla A.XX. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles del nivel SA, localidad La Esmeralda. R global= 0.324, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	0.532	0.8	126	126	1
1, 3	0.452	2.4	126	126	3
1, 4	0.45	2.4	126	126	3
1, 5	0.828	0.8	126	126	1
2, 3	0.152	11.1	126	126	14
2, 4	-0.03	56.3	126	126	71
2, 5	0.108	12.7	126	126	16
3, 4	0.264	4.8	126	126	6
3, 5	0.076	24.6	126	126	31
4, 5	0.496	0.8	126	126	1

Tabla A.XXI. Resultados del test ANOSIM sobre la variación estacional la comunidad de macroinvertebrados móviles del nivel CA-CB, localidad La Esmeralda. R global= 0.478, p=0.001.

Grupos	Estadístico R	Nivel de Significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número >= Observados
1, 2	0.5	0.8	126	126	1
1, 3	0.544	0.8	126	126	1
1, 4	0.62	0.8	126	126	1
1, 5	0.464	0.8	126	126	1
2, 3	0.628	0.8	126	126	1
2, 4	0.712	0.8	126	126	1
2, 5	0.768	0.8	126	126	1
3, 4	0.312	5.6	126	126	7
3, 5	0.504	1.6	126	126	2
4, 5	0.216	10.3	126	126	13

Tabla A.XXII. Densidad promedio por nivel intermareal (organismos m^{-2}) de *Pisaster ochraceus* en 8 localidades de Baja California. E= temporada, D= densidad promedio, D_{CA}= densidad promedio nivel Choro Alto, D_{CB}= densidad promedio nivel Choro Bajo. Los valores de la desviación estándar se encuentran entre paréntesis (\pm DS).

Sitio	*E	D	D _{CA}	D _{CB}
BM	P	0.69 (\pm 0.36)	0.54 (\pm 0.29)	0.83 (\pm 0.73)
	V	0.65 (\pm 0.47)	0.02 (\pm 0.04)	0.9 (\pm 0.67)
	O	0.43 (\pm 0.23)	0.2 (\pm 0.27)	0.61 (\pm 0.22)
	I	0.76 (\pm 0.38)	0.61 (\pm 0.55)	1.05 (\pm 1.03)
	P2	0.81 (\pm 0.48)	0.56 (\pm 0.46)	1.06 (\pm 0.73)
	\bar{x}	0.67 (\pm 0.38)	0.39 (\pm 0.41)	0.89 (\pm 0.68)
ER	P	0.03 (\pm 0.04)	0.0	0.06 (\pm 0.04)
	V	0.04 (\pm 0.11)	0.0	0.08 (\pm 0.11)
	O	0.09 (\pm 0.1)	0.01 (\pm 0.02)	0.19 (\pm 0.1)
	I	0.06 (\pm 0.42)	0.0	0.26 (\pm 0.42)
	P2	0.08 (\pm 0.08)	0.0	0.15 (\pm 0.08)
	\bar{x}	0.06 (\pm 0.05)	0.002 (\pm 0.01)	0.15 (\pm 0.2)
PB	P	0.16 (\pm 0.1)	0.08 (\pm 0.07)	0.23 (\pm 0.1)
	V	0.32 (\pm 0.3)	0.1 (\pm 0.1)	0.52 (\pm 0.3)
	O	0.36 (\pm 0.26)	0.27 (\pm 0.36)	0.33 (\pm 0.26)
	I	0.45 (\pm 0.25)	0.02 (\pm 0.02)	0.69 (\pm 0.25)
	P2	0.32 (\pm 0.17)	0.37 (\pm 0.28)	0.27 (\pm 0.17)
	\bar{x}	0.32 (\pm 0.16)	0.17 (\pm 0.23)	0.41 (\pm 0.27)
OJ	V	0.09 (\pm 0.14)	0.03 (\pm 0.07)	0.14 (\pm 0.14)
	O	0.31 (\pm 0.52)	0.03 (\pm 0.07)	0.6 (\pm 0.52)
	I	0.14 (\pm 0.4)	0.0	0.22 (\pm 0.4)
	P2	0.16 (\pm 0.48)	0.03 (\pm 0.06)	0.24 (\pm 0.48)
	\bar{x}	0.18 (\pm 0.23)	0.02 (\pm 0.06)	0.30 (\pm 0.42)
MC	P2	0.02 (\pm 0.04)	0.01 (\pm 0.01)	0.03 (\pm 0.04)
PM	P2	0.0	0.0	0.0
ST	P2	0.18 (\pm 0.06)	0.18 (\pm 0.28)	0.24 (\pm 0.06)
KR	P2	0.01 (\pm 0.02)	0.00	0.01 (\pm 0.02)

*P= primavera, V= verano, O= Otoño, I= Invierno, P2= primavera 2007.