

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA  
ESCUELA DE BIOLOGÍA



“DIVERSIDAD, ESTRUCTURA Y DISTRIBUCIÓN DE LA COMUNIDAD DE PECES EN LA ZONA  
INTERMAREAL ROCOSA DEL ÁREA NATURAL PROTEGIDA LOS CÓBANOS, ACAJUTLA,  
DEPARTAMENTO DE SONSONATE, EL SALVADOR”

TRABAJO DE GRADUACIÓN PRESENTADO POR:  
SAÚL OVIDIO GONZÁLEZ MURCIA

PARA OPTAR AL GRADO DE:  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

CIUDAD UNIVERSITARIA, DICIEMBRE DE 2011

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA  
ESCUELA DE BIOLOGÍA

“DIVERSIDAD, ESTRUCTURA Y DISTRIBUCIÓN DE LA COMUNIDAD DE PECES EN LA ZONA  
INTERMAREAL ROCOSA DEL ÁREA NATURAL PROTEGIDA LOS CÓBANOS, ACAJUTLA,  
DEPARTAMENTO DE SONSONATE, EL SALVADOR”

TRABAJO DE GRADUACIÓN PRESENTADO POR:  
SAÚL OVIDIO GONZÁLEZ MURCIA

PARA OPTAR AL GRADO DE:  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

ASESOR DE INVESTIGACIÓN

MSc. FRANCISCO CHICAS BATRES

\_\_\_\_\_

JURADO EVALUADOR

Lic. NUMA RAFAEL HERNÁNDEZ

\_\_\_\_\_

MES. OSMÍN POCASANGRE

\_\_\_\_\_

CIUDAD UNIVERSITARIA, DICIEMBRE DE 2011

AUTORIDADES UNIVERSITARIAS  
UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR

RECTOR

ING. MARIO ROBERTO NIETO LOVO

SECRETARIA GENERAL

DR. ANA LETICIA ZA VALETA DE AMAYA

FISCAL GENERAL

LICDA. CLAUDIA MARÍA MELGAR DE ZAMBRANA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA

DECANO

MSC. MARTÍN ENRIQUE GUERRA CÁCERES

SECRETARIO

LIC. NELSON EDYLTRUDIS GÓMEZ CEDILLOS

DIRECTOR ESCUELA DE BIOLOGÍA

LIC. RODOLFO FERNANDO MENJIVAR

## DEDICATORIA

A la vida.

## AGRADECIMIENTOS

A Francisco Antonio Chicas Batres por compartir sus conocimientos y por sus exigencias académicas, por dedicarle tiempo a la lectura y mejora de este documento y por su amistad.

A Mauricio Hernán Lovo por el tiempo, observaciones, enseñanzas, por sus exigencias académicas, su paciencia y amistad.

A Numa Rafael Hernández y Osmín Pocasangre por la evaluación, observaciones y comentarios que permitieron mejorar el documento.

A Rhina Esmeralda Esquivel por su amistad y por permitirme el uso de las instalaciones del laboratorio de Micología y equipo.

A Alex Anzora por ayudarme en la estimación de la elevación de las pozas.

A mis amigos Cindy, Sofía, Verónica, Samuel, Edwin, Xochilt, Juan José, Ana María, William Morán y Wilfredo que me acompañaron en las colectas porque su ayuda fue esencial para obtener datos de buena calidad.

A la Alcaldía Municipal de Colón por patrocinar esta investigación

A mi familia porque nunca hubiese llegado tan lejos sin su apoyo.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

1. ÍNDICE DE TABLAS.....	8
2. ÍNDICE DE FIGURAS.....	9
3. RESUMEN.....	12
I. INTRODUCCIÓN.....	13
II. FUNDAMENTO TEÓRICO.....	15
2.1 Zona intermareal rocosa.....	15
2.2 Peces intermareales.....	15
2.2.1 Composición de la comunidad de peces intermareales.....	16
2.2.2 Estructura de los ensamblajes de peces intermareales.....	16
2.2.2.1 Estructura de la comunidad de acuerdo con el tiempo de uso de las pozas de zona intermareal.....	17
2.2.2.2 Estructura de la comunidad de acuerdo con el arreglo de talla de las poblaciones.....	17
2.2.2.3 Estructura de la comunidad de acuerdo con el comportamiento.....	18
2.3 Variaciones en la distribución de las comunidades de peces intermareales.....	18
2.4 Variaciones estacionales en la estructura de la comunidad de peces intermareales.....	20
III. OBJETIVOS.....	22
3.1 Objetivo general.....	22
3.2 Objetivos específicos.....	22
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
4.1 Ubicación y descripción de área de estudio.....	23
4.2 Sistema de muestreo.....	24
4.3 Fase de laboratorio.....	26
4.4 Análisis de los datos.....	28

V. RESULTADOS.....	32
5.1 Condiciones físico-químicas de la zona intermareal .....	32
5.2 Complejidad estructural de las pozas: rugosidad y cobertura del sustrato.....	33
5.3 Composición taxonómica, abundancia y estructura del ensamblaje de peces .....	38
5.4 Riqueza, abundancia, diversidad y estructura temporal del ensamblaje de peces intermareales .....	42
5.5 Riqueza, abundancia, diversidad y estructura del ensamblaje de peces por elevación.....	45
5.6 Estructura de tallas de acuerdo con la elevación de las pozas intermareales.....	50
VI. DISCUSIÓN .....	54
VII. CONCLUSIONES.....	63
VIII. RECOMENDACIONES.....	64
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	65

## 1. ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Promedios de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH obtenidos en las pozas de marea para julio de 2010, octubre de 2010, enero de 2011 y abril de 2011 en el área natural Los Cóbanos, Municipio de Acajutla, Sonsonate. ....	33
Tabla 2. Promedios de rugosidad y cobertura de algas, arena y rocas obtenidos en las pozas de marea para los muestreos de julio de 2010, octubre de 2010, enero de 2011 y abril de 2011 en el área natural Los Cóbanos, Municipio de Acajutla, Sonsonate.....	34
Tabla 3. Abundancia, fase de vida, afinidad de comportamiento, categoría de residencia, longitud total (LT) y frecuencia de aparición por muestreo y elevación del ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos capturados en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011. N= abundancia, A=adulto, J=jóven, S=solitario, C=críptico, G=grupal, T=territorial, DE= desviación estándar .....	40

## 2. ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del área natural protegida Los Cóbano, en el departamento de Sonsonate, las líneas continuas amarillas indican la delimitación en la parte marina y terrestre de Los Cóbano. <i>Fuente: Google Earth 2010 y MARN (s.a).</i> .....	23
Figura 2. Ubicación de las pozas de marea en la plataforma rocosa del área natural Los Cóbano, las etiquetas rojas corresponden a las pozas de la parte baja (3-39 cm), amarillas de la parte media (40-75 cm) y verdes de la parte alta (75-110 cm) <i>Fuente: Google Earth. Grid: aprox 0.25 km<sup>2</sup></i> .....	25
Figura 3. Promedio de temperatura (A), salinidad (B), oxígeno disuelto (C) y pH (D) medidos en julio de 2010, octubre de 2010, enero de 2011 y abril de 2011 en la elevación baja: 3-39 cm, media 40-75 cm y alta 75-110 cm de las pozas de marea en el área natural Los Cóbano, Municipio de Acajutla, Sonsonate.....	35
Figura 4. Promedio de rugosidad (A) y porcentaje de cobertura de algas, arena y roca medidos en julio de 2010, octubre de 2010, enero de 2011 y abril de 2011 en la elevación baja(B): 3-39 cm, media (C) 40-75 cm y alta (D) 75-110 cm de las pozas de marea en el área natural Los Cóbano, Municipio de Acajutla, Sonsonate.....	36
Figura 5. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (nMDS) comparando las variables ambientales de las pozas por elevación baja (▲), media (○) y alta (■) en Los Cóbano, Acajutla en los años 2010 y 2011. ....	38
Figura 6. Valores del índice de Abundancia ( $n$ )**, índice de equidad de Pielou ( $J'$ )** y riqueza ( $S$ )** calculados por muestreo para los ensamblajes de peces intermareales de Los Cóbano, Acajutla en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011. (**) Valores calculados con estandarización de 20m <sup>3</sup> . .....	42

Figura 7. Abundancia expresada como porcentaje de contribución de los peces residentes, transitorios y accidentales por muestreo para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011. .... 43

Figura 8. Riqueza de especies expresada como porcentaje de contribución de los peces residentes, transitorios y accidentales por muestreo para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011. .... 44

Figura 9. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (nMDS) comparando los ensamblajes de peces de la época lluviosa julio ( $\Delta$ ) y octubre ( $\nabla$ ) y época seca enero ( $\blacksquare$ ) y abril ( $\bullet$ ) para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla en los años 2010 y 2011. .... 45

Figura 10. Valores del índice de Abundancia ( $\bar{n}$ )\*\*, índice de equidad de Pielou ( $J'$ )\*\* y riqueza ( $S$ )\*\* calculados para las elevaciones baja (A), media (B) y alta (C) por muestreo en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011 para los ensamblajes de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla. (\*\*) Valores calculados con estandarización de 20m<sup>3</sup>..... 47

Figura 11. Porcentaje de abundancia de los peces residentes, transitorios y accidentales en la elevación baja (B), media (M) y alta (A) para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla de julio de 2010 a abril de 2011..... 48

Figura 12. Porcentaje de riqueza de los peces residentes, transitorios y accidentales en la elevación baja (B), media (M) y alta (A) para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla de julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011. .... 48

Figura 13. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (nMDS) comparando los ensamblajes de peces de la elevación baja ( $\blacktriangle$ ), media ( $\circ$ ) y alta ( $\blacksquare$ ) para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla en los años 2010 y 2011 ..... 50

Figura 14. Comparación de la distribución de longitud total (mm) de *Bathygonius ramosus* (a), *Gobiesox* sp1 (b), *Gobiosoma paradoxum* (c), *Malaccoctenus zonifer* (d), *Sargocentron suborbitalis* (e), *Stegastes acapulcoensis* (f), *Epinephelus labriformis* (g), *Abudefduf concolor* (h) y *Mugil curema* (i) en la elevación baja (1Baja: 3-39cm), media (2Media: 40-75 cm) y alta (3Alta:75-110 cm) de la zona intermareal rocosa de Los Cóbanos, Acajutla colectados en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011..... 53

### 3. RESUMEN

Se describe la diversidad, estructura y distribución de la ictiofauna de pozas de marea de la plataforma rocosa Los Cóbanos, municipio de Acajutla, El Salvador, determinada en 18 pozas de marea ubicadas en 3 estratos de acuerdo con la elevación; 6 en la parte baja (3-39 cm), 6 en la media (40-75 cm) y 6 en la alta (76-110 cm). Las pozas fueron muestreadas en cuatro ocasiones, dos en época lluviosa (julio y octubre de 2011) y dos en la época seca (enero y abril de 2012). Se encontraron 45 especies, 9 especies a nivel de tipos, 39 géneros y 24 familias. Las familias dominantes en abundancia y riqueza fueron Gobiidae (31.29% y 4 especies) y Pomacentridae (22.9% y 5 especies). Los peces fueron clasificados como residentes, transitorios y accidentales de acuerdo con características anatómicas y morfológicas. Los peces transitorios fueron más abundantes (58.55%) que los residentes y accidentales. La mayor parte del ensamblaje estuvo constituido por peces juveniles. Temporalmente el ensamblaje de peces cambió en composición y abundancia (ANOSIM  $R=0.11$ ,  $p=0.03$ ) y las diferencias se presentaron entre los muestreos de julio y enero ( $R=0.265$ ,  $p=0.01$ ) y octubre y enero ( $R=0.142$ ,  $p=0.04$ ). El ensamblaje de peces fue diferente entre todas las elevaciones (ANOSIM  $R=0.188$ ,  $p=0.01$ , baja y media  $R=0.15$   $p=0.01$ , baja y alta  $R=0.30$   $p=0.01$  y media y alta  $R=0.076$   $p=0.03$ ). La altura y el volumen fueron las variables que presentaron mayor relación con estos cambios ( $R=0.25$ ). Las especies *Bathygobius ramosus*, *Malacoctenus zonifer*, *Gobiesox. sp.1*, *Sargocentron suborbitalis*, *Stegastes acapulcoensis*, *Epinephelus labriformis* y *Abudefduf concolor* presentaron diferencias en sus estructuras de tallas de acuerdo con la elevación de las pozas.

## I. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes son ecosistemas altamente productivos en términos de biomasa, proveen refugios a muchas especies albergando una alta biodiversidad, actúan como sitios de fijación de carbono y sirven de barrera contra la erosión de las costas (Moberg y Folke 1999); por lo que constituyen ecosistemas prioritarios para la conservación e investigación, debido a que son zonas con elevada heterogeneidad estructural y complejidad funcional en los cuales se presentan altos niveles de endemismo (Zapata y Robertson 2006, Robertson y Cramer 2009) e incluso se desarrollan procesos de especiación (Rocha *et al.* 2004), creando una trama compleja de relaciones inter e intraespecíficas como competencia, depredación y territorialidad (Vásquez-Domínguez 2000).

En los peces, dichas interacciones son motivadas por los requerimientos alimentarios durante sus fases de crecimiento, por la búsqueda de sitios con menor depredación para asegurar la supervivencia de peces juveniles, y reproducirse en hábitats más favorables para la dispersión (Mumby, 2006). La comunidad de peces de los arrecifes representa un grupo conspicuo cuya diversidad y riqueza está influenciada por factores abióticos como la temperatura (Stephens *et al.* 1984), niveles de radiación (Bergenius *et al.* 2005), complejidad topográfica (Aburto-Oropeza y Ballart 2001) y estacionalidad (Robertson 1990).

Para muchos peces la zona intermareal es un hábitat importante que durante la marea alta, puede ser utilizada por adultos de zonas adyacentes para alimentarse o reproducirse (Faria y Almada 2006), y durante la marea baja como resguardo contra depredadores, alimentación para peces juveniles y reproducción para adultos (Bennett y Griffiths 1984, Pfister 1996). Esta zona está sujeta a la influencia de las mareas que determina cambios en las condiciones ambientales; moldeando la estructura de las comunidades y creando patrones de zonación (Neshyba 1987, Martin 1995).

La composición taxonómica, abundancia y estructura temporal y espacial del ensamblaje de peces intermareales han sido descritas en estudios realizados en latitudes templadas (Yoshiyama 1981, Gibson 1982, Varas y Ojeda 1990 Black y Miller 1991, Muñoz y Ojeda 1998, Griffiths 2003a) vinculando su organización a factores físicos como el tamaño y la altura a la cual se ubican las pozas

en la zona intermareal. También, han analizado la importancia de la zona para la reproducción de peces adultos y para la protección de peces juveniles que presentan elevadas abundancias de manera constante o con picos estacionales (Bennett y Griffiths 1984, Andrade *et al.* 2007).

El arrecife Los Cóbanos es la principal formación coralina rocosa de El Salvador y único lugar donde existen corales formadores de arrecife, por su composición provee grietas, agujeros y cuevas que sirven de refugio a muchos organismos, entre ellos peces, los cuales constituyen un grupo dominante y altamente diverso (MARN 2006b). Durante la marea baja en la zona intermareal quedan descubiertas playas constituidas por arena y plataformas rocosas en cuyas depresiones se retiene agua, formando pozas que proveen un resguardo a los organismos.

A pesar de la importancia que representa la zona intermareal rocosa para mantener el equilibrio de las poblaciones de peces en sitios adyacentes, la diversidad y estructura de los peces en el intermareal rocoso han sido poco estudiadas en El Salvador, por ello, el objetivo principal de esta investigación es contribuir con el conocimiento de la diversidad, estructura y distribución de la comunidad íctica en la zona intermareal rocosa del área natural Los Cóbanos, para que este aporte sea el punto de partida de investigaciones posteriores y considerado en la elaboración de futuras estrategias de manejo y aprovechamiento sostenible de los recursos del área natural.

## II. FUNDAMENTO TEÓRICO

### 2.1 Zona intermareal rocosa

Los límites de la zona intermareal están definidos entre el ámbito de la marea baja y alta. El intermareal rocoso está constituido por rocas las cuales forman cuevas y grietas que sirven de refugio para una gran variedad de organismos (Raffaelli y Hawkins 1999). Durante la marea baja los cambios en las condiciones ambientales son severos y con los factores biológicos actúan para determinar la estructura de las comunidades que la habitan (Metaxas y Scheibling 1993).

### 2.2 Peces intermareales

Los peces intermareales son aquellos que después de su estado larval se desarrollan en la zona intermareal, pueden poseer características morfológicas, anatómicas, fisiológicas y conductuales, que los hacen capaces de desarrollarse en este sitio tan complejo (Gibson y Yoshiyama 1999). El ambiente intermareal puede ser ventajoso para los peces por presentar niveles bajos de depredación y elevados recursos alimentarios, pero para utilizarlo deben ser capaces de evitar que el oleaje los arrastre fuera de este sitio.

Entre las adaptaciones que presentan los peces residentes se encuentran: baja capacidad de natación, coloraciones crípticas que favorecen su camuflaje con el sustrato, cuerpo casi cilíndrico o anguiliforme, tamaño que en pocas ocasiones excede los 10 cm, vejiga natatoria ausente o reducida, disminución de la actividad durante periodos críticos, aletas en forma de disco para adherirse al sustrato, capacidad para respirar fuera del agua por periodos de tiempo cortos, resistencia a la desecación, órganos sensoriales (ojos y línea lateral) especializados para la percepción en el ambiente terrestre, cutícula protectora delgada para evitar daños en las partes que se mantienen en contacto con el sustrato, reducción del número y tamaño de los filamentos braquiales y la tendencia a cerrar las cámaras branquiales para proteger los órganos respiratorios de la desecación durante la emersión (Zander *et al.* 1999).

Los peces transitorios no tienen características anatómicas o morfológicas que les provean ventajas para desarrollarse en el ambiente intermareal, presentan un cuerpo comprimido, una vejiga natatoria bien desarrollada y aletas que les permiten nadar fácilmente; sin embargo son capaces de

supervivir en este por las adaptaciones de fisiológicas y de comportamiento como reducir la actividad durante periodos críticos y la búsqueda de sitios bajo rocas para evitar la radiación (Zander *et al.* 1999).

### **2.2.1 Composición de la comunidad de peces intermareales**

Las especies residentes de la zona intermareal están confinadas a un pequeño número de familias, particularmente Bleniidae, Gobiidae, Cottidae, Clinidae, Gobiosocidae, Tripterygiidae y Stichaeidae. La mayoría tienen una distribución continental y latitudinal amplia, sin embargo en cada sitio los ensamblajes tienden a estar dominados por una o pocas especies (Gibson y Yoshiyama 1999). Yoshiyama (1981) establece que la familia Clinidae es dominante en California; Catellanos-Galindo (2008) menciona que el ensamblaje es dominado por la familia Gobiidae en Colombia, mientras que Ghanbarifardi y Malek (2009) establecen que la familia Blennidae y Gobiidae son dominantes en el Golfo de Omán. Pero la composición de peces transitorios generalmente está determinada por la composición de peces de la zona submareal (Gibson y Yoshiyama 1999).

### **2.2.2 Estructura de los ensamblajes de peces intermareales**

La estructura de una comunidad es el arreglo, organización y ubicación de sus componentes de manera espacial y temporal. En la estructura comunitaria se valoran aspectos taxonómicos y atributos cuantitativos de las comunidades como la riqueza de especies, abundancia, dominancia y diversidad. El enfoque estructural también puede basarse en la formación de grupos de acuerdo con diferentes niveles o criterios ya sean de edades en cada población, aspectos conductuales, explotación de recursos (sustrato o refugios) o de similitudes tróficas.

La estructura, abundancia, distribución e intensidad de la actividad diaria de las especies varía en relación con aspectos físicos de temperatura, salinidad, pH y oxígeno disuelto de las pozas, los cuales están en función del volumen, área superficial, profundidad y altura a la cual se encuentran en la zona intermareal, ya que ésta determina el tiempo de exposición de las pozas durante la marea baja (Daniel y Boyden 1975, Bennett y Griffiths 1984, Hugget y Griffiths 1986, Neshyba 1987, Metaxas y Scheibling 1993, Hernández *et al.* 2002).

### **2.2.2.1 Estructura de la comunidad de acuerdo con el tiempo de uso de las pozas de zona intermareal**

Los peces ocupan la zona intermareal por periodos de tiempo que difieren drásticamente en su ciclo de vida. En los extremos se encuentran aquellas especies que pasan en esta zona toda su vida y aquellas que solo ingresan durante periodos cortos en la marea alta. Es por ello que la estructura de la comunidad de peces es cambiante en el tiempo, de acuerdo con el uso que realizan de la zona (Zander *et al.* 1999).

El uso diferencial que los peces hacen de las pozas intermareales ha llevado a clasificarlos de acuerdo con el tiempo de ocupación de las pozas de marea como “residentes” a aquellos peces que pasan toda su vida en la zona intermareal y realizan todo su ciclo de vida en ella; “transitorias”, “residentes secundarios” ó “residentes estacionales” a los que una vez alcanzan cierto estado de madurez o de longitud, migran hacia aguas más profundas o a la zona submareal y “casuales ó accidentales” son peces adultos o juveniles sin adaptaciones para vivir en la zona intermaral que ingresan durante la marea alta y quedan atrapados en pozas cuando la marea baja (Gibson y Yoshiyama 1999).

### **2.2.2.2 Estructura de la comunidad de acuerdo con el arreglo de talla de las poblaciones**

Las especies residentes de la zona intermareal rocosa pasan toda su vida en esta área por lo que la estructura de tallas de la población refleja la longevidad de las especies que la habitan. Los residentes de la zona intermareal presentan una longevidad de entre 5 y 10 años, mientras que las especies transitorias las cuales finalizan su ciclo de vida en la zona submareal alcanzan edades mayores (entre 13 y 18 años) (Gibson y Yoshiyama 1999).

Los estados jóvenes de peces transitorios predominan durante periodos estacionales en las pozas de marea, alterando la estructura de tallas del ensamblaje debido a que incrementa la abundancia de individuos de tallas pequeñas que utilizan las pozas durante la marea baja, esto ha promovido la idea de que las pozas actúan como área de protección y crianza (Bennett y Griffiths 1984, Moring 1986, Pfister 1996, Gibson y Yoshiyama 1999, Andrade *et al.* 2007), que se basa en el hecho de que es un refugio contra depredadores de mayor tamaño y más numerosos de la zona

submareal (Faria y Almada 2006). Por lo que la estructura de tallas de las poblaciones de cada especie de peces del intermareal rocoso pueden ser clasificadas como peces juveniles (generalmente transitorios aunque también residentes) y adultos (residentes principalmente y rara vez transitorios) (Gibson y Yoshiyama 1999).

### **2.2.2.3 Estructura de la comunidad de acuerdo con el comportamiento**

Aspectos conductuales de las especies han sido utilizados para categorizar a los peces de las pozas del intermareal rocoso. La estructura comunitaria desde este punto de vista puede obedecer a estrategias para efectivizar la alimentación, defensa, disminución del riesgo de depredación o territorialidad (Delgado de Carvalho *et al.* 2007).

Los peces con conductas grupales son nadadores altamente activos que en algunas ocasiones representan más de la mitad de la comunidad en término de número de individuos (Andrade *et al.* 2007). Mientras que las especies cripticas son usualmente solitarias, poco activas adheridas al sustrato y se refugian en agujeros, cuevas, algas o áreas muy específicas desplegando un comportamiento altamente territorial (Gibson y Yoshiyama 1999). Estas categorías generalmente coinciden con los peces transitorios y residentes respectivamente.

## **2.3 Variaciones en la distribución de las comunidades de peces intermareales**

La distribución de los peces intermareales varía drásticamente en patrones globales (entre continentes y latitudes) (Davis 2000, Boyle y Horn 2006, Ghanbarifardi y Malek 2009). Las familias de especies residentes (Bleniidae, Gobiidae, Cottidae, Clinidae, Gobiosocidae, Tripterygiidae y Stichaeidae) tienen una distribución amplia pero en cada sitio una o pocas familias destacan como dominantes en riqueza y abundancia.

En escalas pequeñas (10, 100 metros y pocos kilómetros de distancia) los ensamblajes de peces visitantes están en cierta medida en función de la estructura comunitaria de la zona submareal adyacente. Para peces residentes existe una mayor dificultad en la dispersión de poblaciones adultas por su tipo de reproducción y limitada capacidad de dispersión durante los estados larvales (Pfister 1996), por tanto sus ensamblajes son más susceptibles a presentar variaciones en escalas espaciales (Gibson y Yoshiyama 1999).

En la zona intermareal los peces presentan una segregación en los hábitats en un gradiente vertical conocido como zonación. Esta disyunción de los ensamblajes puede considerarse un fraccionamiento de los recursos, en este caso el espacio. El cambio en la distribución es causado principalmente por las limitaciones anatómicas, fisiológicas y morfológicas propias de los organismos. Bennett y Griffiths (1984), Metaxas y Scheibling (1993), Lardner *et al.* (1993), Davis (2000) y Griffiths *et al.* (2003) han demostrado que la elevación de las pozas influye en la distribución de la ictiofauna al determinar el tiempo que pasan sumergidos en el agua durante la marea alta o expuestos durante la marea baja, destacando que existe una disminución del número de especies con el incremento de la altura, hecho que es atribuido principalmente a la intolerancia de los peces a condiciones ambientales extremas.

La elevación también determina el grado de cambio que ocurre en variables como temperatura, salinidad, oxígeno y pH. Berschick *et al.* (1987), Martin (1995) y Pulgar *et al.* (2005) consideran que la distribución de las especies de peces depende de la tolerancia a la temperatura o las condiciones de hipoxia a las que se encuentran expuestos en un sitio específico, ya que estas variables exigen mayor actividad fisiológica y ocasionan un mayor gasto energético.

La cobertura de algas y la rugosidad de las pozas proveen a los peces mayor cantidad de refugios y fuentes de alimentación (Castellanos-Galindo y Giraldo 2008). Existe una relación en la abundancia y riqueza de especies con las pozas que presentan mayor cobertura de algas en el sustrato (Yoshiyama 1981, Mahon y Mahon 1994, Andrade *et al.* 2007). Aunque, en algunos casos el efecto de la cobertura de algas sobre la abundancia y la riqueza de especies de peces en las pozas de marea no ha sido un factor determinante en estos aspectos (Griffiths *et al.* 2006).

La depredación ha mostrado ser un factor importante en varias comunidades de peces (Ángel y Ojeda 2001, Sonnenholzner *et al.* 2009) pero al parecer, es poco frecuente entre las especies de peces residentes, y en algunas de las especies con tendencia piscívora los peces únicamente componen una fracción del 33% en volumen y 7% en peso de su dieta. Aunque se considera que la mayor presión por depredación en esta zona es ejercida por depredadores externos como aves durante la marea baja y peces de la zona submareal que entran para alimentarse durante la marea

alta (Faria y Almada 2006); también se han considerado las influencias de mamíferos pequeños (Navarrete y Castilla 2003), algunas serpientes y el ser humano (Soto 1996). Ciertamente la influencia que ejercen estos depredadores sobre la abundancia y distribución de los peces es poco conocida (Gibson y Yoshiyama 1999).

Por su parte, los factores ambientales y la competencia inter e intra específica parecen jugar un papel determinante en la distribución. En familias de peces residentes como Cottidae, Blenniidae, Clinidae y Gobiidae se han documentado agresiones por territorialidad en las cuales los adultos excluyen a los peces juveniles de sitios favorables y ambientalmente más estables en términos de temperatura o en búsqueda de sitios favorables para la reproducción (Yoshiyama 1981, Faria y Almada 2001, Hernández *et al.* 2002).

## **2.4 Variaciones estacionales en la estructura de la comunidad de peces intermareales**

Estacionalmente se han detectado cambios marcados en la estructura de las comunidades de peces de la zona intermareal rocosa (Yoshiyama 1981, Davis 2000, Griffiths 2003b). La naturaleza y las causas de estas variaciones son propias de cada región, en las zonas templadas es característico observar durante la primavera y el verano un incremento en el número de peces juveniles de especies transitorias en respuesta a condiciones más favorables para la supervivencia de peces juveniles (Moring 1986).

Los cambios estacionales tienen un efecto profundo en la estructura de edades, debido a que influyen en el reclutamiento (determinado de manera indirecta en los peces intermareales principalmente por la estructura de tallas) y en la composición de la comunidad. El tiempo exacto en que ocurren estos cambios varía entre cada sitio dentro de las zonas templadas y se han relacionado con la temperatura principalmente. No todas las especies responden al efecto estacional de igual forma presentando patrones diferentes en cada latitud. En general los cambios en la estructura y la composición de las comunidades de peces tienden a ser menos marcados a medida que se disminuye en latitud; aunque los efectos estacionales en la estructura y la composición de las comunidades en la zona intermareal rocosa de los trópicos han sido poco estudiados (Gibson y Yoshiyama 1999).

Sin embargo en el Pacífico Oriental Tropical (POT) existe un fuerte patrón estacional en el océano; durante la época lluviosa se presentan temperaturas altas, salinidades bajas y disminución en la penetración de la luz por partículas suspendidas debido a los sedimentos arrastrados por la descarga de los ríos, mientras que en la época seca la temperatura es menor por los eventos de afloramiento, la salinidad incrementa por la ausencia de lluvias mientras que la penetración de la luz se ve afectada por el incremento del fitoplancton como resultado de afloramientos que ponen a disposición los nutrientes para los productores primarios (D'Groz y Robertson 1997).

### III. OBJETIVOS

#### 3.1 Objetivo general

- Caracterizar la diversidad, estructura y distribución de la comunidad de peces de la zona intermareal rocosa del área natural protegida Los Cóbano, municipio de Acajutla, departamento de Sonsonate, El Salvador.

#### 3.2 Objetivos específicos

- Describir la composición, riqueza y abundancia de especies de peces en las pozas de la zona intermareal rocosas de Los Cóbano.
- Analizar la influencia de los factores abióticos temperatura, salinidad, oxígeno disuelto pH y volumen de las pozas en la estructura de la comunidad íctica en la zona intermareal rocosa del área natural los Cóbano.
- Analizar la influencia de la rugosidad y la cobertura del sustrato de las pozas en la estructura de la comunidad íctica en la zona intermareal rocosa del área natural los Cóbano.
- Identificar cambios espaciales y estacionales en la estructura de la comunidad de peces en la zona intermareal rocosa del área natural los Cóbano.
- Comparar la estructura de tallas de los peces de acuerdo con la ubicación altitudinal de las pozas en la zona intermareal rocosa del área natural los Cóbano.

## IV. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Ubicación y descripción de área de estudio

El área de conservación Los Cóbano está ubicada en la planicie costera al sur de El Salvador (Figura 1); tiene una extensión de 40,916ha en las que 21,266ha (52%) son utilizadas para actividades como cultivo de café, caña de azúcar y granos básicos, mientras que las 19,650ha (48%) restantes de la superficie corresponden a nueve áreas protegidas que se encuentran dentro del área de conservación (MARN 2006a). El área natural Los Cóbano, con una extensión de 16,903ha comprende la franja costera desde la propiedad estatal de Santa Águeda o El Zope, ubicada a 2.5km al sur del puerto de Acajutla, municipio del mismo nombre, hasta los manglares de Barra Salada 20Km. al sureste, en el municipio de Sonsonate (USAID-MARN 2007).

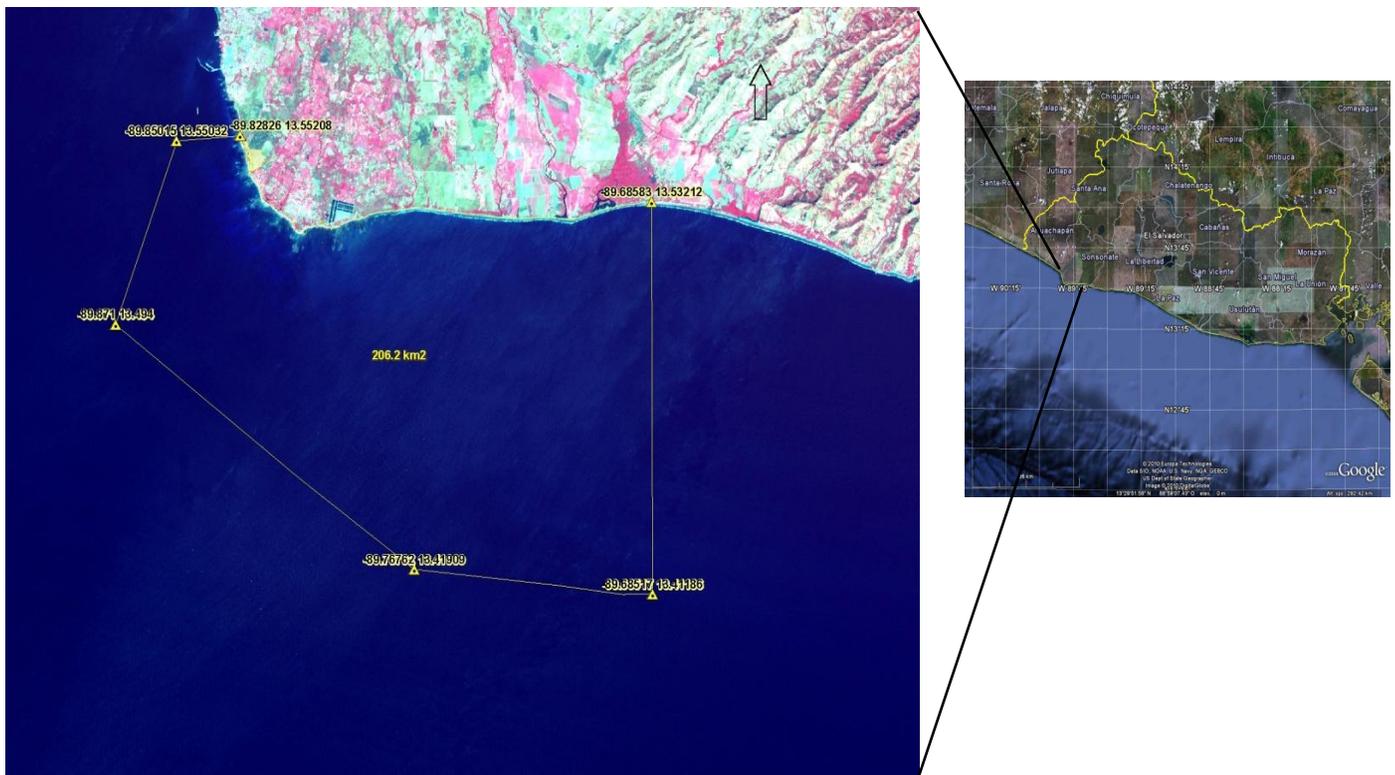


Figura 1. Ubicación del área natural protegida Los Cóbano, en el departamento de Sonsonate, las líneas continuas amarillas indican la delimitación en la parte marina y terrestre de Los Cóbano. Fuente: Google Earth 2010 y MARN (s.a).

Los Cóbanos se encuentra dentro de la región biogeográfica del Pacífico Oriental Tropical, en la provincia Panámica, caracterizada por ser un punto con altos niveles de biodiversidad y endemismo para los peces, los cuales se concentran en los arrecifes (Zapata y Robertson 2006, Robertson y Cramer 2009). Geográficamente se ubica entre 13° 12' N y 89° 30' O a 11km al oriente de Acajutla rodeado de campos agrícolas, estanques de cultivos, ríos, manglares, esteros y playas en la zona terrestre. La zona marina presenta una constitución rocosa de origen volcánica de 15,860ha donde existe una formación arrecifal rocosa entre los 0 a 20m de profundidad, con especies de corales hermatípicos y ahermatípicos, alta diversidad de algas marinas, invertebrados y peces (MARN 2006a).

## **4.2 Sistema de muestreo**

Se muestrearon 18 pozas de marea, ubicadas en 3 estratos de acuerdo con la elevación; 6 en la parte baja (3-39 cm), 6 en la media (40-75 cm) y 6 en la alta (75-110 cm) de la zona intermareal (Figura 2). El cálculo de la altura de cada poza se realizó teniendo como punto de partida el nivel del mar durante la marea baja, y utilizando un teodolito se midió la altura hasta el borde de la poza. Las pozas fueron muestreadas en cuatro ocasiones, dos en la época lluviosa durante Julio y Octubre y dos en la seca en Enero y Abril, cada muestreo estuvo separado por intervalos de 3 meses para permitir la completa recolonización de peces. El volumen y el área de las pozas se calculó con la fórmula:  $V = A * P$ . Donde V es el volumen estimado de la poza, A es el área superficial determinada a partir del producto de la longitud máxima y el ancho y P es la profundidad promedio (en metros) medida en cinco puntos diferentes de la poza.

### **4.2.1 Medición de parámetros físico químicos**

Antes de recolectar los peces se midió la temperatura del agua (precisión 0.1°C), oxígeno disuelto (precisión 0.01 mg/L), salinidad (0.1 unidades prácticas de salinidad PSU) y pH (0.1 en la escala de pH) utilizando el medidor multiparámetros *Hach*. Las mediciones se realizaron tres horas después del inicio de la marea baja (durante el pico de la marea baja) en todas las pozas, a horas del día similares (aproximadamente entre 10:00 horas y 14:00 horas) considerando que estas variables pueden cambiar significativamente durante el día (Daniel y Boyden 1975, Hugget y Griffiths 1986, Neshyba 1987, Hunt y Scheibling 1996).

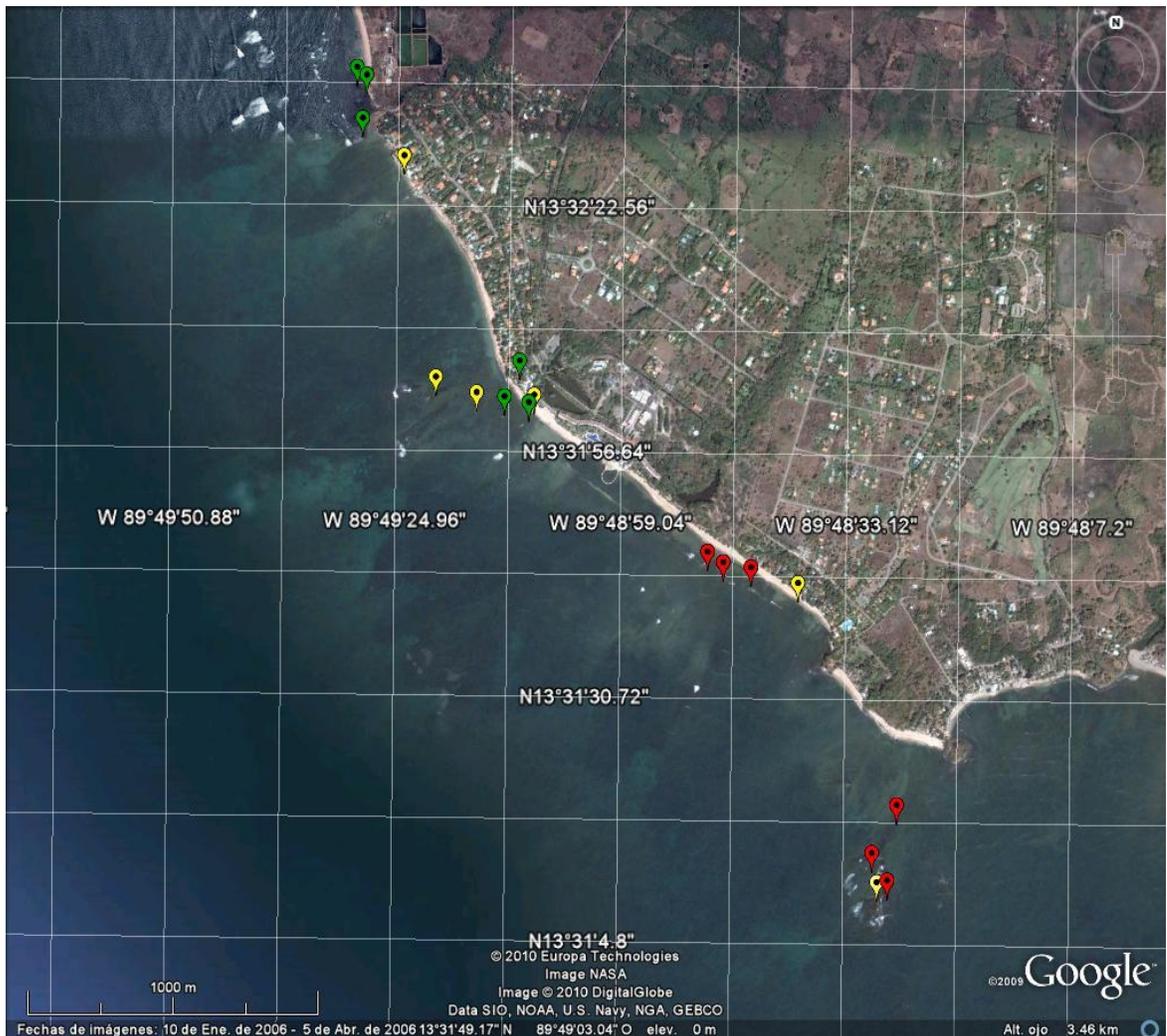


Figura 2. Ubicación de las pozas de marea en la plataforma rocosa del área natural Los Cóbanos, las etiquetas rojas corresponden a las pozas de la parte baja (3-39 cm), amarillas de la parte media (40-75 cm) y verdes de la parte alta (75-110 cm) Fuente: *Google Earth*. Grid: *aprox 0.25 km<sup>2</sup>*

#### 4.2.2 Complejidad estructural de las pozas

La complejidad estructural de cada poza fue caracterizada de acuerdo con dos criterios: la cobertura del sustrato y la rugosidad. Para asegurar la aleatoriedad, la selección de los puntos de muestreo para ambos factores se realizó por el método de muestreo aleatorio simple sistemático con factor  $K=1.5$  el cual consiste en ubicarse en el centro de la poza y hacer coincidir el Norte geográfico con las 12:00 horas en un reloj, luego de manera aleatoria se selecciona un número entre 1-12 que indica el punto de partida para la primera medición y el resto de mediciones se realizan con una separación de  $45^\circ$  a partir de este, creando cuatro diámetros en total.

La complejidad del sustrato en la poza se estimó de acuerdo con las siguientes categorías: algas, arena y roca desnuda (Andrade *et al.* 2007), utilizando una cuadrícula con 100 cuadros de un área de 4.0cm\*4.0cm cada uno. En cada punto se contabilizó el número de cuadros que presentaron cada categoría y a partir de ello se estimó el porcentaje promedio de cobertura de cada sustrato en la superficie de la poza. La cobertura fue medida en el punto de partida y en el lado opuesto de los primeros dos diámetros por lo que en cada poza se midió en cuatro puntos diferentes.

Para determinar la rugosidad de cada poza se midió la distancia lineal del diámetro de la poza y luego la longitud entre esos dos puntos del diámetro pero considerando todas las irregularidades del fondo como cuevas y rocas; la longitud lineal entre los dos puntos (diámetro) fue dividida entre la distancia obtenida al considerar las cuevas y rocas entre esos puntos. Esta medida se realizó en cuatro ocasiones para obtener un promedio de la rugosidad y se obtuvieron valores en el ámbito de 0 y 1. Los valores de rugosidad cercanos a 0 indicaron alta heterogeneidad y valores cercanos a 1 indicaron baja heterogeneidad (adecuación del método utilizado por Griffiths 2002).

#### **4.2.3 Colecta de los peces**

Durante el vaciado de la poza los peces fueron capturados con redes o con la mano buscando entre los contornos, bajo rocas, cuevas y entre algas. Los peces fueron transferidos a cubetas para ser identificados y medir su longitud total (LT) en milímetros (mm), luego fueron liberados a 10m de distancia de la poza muestreada para evitar que la recolonizaran y mantener la independencia entre los muestreos. Los peces que no pudieron identificarse en el campo fueron colectados y trasladados al laboratorio para ser identificados taxonómicamente.

### **4.3 Fase de laboratorio**

Los peces colectados fueron preservados en alcohol al 70%. La identificación de los peces se realizó utilizando las guías especializadas para peces del Pacífico Oriental Tropical de la FAO (2005), Robertson y Allen (2008) y la base de datos para peces FISH BASE (Froese y Pauly 2010).

#### **4.3.1 Categorización de los peces para definir la estructura de la comunidad**

Los peces fueron clasificados en categorías considerando tres criterios principales: el tiempo de residencia, el comportamiento de cada especie y el estadio del ciclo de vida en el que se encuentran. El primer criterio, caracterizado como tiempo de residencia, responde al hecho de que

los peces intermareales pueden pasar toda su vida dentro de una poza o solo periodos breves de tiempo durante alguna fase de su vida. Para este criterio, se tomaron en cuenta las tres categorías de clasificación propuestas por Gibson y Yoshiyama (1999):

- Residentes (R): pasan toda su vida en la zona intermareal rocosa. Generalmente son pequeños, con coloraciones crípticas y poseen adaptaciones de tipo morfológico, fisiológico y de comportamiento para vivir en la zona intermareal.
- Residentes Parciales, Residentes Estacionales o Transitorios (T): solo pasan una parte de su ciclo de vida en la zona intermareal, principalmente durante la fase juvenil y poseen pocas adaptaciones para vivir en esta zona. Los adultos de estos peces se encuentran principalmente en la zona submareal.
- Casuales o Accidentales (C): son peces pelágicos que entran a la zona intermareal durante la marea alta en busca de alimento, sin embargo quedan atrapados cuando la marea retrocede. Se considera que estas especies tienen un rol mínimo en la dinámica ecológica de la zona intermareal.

En el segundo criterio se consideraron las afinidades de comportamiento de cada especie que fueron determinadas por observaciones directas y categorizadas de acuerdo con Griffiths (2002) y Griffiths (2003a) como:

- Solitarios (S): especies que son observadas solas o en pareja pero sin formar pequeñas agregaciones o cardúmenes.
- Grupales (G): especies que presentan un comportamiento de agregaciones o forman cardúmenes

Estos a su vez fueron ubicados en las subcategorías:

- Crípticos (C): especies que presentan coloraciones y tienden a tener un comportamiento esquivo generalmente ocultándose en grietas, cuevas o agujeros en rocas o bajo las algas.
- Territoriales (T): especies que despliegan un comportamiento altamente agresivo para proteger un área específica

Para determinar el estado ontogénico de los peces se utilizó la Longitud Total (LT) de cada individuo. Para ello se utilizó la longitud mínima del estado post larva y registros publicados de las longitudes máximas de cada especie. El ámbito entre la longitud mínima del estado post larva y la longitud máxima alcanzada por cada especie fue dividido en tres clases iguales que correspondieron a los estadios jóvenes, pre adulto y adulto. Pfister (1996), Faría y Almada (2001), Griffiths (2002), Griffiths (2003a) y Ghanbarifardi y Malek (2009) han utilizado este método para la estimación de los estadios de los peces intermareales con resultados altamente precisos. Los datos de longitud total fueron utilizados para comparar la estructura de tallas de las poblaciones en la zona intermareal baja media y alta.

#### 4.4 Análisis de los datos

Con el objeto de profundizar en el conocimiento de la estructura de la comunidad de peces intermareales se calcularon los siguientes índices de biodiversidad.

##### 4.4.1 Índices para el análisis de la estructura de la comunidad de peces intermareales

Se utilizó el método tridimensional de diversidad propuesto por You *et al.* (2009) este método se basa en la combinación del índice de equidad de Pielou ( $J'$ ), el índice de abundancia ( $\tilde{n}$ ) y la riqueza absoluta ( $S$ ). El índice de equidad de Pielou ( $J'$ ) fue calculado por:

$$J' = \frac{H'}{\ln(S)}$$

Donde  $H'$  es el valor obtenido con la aplicación del índice de Shannon-Wiener y  $S$  el número total de especies del sitio los valores de  $J'$  oscilan entre 0 y 1. Valores cercanos a 0 indican que existen especies dominantes y valores cercanos a 1 indican que las especies presentan abundancias similares.

También se calculó el *índice de abundancia* ( $\tilde{n}$ ) (You *et al.* 2009), definido por:

$$\tilde{n} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^s \text{Log}_{10} N_i$$

Donde:  $S$  es la riqueza de especies y  $N_i$  la abundancia de la especie  $i$ .

El método se aplicó para comparar muestreos y elevaciones. Previo a la aplicación de cada índice las abundancias de cada especie fueron estandarizadas a  $20\text{m}^3$ .

Para los análisis la abundancia (número de individuos) y riqueza (número de especies) fueron estandarizados a 1 metro cúbico ( $\text{m}^3$ ) utilizando el volumen de cada poza como factor de estandarización y los muestreos como réplicas. Se ejecutó el Análisis de Kruskal-Wallis para comparar la riqueza (número de especies) y abundancia (número de individuos). Cuando se detectaron diferencias significativas se procedió a aplicar comparaciones por medio de gráficos de cajas y bigotes para detectar que grupos fueron diferentes.

#### **4.4.2 Estructura de tallas de acuerdo con la elevación de las pozas**

La distribución de frecuencias de la Longitud Total (LT) de los individuos de cada especie fue comparada entre las elevaciones altas, medias y bajas. Para ello se aplicó el análisis de Kruskal-Wallis, cuando existieron diferencias entre los grupos, se detectaron por la comparación de los gráficos de cajas y bigotes. Solo se consideraron las especies con abundancia mayor al 3%.

#### **4.4.3 Variaciones de los ensamblajes de peces entre la elevación de la pozas y épocas del año.**

Para determinar la variación de la estructura de los ensamblajes de peces (en términos de presencia y ausencia de especies y abundancias) entre las elevaciones de las pozas y meses de muestreo se utilizó el análisis de Escalamiento Multidimensional No-métrico (nMDS). Este análisis se basa en la relación no lineal entre la disimilaridades y distancias en el plano cartesiano, partiendo de las distancias euclidianas.

En los análisis se consideraron todas las especies. Para disminuir la influencia de especies que presentan valores elevados de abundancia, se aplicó la transformación de raíz cuarta a los datos, debido a que especies con comportamientos grupales pueden disminuir la importancia de las especies que presentan abundancias bajas por naturaleza. Para ejecutar el nMDS se utilizaron los datos de abundancia y a partir de ellos se elaboró la matriz de similitud del coeficiente de Bray-Curtis.

Posteriormente se aplicó el Análisis de Similitudes (ANOSIM) para comparar los grupos establecidos a priori y la comparación pareada (*Pairwise comparisons*) para detectar entre que grupos existieron las diferencias. Finalmente se utilizó un análisis de Porcentajes de Similitud (SIMPER) para determinar cuáles especies fueron responsables de las diferencias entre los grupos. En este análisis primero se calcula el porcentaje de disimilitud promedio entre todos los pares de muestras y luego este porcentaje es separado para obtener la contribución de cada especie a la disimilitud, que se calcula utilizando:

$$\delta_{jk}(i) = 100|y_{ij} - y_{ik}| / \sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})$$

Donde  $\delta_{jk}(i)$  es el promedio entre todos los pares ( $j, k$ ) con  $j$  en el primer y  $k$  en el segundo grupo para obtener la contribución promedio a la disimilitud de la  $i$ ésima especie a la disimilitud total entre los grupos 1 y 2. Normalmente existen varios pares de muestras ( $j, k$ ) que constituyen el promedio de disimilitud por lo que la desviación estándar se vuelve una medida útil de la consistencia en la contribución de cada especie hacia la disimilitud total debido a que si la media es un valor elevado y la desviación estándar Dev Stan  $\delta_{jk}(i)$  tiene un valor bajo, el cociente ( $\delta_{jk}(i)$  promedio/ Dev Stan  $\delta_i$ ) es alto y esta especie no solo contribuye en gran medida a la diferencia entre los grupos en comparación sino también a la diferencia entre las comparaciones de las muestras entre todos los grupos y se convierte en una especie discriminante.

#### 4.4.4 Condiciones ambientales y complejidad de las pozas por elevación

El análisis de componentes principales se utilizó para caracterizar las elevaciones de la zona intermareal de acuerdo al aporte de cada una de las variables, en este caso se consideraron la elevación, volumen, temperatura, salinidad oxígeno disuelto, pH, rugosidad cobertura de algas, arena y roca. Se tomó el primer componente generado en el análisis cuando la varianza explicada fue mayor al 60%, luego cada componente fue proyectado en el espacio tridimensional y comparando los ángulos para definir la similitud entre las condiciones de cada elevación para calcular el ángulo de separación entre ellos y determinar así el grado de separación de las pozas en cada estrato con respecto a su conjunto de variables. Valores iguales a cero indican similitud total y valores diferentes de cero indican mayor diferencia. Además, las variables físicas y químicas fueron correlacionadas con la altura aplicando una correlación por rangos de Spearman.

Para conocer la relación de los factores ambientales con la riqueza y abundancia de los peces se utilizó un análisis no paramétrico multivariado. Primero se construyó una matriz de distancias Euclidianas utilizando los factores ambientales de elevación, volumen, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, pH, rugosidad cobertura de algas, arena, rocas y rugosidad de cada poza, se aplicó transformación logarítmica a las variables ambientales  $\ln(X+1)$  y posteriormente fue proyectada utilizando un nMDS. Luego se construyó matriz de similitudes con las variables de riqueza y abundancia de los ensamblajes de peces y se aplicó transformación de raíz cuarta a las abundancias de los ensamblajes. Finalmente se correlacionaron la matriz de similitudes de los datos ambientales con la matriz de datos biológicos (riqueza y abundancia) del ensamblaje de peces utilizando el coeficiente de correlación de Spermán ( $\rho$ ). Este proceso permitió determinar cuál combinación de variables presentó mejor ajuste de correlación entre ambas matrices de distancias y consecuentemente cuales fueron más influyentes en el ensamblaje de peces descrito.

## V. RESULTADOS

### 5.1 Condiciones físico-químicas de la zona intermareal

Las condiciones físicas y químicas del agua en las pozas en zona intermareal variaron considerablemente durante el período de estudio. La temperatura estuvo en el intervalo de 29.8-36.9°C con el valor mínimo registrado en enero y máximo en octubre (Figura 3A). El promedio de temperatura fue mayor en los muestreos de la época lluviosa. Entre las elevaciones durante julio y octubre en la parte baja y media se registraron valores de temperaturas mayores que en la alta, y en el muestreo 3 y 4 la temperatura incrementó desde la parte baja hacia la parte alta ( $S= 0.36$ ,  $p=0.00$ ).

La salinidad estuvo entre 14.1-36.6 PSU, alcanzó su mínimo en enero y máximo en octubre, los valores menores se presentaron durante la época lluviosa. En los muestreos de octubre, enero y abril la salinidad fue menor en la parte baja, en los muestreos de julio, octubre y enero la salinidad fue mayor en la elevación media, y la parte alta presentó la menor y mayor salinidad en los muestreos de enero y abril respectivamente (Figura 3B). No hubo relación entre la altura y la salinidad ( $S= 0.13$ ,  $p=0.28$ ).

El oxígeno disuelto estuvo en el ámbito de 0.25-5.4 mg/L, el valor mínimo se registró en octubre y el máximo en enero. Los mayores valores de oxígeno se presentaron en julio y enero. En relación con la elevación para cada muestreo se registró la disminución del oxígeno disuelto desde la parte baja hacia la parte alta, a excepción de abril en el cual se presentó un comportamiento inverso (Figura 3C) ( $S= -0.53$ ,  $p=0.00$ ).

El pH no se midió en julio pero si en los muestreos siguientes. Los valores de pH oscilaron entre 7.73-9.0 su mínimo se alcanzó en enero y su máximo en octubre. Los mayores valores se presentaron en la época lluviosa durante julio y octubre (Figura 3D). Se observó un incremento del pH desde la parte baja hacia la parte alta pero su relación con la altura fue débil ( $S= 0.25$ ,  $p=0.04$ ).

Tabla 1. Promedios de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH obtenidos en las pozas de marea para julio de 2010, octubre de 2010, enero de 2011 y abril de 2011 en el área natural Los Cóbanos, Municipio de Acajutla, Sonsonate.

Variable	Muestreo			
	Julio	Octubre	Enero	Abril
Temperatura °C	33.97±1.75	33.52±2.46	31.18±1.17	32.41±2.19
Salinidad PSU	31.18±3.36	32.60±1.76	32.60±5.01	34.90±1.15
Oxígeno disuelto mg/L	1.99±1.25	0.65±0.43	2.11±2.01	0.74±0.21
pH	-----	8.60±0.16	8.25±0.13	8.21±0.24

## 5.2 Complejidad estructural de las pozas: rugosidad y cobertura del sustrato

La rugosidad de las pozas estuvo en el intervalo de 0.65-0.97, el valor máximo se registró en abril y el mínimo en julio pero el promedio de rugosidad entre muestreos se mantuvo constante. Las pozas con menor rugosidad se encontraron en el estrato bajo, y las pozas del estrato medio presentaron la mayor rugosidad (Figura 4A), pero no existió relación entre la elevación y la rugosidad ( $S= -0.18$ ,  $p=0.14$ ).

La cobertura de algas estuvo en el ámbito de 0%-52%, los valores mínimos se registraron durante los cuatro muestreos en todas las elevaciones y el máximo en enero; los promedios mayores de cobertura se registraron en la época seca. En relación con la elevación para los muestreos de julio y abril se registró la disminución de la cobertura desde la parte baja hacia la parte alta ( $S= -0.30$ ,  $p=0.01$ ) (Figura 4B).

La cobertura de arena estuvo en el ámbito de 0% -100%, los valores mínimos y máximos se encontraron en julio y octubre. En julio 5 pozas fueron cubiertas por arena (1 del estrato bajo, 2 del estrato medio y 2 del estrato alto) y en octubre fueron 4 pozas (2 del estrato medio y 2 del estrato alto). En relación con la elevación para los muestreos de julio, octubre y abril se registró la

disminución de la cobertura de arena desde la parte baja hacia la parte alta (Figura 4C) pero la correlación entre ambas variables no fue significativa ( $S = -0.22$ ,  $p = 0.08$ ).

La cobertura de rocas estuvo en el ámbito de 0%-100%, el valor mínimo se registró en julio y octubre, y el máximo en octubre. El promedio por muestreo fue mayor durante la época lluviosa. En relación con la elevación para cada muestreo se registró el incremento del porcentaje de cobertura de sustrato rocoso desde la parte baja hacia la parte alta (Figura 4D) ( $S = 0.29$ ,  $p = 0.02$ ).

Tabla 2. Promedios de rugosidad y cobertura de algas, arena y rocas obtenidos en las pozas de marea para los muestreos de julio de 2010, octubre de 2010, enero de 2011 y abril de 2011 en el área natural Los Cóbano, Municipio de Acajutla, Sonsonate.

Variable	Muestreo			
	Julio	Octubre	Enero	Abril
Rugosidad (DL/DR)	0.87±0.07	0.87±0.06	0.89±0.06	0.87±0.08
Algas %	9.00±17	11.00±16	18.00±17	14.00±15
Arena %	37.00±38	37.00±36	45.00±29	40.00±41
Roca %	50.00±38	53.00±34	36.00±23	44.00±33

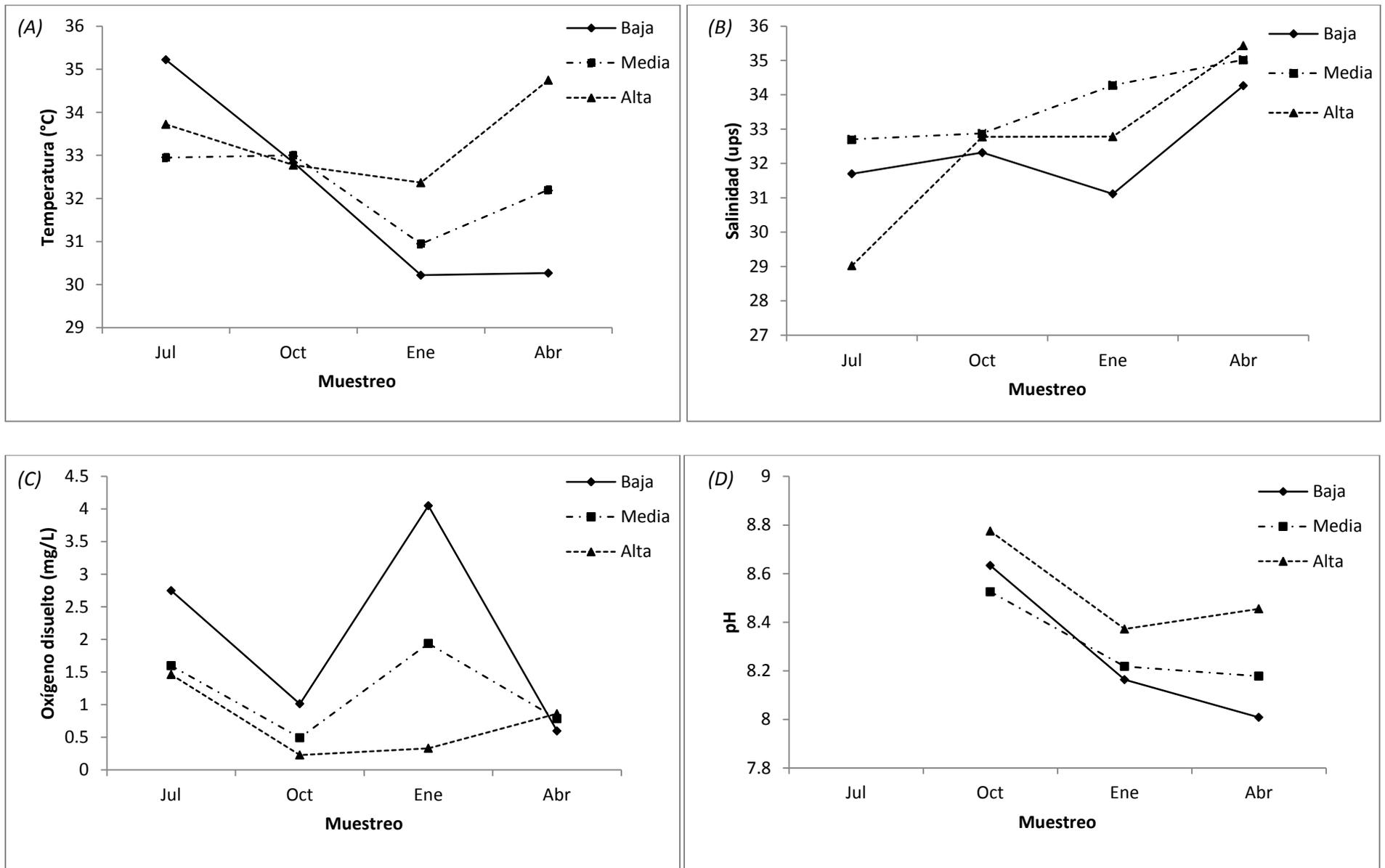


Figura 3. Promedio de temperatura (A), salinidad (B), oxígeno disuelto (C) y pH (D) medidos en julio de 2010, octubre de 2010, enero de 2011 y abril de 2011 en la elevación baja: 3-39 cm, media 40-75 cm y alta 75-110 cm de las pozas de marea en el área natural Los Cóbanos, Municipio de Acajutla, Sonsonate.

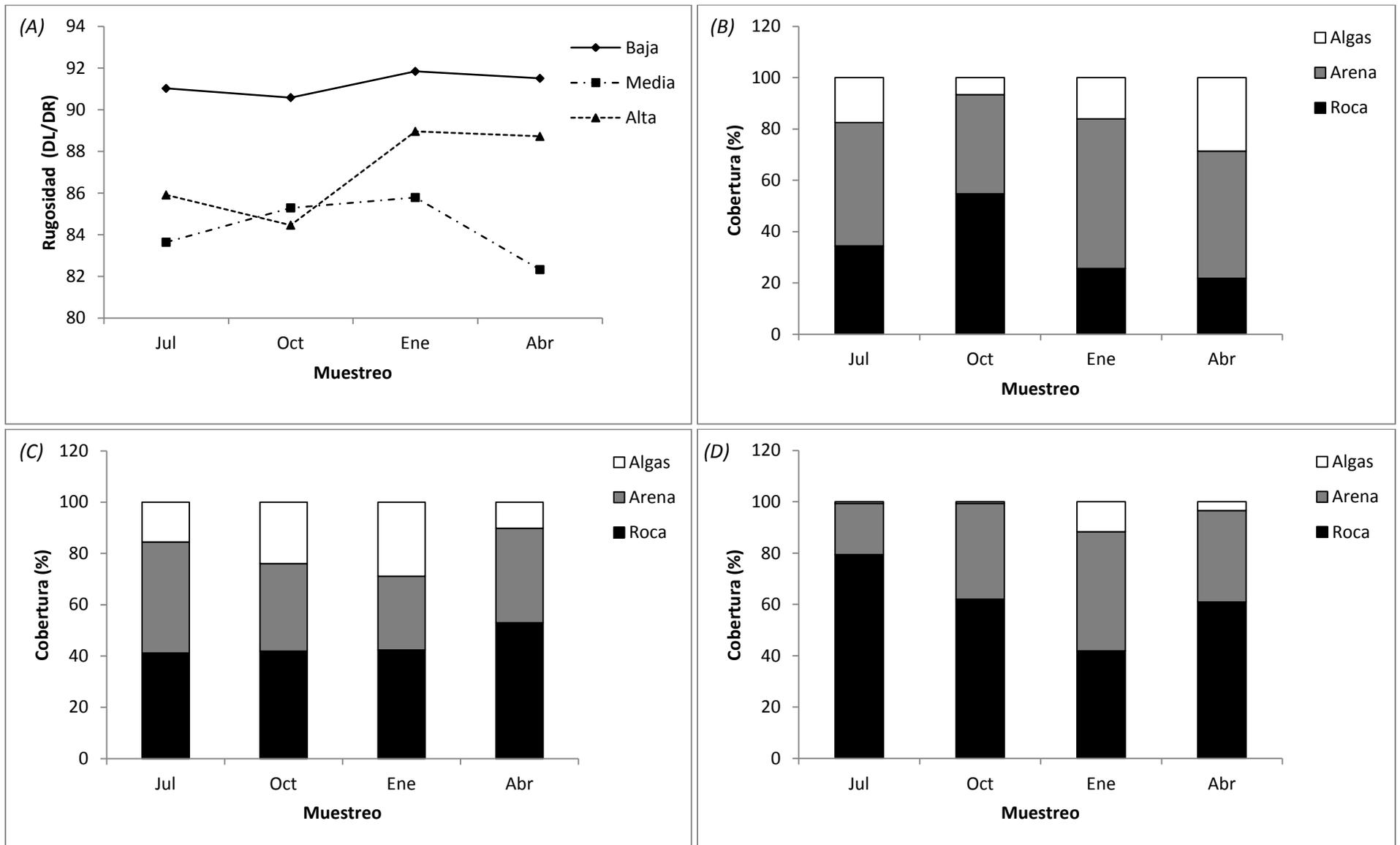


Figura 4. Promedio de rugosidad (A) y porcentaje de cobertura de algas, arena y roca medidos en julio de 2010, octubre de 2010, enero de 2011 y abril de 2011 en la elevación baja (B): 3-39 cm, media (C) 40-75 cm y alta (D) 75-110 cm de las pozas de marea en el área natural Los Cóbanos, Municipio de Acajutla, Sonsonate.

El análisis de componentes principales se utilizó para caracterizar las elevaciones de la zona intermareal de acuerdo al aporte de cada una de las variables, en este caso se consideraron la elevación, volumen, temperatura, salinidad oxígeno disuelto, pH, rugosidad cobertura de algas, arena y roca. En la elevación alta el componente principal 1 explicó el 99.6% de la variación total y la variable que presentó el mayor aporte dentro de la componente fue la altura con -12.495. El resto de variables presentaron un aporte de entre 2.633 hasta 2.851. El componente principal 1 de la elevación media explicó el 98.9% de la variación total y las variables que más aportaron fueron la altura con -9.001, la salinidad -4.926 y la temperatura -4.555, las variables restantes aportaron entre el 3.145 y el 1.205 al componente. El componente principal 1 de la elevación baja explicó el 95% de la variación total en esa altura y las variables que presentaron el mayor aporte al componente fueron la salinidad con -8.481 y la temperatura con -8.399 el resto de variables aportaron entre el 3.456 y el 0.435.

A partir de la comparación del componente 1 de cada altura se detectó que desde la elevación baja hacia la elevación alta existe un incremento en la temperatura, salinidad y pH, y un descenso en la concentración de oxígeno disuelto. En el caso de la rugosidad y la complejidad del sustrato desde estrato bajo hacia el alto se observó la disminución en la cobertura de algas y arena y el incremento de la cobertura de rocas y rugosidad. La mayor separación de los componentes de cada elevación indicó las diferencias de las condiciones ambientales entre los estratos. Las mayores diferencias se presentaron entre el estrato bajo y alto (ángulo de separación=60.72°) determinando que el conjunto de condiciones entre cada sitio fueron marcadamente diferentes, mientras que la elevación media presentó un patrón irregular siendo más similar al estrato alto (ángulo de separación=18.62°) y menos al estrato bajo (ángulo de separación=42.16°).

El análisis de escalamiento multidimensional no métrico mostró segregaciones evidentes entre las pozas de cada elevación indicando que en su conjunto las variables ambientales fueron más similares dentro de cada elevación que entre las elevaciones (Figura 5) en este caso el método presentó un buen ajuste lo cual se evidencia por el valor de stress lo que indica que la representación no altera la realidad de los datos.

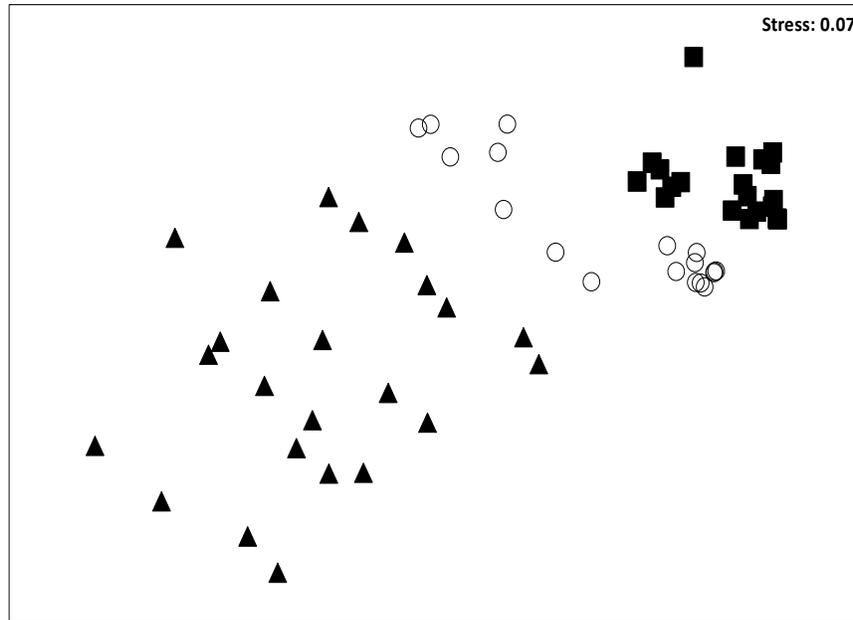


Figura 5. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (nMDS) comparando las variables ambientales de las pozas por elevación baja (▲), media (○) y alta (■) en Los Cóbanos, Acajutla en los años 2010 y 2011.

### 5.3 Composición taxonómica, abundancia y estructura del ensamblaje de peces

Se registraron 2,384 individuos que representan 45 especies, 9 especies tipo, 39 géneros y 24 familias. Las familias dominantes en abundancia fueron Gobiidae (746 individuos ó 31.29%), Pomacentridae (546 individuos ó 22.90%), Eleotridae (247 individuos ó 10.36%). Las familias dominantes en riqueza de especies fueron Pomacentridae (5 especies), Gobiidae, Serranidae, Labridae (4 especies cada una), Labrisomidae y Lutjanidae con 3 especies cada una (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron *Bathygobius ramosus* (27.76%), *Stegastes acapulcoensis* (11.07%), *Dormitator latifrons* (10.36%), *Abudefduf concolor* (9.85%), *Sargocentron suborbitalis* (9.10%) y *Epinephelus labriformis* (5.41%). Las 48 especies restantes presentaron valores de abundancia inferiores al 5% (Tabla 1). La frecuencia de aparición de las especies por muestreo y elevación puede observarse en la tabla 1.

Respecto a las categorías de residencia los peces transitorios estuvieron representados por 1396 individuos (58.55%) y 23 especies, los residentes por 951 individuos (39.89%) y 9 especies y los accidentales 37 individuos (1.55%) y 23 especies. Las afinidades de comportamiento reflejan que 46

especies presentaron comportamiento solitario, 2 especies un comportamiento estrictamente grupal y 6 especies fueron observadas con ambos tipos de conducta. Dentro de las especies solitarias 22 presentaron un comportamiento críptico, 1 comportamiento territorial y *Bathygobius ramosus* fue clasificado dentro de ambas subcategorías. Las especies con comportamiento grupal no se observaron dentro de las subcategorías críptico o territorial (Tabla 3).

La estructura de tallas reveló que de los 2,384 individuos capturados, 303 (12.70%) individuos estaban en estado adulto, 1683 (70.59%) en estado juvenil, 266 (11.15%) en estado larval y 132 individuos (5.53%) cuyo estado de desarrollo no fue determinado debido a que no se identificaron hasta nivel de especie.

Tabla 3. Abundancia, fase de vida, afinidad de comportamiento, categoría de residencia, longitud total (LT) y frecuencia de aparición por muestreo y elevación del ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos capturados en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011. N= abundancia, A= adulto, J=joven, S= solitario, C=críptico, G=grupal, T=territorial, DE= desviación estándar.

Especie	N	Fase de Vida	Afinidad de Comportamiento	Categoría de Residencia	Intervalo de tallas (mm)	Promedio±DE	Julio			Octubre			Enero			Abril		
							B	M	A	B	M	A	B	M	A	B	M	A
Apogonidae																		
<i>Apogon dovii</i>	1	A	S	Accidental	75	----				•								
Blennidae																		
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	8	J-A	S-C	Accidental	59-95	77.87±14.89												•
Bothidae																		
<i>Engyophrys santilaurentia</i>	1	J	S	Accidental	14	----					•							
Carangidae																		
<i>Caranx caninus</i>	3	J	S	Accidental	59-70	66.00±6.08		•										
Eleotridae																		
<i>Dormitaror latifrons</i>	247	L	G	Transitorio	10-20.1	12.30±1.05								•				
Gerreidae																		
<i>Eucinostomus currani</i>	38	J	S-G	Transitorio	13-76	25.39±16.21		•		•	•		•	•				•
Gobiesocidae																		
<i>Gobiesox daedaleus</i>	3	J	S-C	Residente	40-50	43.33±5.77					•							
<i>Gobiesox sp1</i>	95	----	S-C	Residente	12-45	29.40±7.70						•	•	•	•			•
<i>Gobiesox sp2</i>	2	----	S-C	Accidental	14-20	17.00±4.24						•						
<i>Gobiesox sp3</i>	1	----	S-C	Accidental	30	----												•
<i>Tomicodon sp1</i>	2	----	S-C	Accidental	18-20	19.00±1.41					•							
<i>Tomicodon sp2.</i>	1	----	S-C	Accidental	15	----						•						
<i>Tomicodon sp3.</i>	1	----	S-C	Accidental	18	----						•						
<i>Tomicodon sp4.</i>	1	----	S-C	Accidental	14	----							•					
<i>Tomicodon sp5.</i>	10	----	S-C	Residente	13-21	18.90±2.55							•				•	
<i>Tomicodon sp6.</i>	14	----	S-C	Residente	12-24	17.71±3.14							•	•	•	•	•	•
<i>Tomicodon zebra</i>	2	----	S-C	Residente	16-25	20.50±6.36					•		•					
Gobiidae																		
<i>Bathygobius ramosus</i>	662	J-A	S-C-T	Residente	6-97	34.35±14.81	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Gobionellus microdon</i>	19	L	G	Transitorio	15.3-16.6	15.82±0.28							•					
<i>Enypnias aceras</i>	1	J	S-C	Accidental	39	----					•							
<i>Gobiosoma paradoxum</i>	64	J	S-C	Residente	10-27	18.84±3.99							•	•		•	•	•
Grammistidae																		
<i>Rypticus bicolor</i>	4	J	S	Transitorio	21-70	55.25±20.90			•				•					•
<i>Rypticus nigripinnis</i>	21	J	S	Transitorio	16-104	49.23±22.24	•	•		•	•		•				•	•
Holocentridae																		
<i>Sargocentron suborbitalis</i>	217	J-A	S	Transitorio	42-130	75.96±19.43	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Labridae																		
<i>Halichoeres chierchiaie</i>	1	J	S	Accidental	30	----												•

Continuación tabla 3

<i>Halichoeres dispilus</i>	1	J	S	Accidental	74	----	•											
<i>Halichoeres nicholsi</i>	33	J	S-G	Transitorio	10-60	22.21±14.93		•	•	•	•							
<i>Thalassoma lucassanum</i>	4	J	S	Transitorio	20-25	22.75±2.62				•	•	•	•					
Labrisomidae																		
<i>Malacoctenus zonifer</i>	76	J-A	S-C	Residente	51-66	52.94±9.89	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Paraclinus beebi</i>	1			Accidental	22	----											•	
<i>Paraclinus monophthalmus</i>	9		S-C	Transitorio	14-31	23.33±4.84					•	•						•
Lutjanidae																		
<i>Lutjanus argentiventris</i>	13	J	S	Transitorio	24-190	100.00±52.67	•		•									
<i>Lutjanus colorado</i>	2	J	S	Accidental	25-26	25.50±0.70												
<i>Lutjanus jordani</i>	1	J	S	Accidental	25	----	•											
Mugilidae																		
<i>Mugil curema</i>	89	J	S-G	Transitorio	30-94	64.48±17.37	•	•	•				•			•	•	•
Muraenidae																		
<i>Echidna nocturna</i>	25	J-A	S-C	Residente	132-650	292.44±139.32	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Muraena lentiginosa</i>	1	J	S-C	Accidental	206	----												•
Nomeidae																		
<i>Psenes cyanophrys</i>	1	J	S	Accidental	29	----					•							
Ophichthidae																		
<i>Myrichthys tigrinus</i>	3	J-A	S-C	Accidental	20-35	266.66±17.37							•		•			
Pomacanthidae																		
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	11	J	S	Transitorio	21-50	30.90±10.07				•	•	•	•	•		•	•	
Pomacentridae																		
<i>Abudefduf concolor</i>	235	J	S-G	Transitorio	11-74	26.76±11.17	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Abudefduf troschelii</i>	39	J	S-G	Transitorio	19-76	36.84±14.70	•	•	•	•	•		•		•	•	•	•
<i>Microespathodon dorsalis</i>	2	J	S	Accidental	50-70	60.00±14.14				•								
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	264		S-T	Transitorio	10-170	75.03±28.33	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Stegastes flavilatus</i>	6	J	S	Transitorio	15-50	30.00±11.45				•								•
Scaridae																		
<i>Nicholsina denticulata</i>	1	J	S	Accidental	64	----	•											
Scorpaenidae																		
<i>Scorpaena plumieri mistes</i>	3	J	S-C	Transitorio	90-115	101.66±12.58	•											•
Serranidae																		
<i>Cephalopholis panamensis</i>	7	J	S	Transitorio	40-119	86.57±27.47				•	•		•			•		
<i>Epinephelus analogus</i>	1	J	S	Accidental	51	----												•
<i>Epinephelus labriformis</i>	129	J	S	Transitorio	19-220	95.00±30.05	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Mycteroperca xenarcha</i>	1	J	S	Accidental	25	----												•
Syngnathidae																		
<i>Doryramphus exisus</i>	2	J-A	S	Accidental	22-54	38.00±22.62				•								•
Tetradontidae																		
<i>Arothron hispidus</i>	2	J	S	Transitorio	19-81	50.00±43.84							•				•	
<i>Arothron meleagris</i>	3	J	S	Transitorio	19-42	27.33±12.64											•	•

## 5.4 Riqueza, abundancia, diversidad y estructura temporal del ensamblaje de peces intermareales

Los valores acumulados de riqueza y abundancia presentaron una tendencia al incremento desde julio hasta enero, disminuyendo en abril. Los menores valores de riqueza y abundancia corresponden al mes de julio con 21 especies y 343 individuos en contraste los mayores correspondieron al mes de enero con 35 especies y 946 individuos. El patrón se mantuvo al utilizar el promedio de riqueza y abundancia de peces por poza con los datos estandarizados a metro cúbico.

El análisis de tres dimensiones ( $S$ ) reveló que el cambio desde julio a enero estuvo relacionado con el incremento de la riqueza y la abundancia. En abril disminuyó la riqueza y abundancia en comparación con enero, a pesar de ello, fue superior en ambos aspectos con respecto a los muestreos de julio y octubre. El valor de equidad obtenido en enero (muestreo 3) fue el segundo mayor lo que indica que las especies que lo integraron presentaron abundancias homogéneas y sus variaciones entre muestreos no fueron significativas (Figura 6).

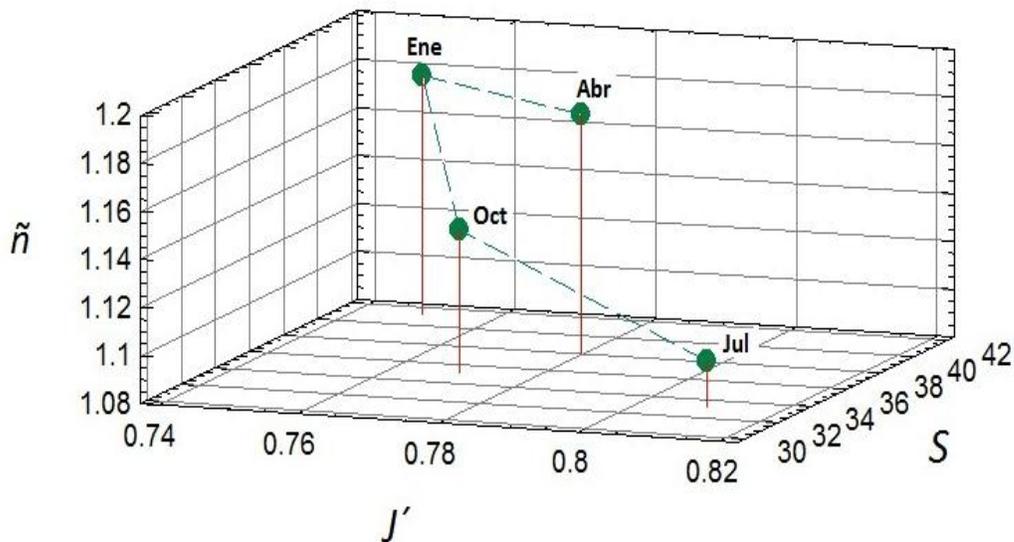


Figura 6. Valores del índice de Abundancia ( $\tilde{n}$ )\*\*, índice de equidad de Pielou ( $J'$ )\*\* y riqueza ( $S$ )\*\* calculados por muestreo para los ensamblajes de peces intermareales de Los Cóbano, Acajutla en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011. (\*\*) Valores calculados con estandarización de  $20\text{m}^3$ .

En la estructura de residencia el aporte de las especies residentes, transitorias y accidentales varió temporalmente en abundancia y en riqueza. El porcentaje de abundancia de peces residentes incrementó pasando del 27% en julio hasta el 50% en abril. La abundancia de peces transitorios disminuyó desde el 70% en julio hasta el 47% en abril. La abundancia de las especies accidentales se mantuvo entre 1% y 2% durante los cuatro muestreos y no presentó alguna tendencia específica (Figura 7).

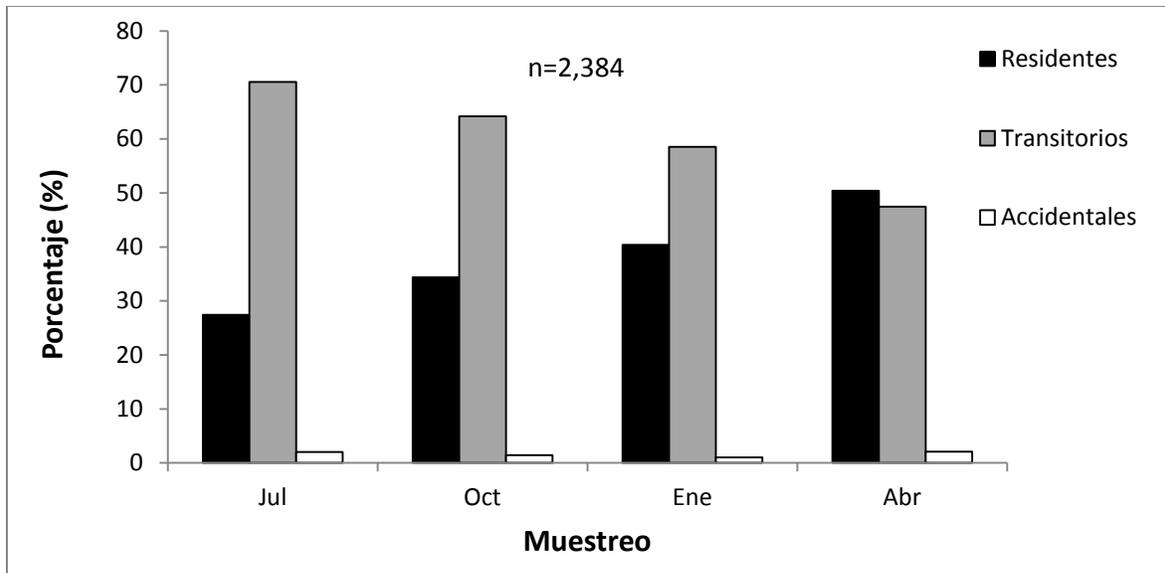


Figura 7. Abundancia expresada como porcentaje de contribución de los peces residentes, transitorios y accidentales por muestreo para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011.

La riqueza de especies presentó un patrón constante durante los cuatro muestreos. Las especies residentes aportaron entre el 19 y 25% del ensamblaje en cada muestreo. Los transitorios aportaron la mayor cantidad de especies en cada periodo de muestreo contribuyendo con valores entre el 50 y 61% del ensamblaje (Figura 8). Los accidentales contribuyeron con porcentajes entre el 19 y 25%. Aunque el porcentaje de contribución mostró un patrón constante en las categorías transitorio y accidental algunas especies del ensamblaje fueron diferentes entre los muestreos.

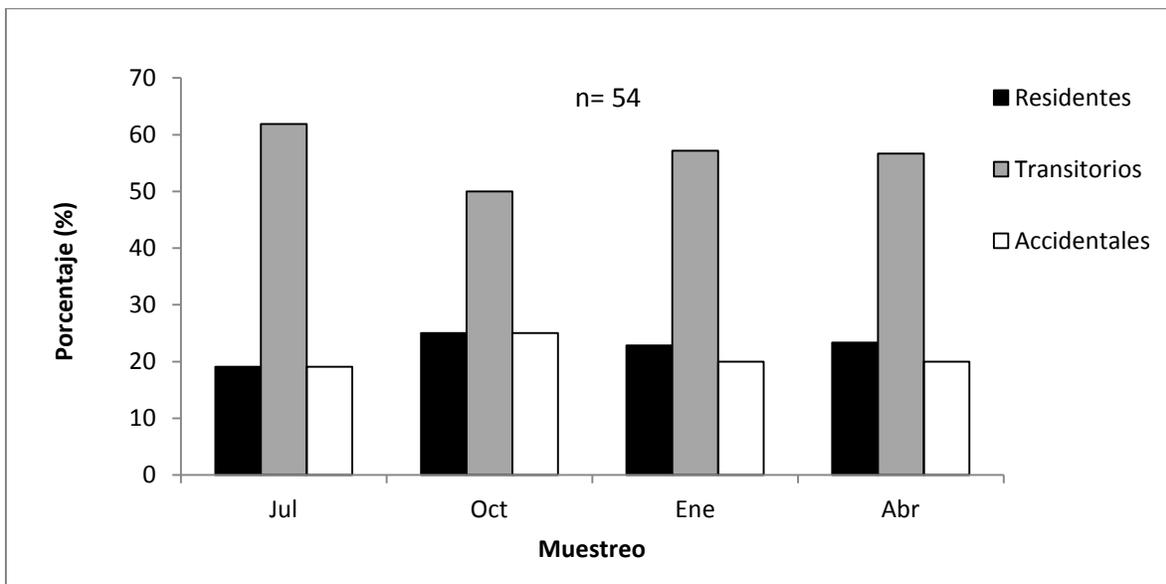


Figura 8. Riqueza de especies expresada como porcentaje de contribución de los peces residentes, transitorios y accidentales por muestreo para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011.

La estructura de edad reveló que los peces juveniles fueron más abundantes que los adultos durante todos los muestreos aportando entre el 57 y 85% del ensamblaje. El porcentaje mínimo de peces juveniles se presentó en enero y el máximo en octubre. Los peces en estado adulto estuvieron presentes en los cuatro muestreos y contribuyeron con valores entre el 7 y 21% del ensamblaje. Peces en fase larval se observaron enero y conformaron el 28% del ensamblaje.

El análisis de escalamiento multidimensional no métrico no mostró segregaciones evidentes entre muestreos en los ensamblajes de peces (Figura 9), hecho que pudo deberse al valor de estrés del modelo. Sin embargo el ANOSIM reveló diferencias ( $R=0.11$ ,  $p=0.03$ ), las cuales se presentaron entre los muestreos de julio y enero ( $R=0.265$ ,  $p=0.01$ ) y octubre y enero ( $R=0.142$ ,  $p=0.04$ ). Las diferencias entre los muestreos de julio y enero estuvieron dadas por el incremento en la abundancia de *Gobiesox sp1* (10.65%), *Abudefduf concolor* (8.91) y *Bathygobius ramosus* (6.48%) de julio a enero y la disminución en abundancia de *Stegastes acapulcoensis* (9.80%), *Sargocentron suborbitalis* (7.86%), *Malacoctenus zonifer* (6.99%) que en conjunto aportaron el 50.69% de la diferencia. Las diferencias entre los muestreos de octubre y enero estuvieron dadas por el incremento en la abundancia de *Gobiesox sp1* (9.53%), *Malacoctenus zonifer* (5.55%), *Bathygobius ramosus* (5.54%) y

*Sargocentron suborbitalis* (6.86%) de octubre a enero y la disminución en abundancia de *Stegastes acapulcoensis* (8.19%), *Abudefduf concolor* (8.6%) y *Epinephelus labriformis* (6.78%), que en conjunto aportaron el 50.61% de la diferencia.

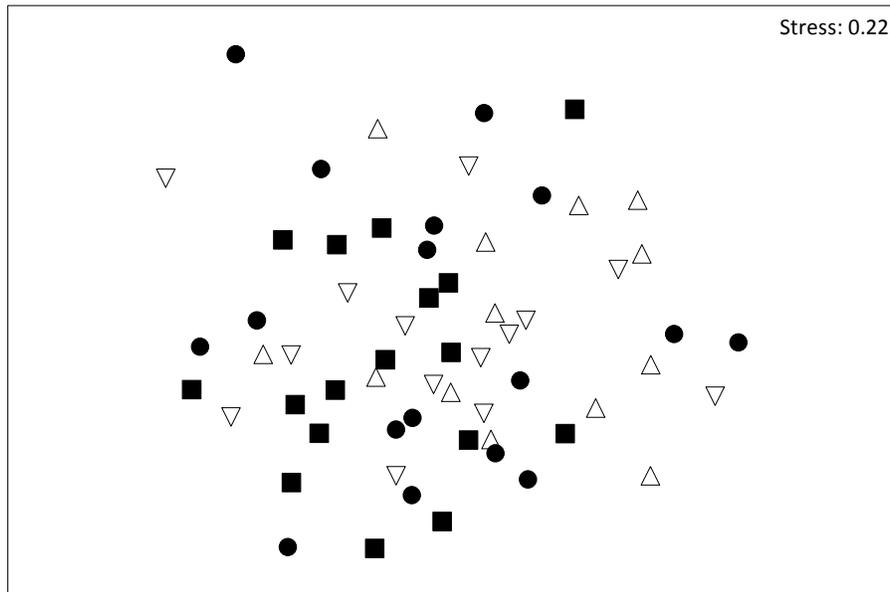


Figura 9. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (nMDS) comparando los ensamblajes de peces de la época lluviosa julio ( $\Delta$ ) y octubre ( $\nabla$ ) y época seca enero ( $\blacksquare$ ) y abril ( $\bullet$ ) para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla en los años 2010 y 2011.

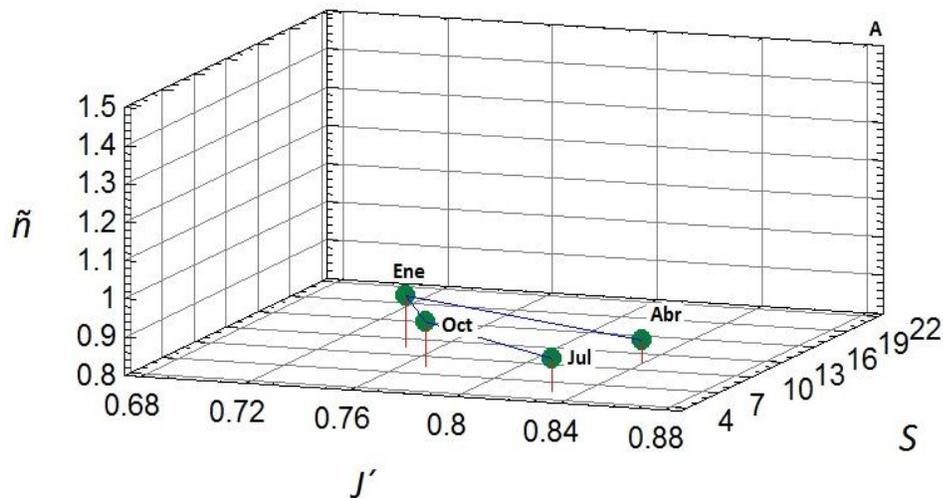
### 5.5 Riqueza, abundancia, diversidad y estructura del ensamblaje de peces por elevación.

Con los datos absolutos el estrato bajo de la zona intermareal presentó mayor riqueza de especies (36) y está disminuyó hacia la zona media (35) y alta (24). Los datos de abundancia presentan un patrón diferente y la altura a la cual se presentó mayor abundancia de peces fue la media (924) seguida de la elevación baja (771) y alta (689). Con los datos estandarizados por volumen la riqueza y abundancia fue mayor en los estratos medio y alto (Figura 10 A, B y C).

Los datos de riqueza y abundancia dentro de cada elevación fueron comparados entre muestreos para evaluar su homogeneidad. No se detectaron diferencias en las riquezas entre

muestreos de la elevación baja (Kruskall-Wallis=3.08,  $p=0.37$ ), media (Kruskall-Wallis=0.87,  $p=0.83$ ) y alta (Kruskall-Wallis=0.87,  $p=0.83$ ), ni en las abundancias de la elevación baja (Kruskall-Wallis=2.65,  $p=0.44$ ), media (Kruskall-Wallis=4.83,  $p=0.18$ ) y alta (Kruskall-Wallis=0.40,  $p=0.93$ ) por tanto se utilizaron los datos acumulados estandarizados por volumen en cada elevación para comparar la riqueza y abundancia de los peces. La riqueza y abundancia fueron diferentes entre las elevaciones (riqueza Kruskall-Wallis=7.62,  $p=0.02$ , abundancia Kruskall-Wallis=17.04,  $p=0.00$ ) y el estrato bajo difirió en ambos aspectos del medio y alto.

La relación entre los índices de abundancia ( $\tilde{n}$ ), equidad de Pielou ( $J'$ ) y riqueza de especies ( $S$ ) reveló que la elevación baja presentó menor abundancia y riqueza en los cuatro muestreos (Figura 10A). La elevación media se caracterizó por abundancias mayores que las de la elevación baja y similares a los de la parte alta, su riqueza fue alta en todos los muestreos pero la equidad de especies dentro de esta elevación disminuyó desde julio a enero indicando que las abundancias se concentraron en pocas especies (Figura 10B). La elevación alta presentó valores elevados de abundancia aunque su riqueza fue inferior a las de la zona media y los valores de equidad más altos se registraron en el muestreo de enero y abril (Figura 10C).



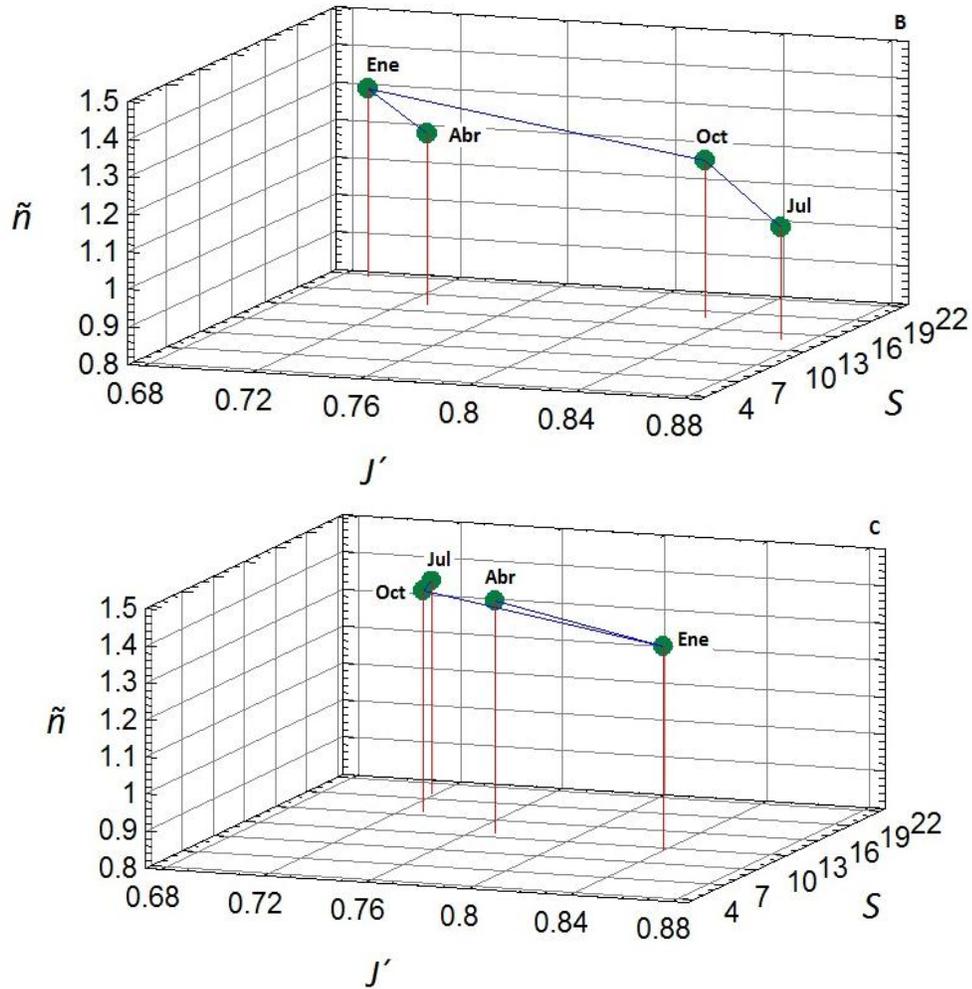


Figura 10. Valores del índice de Abundancia ( $\tilde{n}$ )\*\*, índice de equidad de Pielou ( $J'$ )\*\* y riqueza ( $S$ )\*\* calculados para las elevaciones baja (A), media (B) y alta (C) por muestreo en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011 para los ensamblajes de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla. (\*\*) Valores calculados con estandarización de  $20\text{m}^3$ .

En la estructura de residencia el aporte de las especies residentes, transitorias y accidentales varió en abundancia y riqueza de acuerdo con la elevación. Los peces transitorios fueron más abundantes en la parte baja y media pero fueron superados por los residentes en el estrato alto. Los peces accidentales aportaron poco en la abundancia y disminuyeron en abundancia desde la parte baja hacia la alta (Figura 11).

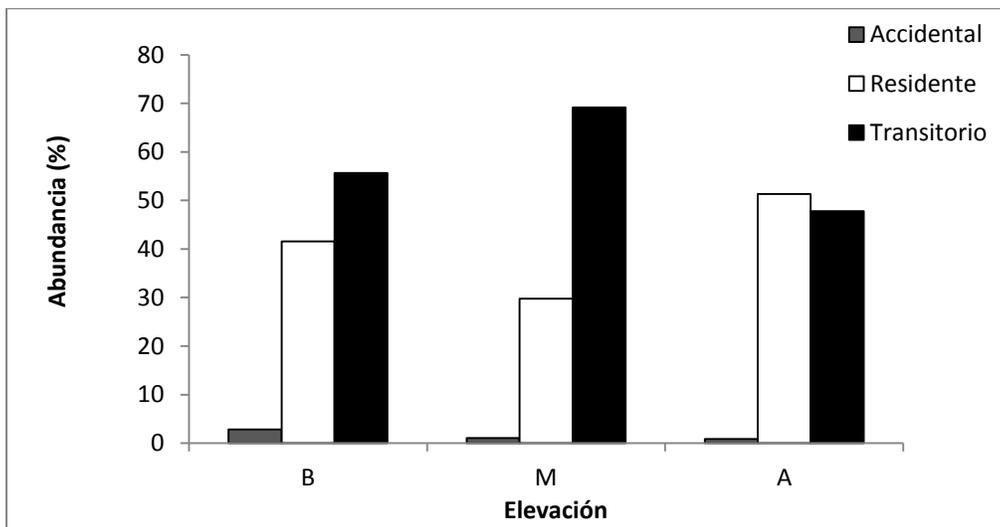


Figura 11. Porcentaje de abundancia de los peces residentes, transitorios y accidentales en la elevación baja (B), media (M) y alta (A) para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla de julio de 2010 a abril de 2011.

La riqueza de especies presentó un patrón constante en las elevaciones durante los cuatro periodos de muestreo. Los transitorios incluyeron la mayor cantidad de especies en los tres estratos y fue mayor en la parte media, los residentes fueron el segundo grupo más importante y su proporción de riqueza incrementó desde el estrato bajo hacia el estrato alto. Los peces accidentales tuvieron las menores proporciones en todos los estratos y su menor proporción en la parte media (Figura 12).

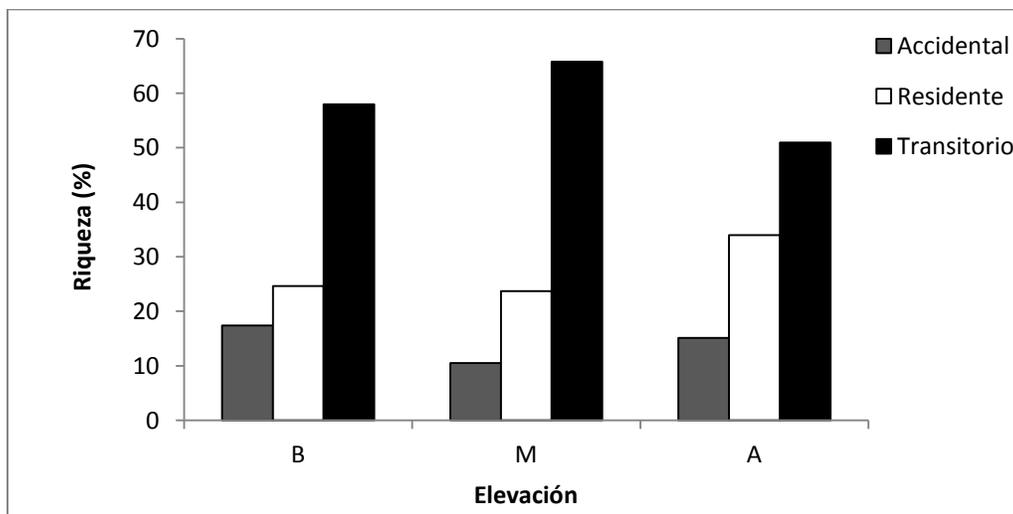


Figura 12. Porcentaje de riqueza de los peces residentes, transitorios y accidentales en la elevación baja (B), media (M) y alta (A) para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla de julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011.

El análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico reveló agrupaciones claras entre las pozas de los estratos bajo y alto pero no para el estrato medio que se mostró disperso entre la elevación baja y alta. La causa de este resultado se debe probablemente al valor de stress (0.22) presentado durante el cambio de los datos multidimensionales a datos bidimensionales (Figura 13). Sin embargo el ANOSIM reveló la existencia de diferencias con respecto a la elevación ( $R= 0.188$ ,  $p= 0.01$ ). La comparación por pares (pairwise comparisons) mostró que las diferencias existieron entre todas las elevaciones (baja y media  $R= 0.15$   $p= 0.01$ , baja y alta  $R= 0.30$   $p= 0.01$  y media y alta  $R= 0.076$   $p= 0.03$ ).

El análisis de Porcentajes de Similitud (SIMPER) reveló que las diferencias entre la elevación baja y media se debieron a el aumento en abundancia de *Abudefduf concolor* (8.13%), *Bathygobius ramosus* (6.73%), *Epinephelus labriformis* (6.46%), *Malacoctenus zonifer* (6.16%), *Gobiesox sp1* (5.55%), *Echidna nocturna* (4.55%) desde la parte baja hacia la media y *Stegastes acapulcoensis* (7.44%) y *Sargocentron suborbitalis* (5.96%) que disminuyeron en abundancia desde la parte baja hacia la media y en conjunto contribuyeron con el 50.98% de la diferencia entre ambas elevaciones.

Las diferencias entre la elevación baja y alta se debieron al aumento de la abundancia de *Abudefduf concolor* (10.98%), *Stegastes acapulcoensis* (10.00%), *Sargocentron suborbitalis* (7.86%), *Gobiesox sp1* (7.60%), *Epinephelus labriformis* (7.01%), *Bathygobius ramosus* (6.83%) y *Malacoctenus zonifer* (6.78%) que contribuyeron con el 57.06% de la diferencia entre ambas elevaciones.

Las diferencias entre la elevación media y alta se debieron a el incremento en abundancia desde la parte media hacia la alta de *Stegastes acapulcoensis* (9.47%), *Abudefduf concolor* (9.07%), *Sargocentron suborbitalis* (7.77%), *Gobiesox sp1* (7.73%), *Epinephelus labriformis* (6.79%), *Mugil curema* (5.12%) y la disminución de *Malacoctenus zonifer* (8.25%) que contribuyeron con el 54.19% de la diferencia entre estas elevaciones. La relación del ensamblaje de peces con los factores ambientales reveló que el volumen y la altura presentaron las mejores correlaciones ( $R=0.25$ ) con los ensamblajes de peces en la zona intermareal de los Cóbanos.

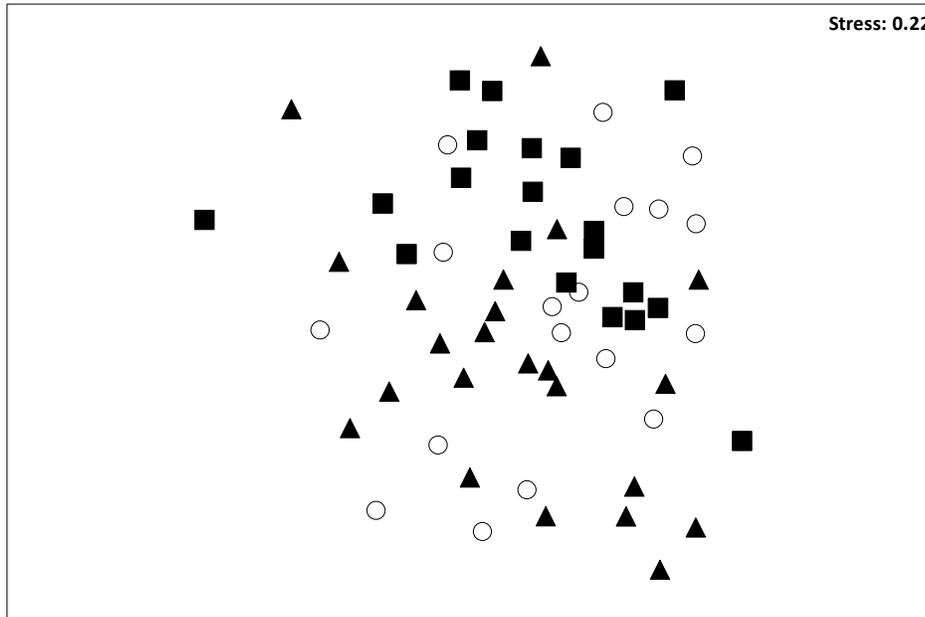


Figura 13. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (nMDS) comparando los ensamblajes de peces de la elevación baja (▲), media (○) y alta (■) para el ensamblaje de peces intermareales de Los Cóbanos, Acajutla en los años 2010 y 2011.

## 5.6 Estructura de tallas de acuerdo con la elevación de las pozas intermareales

Los peces residentes *Bathygobius ramosus* (662), *Malacoctenus zonifer* (76), *Gobiesox. sp.1* (95) y los transitorios *Sargocentron suborbitalis* (217), *Stegastes acapulcoensis* (264), *Epinephelus labriformis* (129), *Abudefduf concolor* (235) y *Mugil curema* (89) presentaron la mayor abundancia durante el periodo de estudio. Los datos acumulados de Longitud Total (LT mm) de cada especie fueron comparados en cada altitud de la zona intermareal.

Para *Bathygobius ramosus* el intervalo de longitud total (LT) estuvo entre 6 y 97mm con promedio de  $34.35 \pm 14.81$ . Con relación a la altitud el promedio de Longitud Total en la parte baja ( $31.14 \pm 12.63$ ), media ( $33.93 \pm 17.11$ ) y alta ( $38.32 \pm 13.88$ ) presentó un incremento desde la parte baja hacia la alta y las diferencias se detectaron entre la altura baja y alta (Kruskall-Wallis Test=33.52  $p < 0.00$ ) (Figura 14a).

*Malacoctenus zonifer* presentó medidas de longitud total entre 51 y 66mm con promedio de  $52.94 \pm 9.89$ . El promedio en la parte baja ( $36 \pm \dots$ ), media ( $50.28 \pm 10.54$ ) y alta ( $55.32 \pm 8.64$ ) incrementó

desde la parte baja hacia la parte alta y las diferencias se detectaron entre todas las elevaciones (Kruskall-Wallis Test=6.36  $p<0.04$ ) (Figura 14b).

El intervalo de medidas de *Gobiosox* sp.1 estuvo entre 12 y 45mm y su promedio  $29.40\pm 7.70$ . De acuerdo con la altura en la parte baja ( $37.31\pm 6.97$ ), media ( $53.34\pm 7.07$ ) y alta ( $55.24\pm 7.95$ ) existió una tendencia al incremento desde la parte baja hacia la parte alta, y las diferencias se detectaron entre las elevaciones baja-media y baja-alta (Kruskall-Wallis Test = 9.18  $p<0.01$ ) (Figura 14c).

Para *Gobiosoma paradoxum* los intervalos de medidas estuvieron entre 10 y 27mm con promedio de  $18.84 \pm 3.89$ . El promedio para la parte baja ( $17.81\pm 3.77$ ), media ( $18.12\pm 4.91$ ) y alta ( $19.22\pm 4.30$ ) presentó tendencia al incremento desde las elevaciones baja hacia la alta. Sin embargo para esta especie no se detectaron diferencias entre los niveles (Kruskall-Wallis = 1.05749  $p < 0.58$ ) (Figura 14d).

*Sargocentron suborbitalis* presentó un intervalo de tallas entre 42 y 130mm con promedio igual a  $75.95\pm 19.46$ . Por altura, los promedios en la parte baja fueron  $71.77\pm 15.55$ , media  $86.56 \pm 24.59$  y alta  $72.66\pm 15.66$ . En este caso los promedios de longitud total de los peces fueron mayores en la parte media y significativamente superiores a los de la parte alta y baja (Kruskall-Wallis = 14.17  $p < 0.00$ ) (Figura 11e).

*Stegastes acapulcoensis* estuvo en el intervalo de longitud total de 10-170 con promedio de  $75.03 \pm 28.33$ . Su promedio para la parte baja ( $71.29\pm 24.37$ ), media ( $97.00\pm 33.50$ ) y alta ( $58.88\pm 11.49$ ) presentó una concentración de individuos de tallas mayores en la parte media. En este caso existieron diferencias entre las longitudes de todas las elevaciones (Kruskall-Wallis = 55.60  $p=0.00$ ) (Figura 14f).

El pez *Epinephelus labriformis* presentó longitudes totales entre 19 y 220 mm con promedio de  $95.00\pm 30.05$ . De acuerdo con la altura en la parte baja ( $100.53\pm 32.15$ ), media ( $95.94\pm 29.12$ ) y alta ( $82.83\pm 23.35$ ) se presentó una tendencia decreciente en la longitud desde la parte baja hacia la parte

alta. Las diferencias en longitud para esta especie solo se ubicaron entre la elevación baja y alta (Kruskall-Wallis = 7.03 p=0.02) (Figura 14g).

Para *Abudefduf concolor* el intervalo de longitud total fue 11 y 74mm con promedio de 26.76 ±11.17. Por altura, su promedio en la parte baja (22.13±8.50), media (24.50±8.80) y alta (28.86 ±12.10) refleja un incremento en el tamaño de los peces desde la parte baja hacia la alta con diferencias entre las elevaciones baja y alta (Kruskall-Wallis = 15.01 p <0.00) (Figura 14h).

*Mugil curema* solo estuvo presente en la elevación media y alta. Su intervalo de tallas fue 30-94 con promedio de 64.48±17.37. Por altura los promedios presentaron una tendencia al incremento desde la parte media (42.01 ±17.91) hacia la parte alta (48.05 ±16.87). Sin embargo no existieron diferencias significativas para esta especie en cuanto a la longitud total por altura (Kruskall-Wallis = 1.22 p=0.26) (Figura 14i).

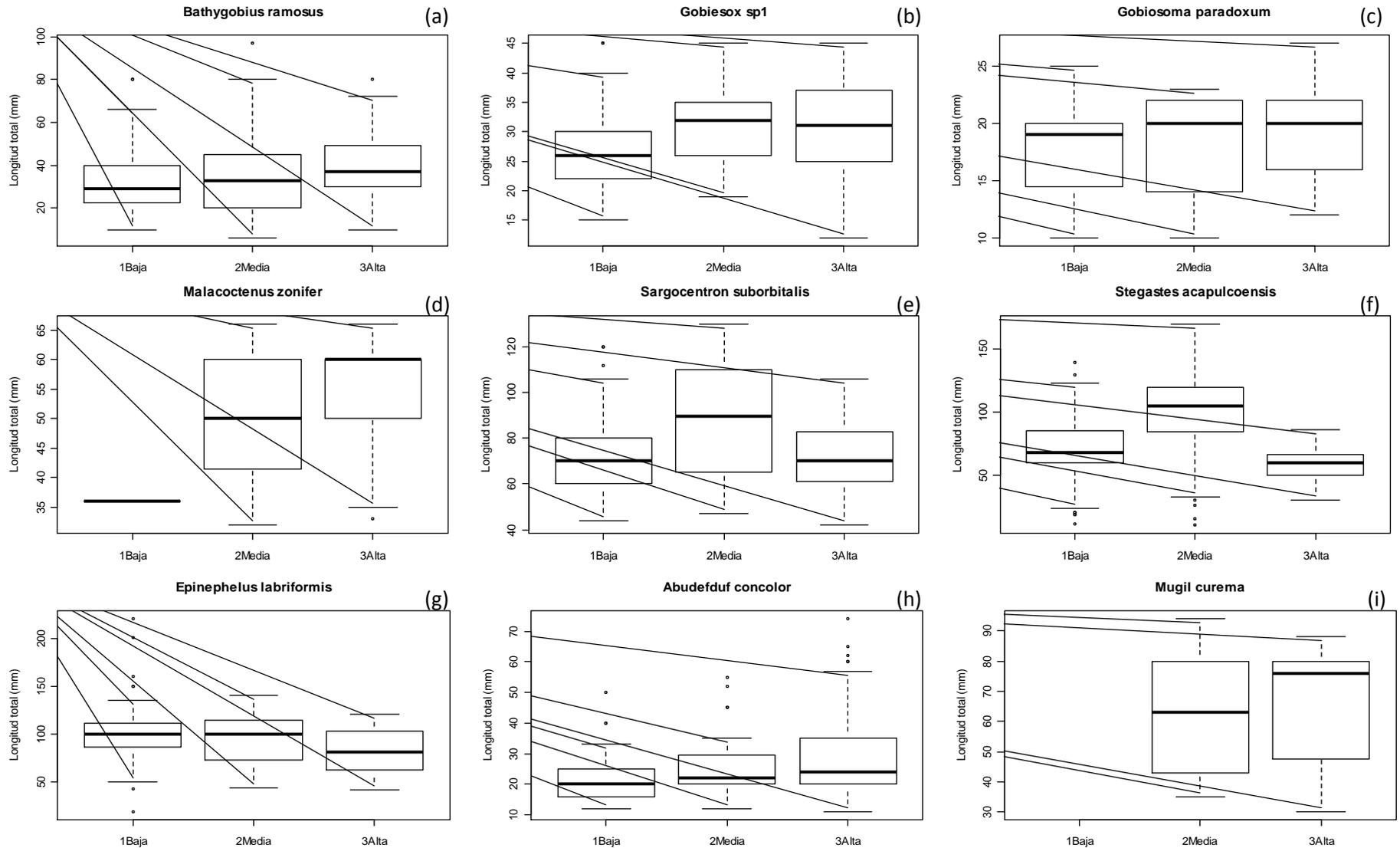


Figura 14. Comparación de la distribución de longitud total (mm) de *Bathygobius ramosus* (a), *Gobiesox sp1* (b), *Gobiosoma paradoxum* (c), *Malacoctenus zonifer* (d), *Sargocentron suborbitalis* (e), *Stegastes acapulcoensis* (f), *Epinephelus labriformis* (g), *Abudedefduf concolor* (h) y *Mugil curema* (i) en la elevación baja (1Baja: 3-39cm), media (2Media: 40-75 cm) y alta (3Alta:75-110 cm) de la zona intermareal rocosa de Los Cóbanos, Acajutla colectados en julio y octubre de 2010 y enero y abril de 2011.

## VI. DISCUSIÓN

En el POT las temperaturas del agua son mayores durante la estación lluviosa y este patrón se ha presentado en estudios realizados en los Cóbano por Lemus *et al.* (1994) y otros ecosistemas marinos de la costa de El Salvador como la Bahía de la Unión y el Golfo de Fonseca (Marín 2011; Valle-Levinsong y Bosley 2003) y en la Bahía de Panamá (D´Croz y Robertson 1997). Las variaciones de temperatura de la zona intermareal presentaron el mismo patrón alcanzando los valores más altos en los muestreos de la época lluviosa en julio y octubre. Entre las pozas de marea de la parte baja y alta la temperatura fluctuó 6.4 °C. Sin embargo Davies (2001), establece que la temperatura de las pozas de marea con respecto a la zona submareal fue 9°C superior en pozas de California, Hernández *et al.* (2002) informa variaciones entre las pozas de la parte baja y alta de 14.1°C en la costa central de Chile, y Metaxas y Scheibling (1993) mencionan que estas diferencias pueden ser mayores a 15°C.

La salinidad fue menor en la época lluviosa durante julio y mayor en abril durante la época seca. Este patrón se debe al incremento en las precipitaciones durante esta época, que superó en un 120% a la precipitación normal registrada para este mes (SNET 2011), que consecuentemente aumentó del aporte de agua dulce por lluvias y la descarga de los ríos Venado y El Almendro que se encuentran dentro del área de estudio, y afectan la composición química del agua en la zona intermareal.

El oxígeno disuelto alcanzó su mayor valor en enero y menor en octubre. Los valores de oxígeno fueron mayores en la zona baja y decrecieron en la parte alta. La tendencia a la disminución desde la parte baja hacia la alta ha sido informada por Metaxas y Scheibling (1993), pero para el presente estudio la mayoría de los datos están por debajo de los registros obtenidos por Meager *et al.* (2005) y Griffiths *et al.* (2003) en pozas de marea en Australia, y se encuentran entre los valores medidos por Castellanos *et al.* (2005) en Colombia. Huggett y Griffiths (1986) estudiaron las variaciones de temperatura y oxígeno en ciclos diarios y entre mareas vivas y muertas, demostrando que la hipoxia (niveles inferiores a 3mg/L) y anoxia (0mg/L) en las pozas de marea es un fenómeno frecuente y ocurre en la noche y a tempranas horas del día (20:00-8:00) alcanzando niveles inferiores a 0.27 mg/L, los cuales están en función de la presencia de organismos en las pozas, especialmente algas.

En este estudio los menores valores de oxígeno se midieron en pozas de la parte alta y se caracterizaron por tener baja o nula cobertura de algas en el sustrato, por lo que el aporte de oxígeno por fotosíntesis debe estar determinado solo por el fitoplancton y el intercambio con la atmósfera; además las mayores densidades de peces se encontraron en esta altura por lo que la tasa de consumo de oxígeno debe de ser alta.

El pH alcanzó su menor valor en enero y máximo en octubre. Las variaciones tuvieron un ámbito de 2.28 unidades de separación, con los mayores valores en la zona alta y los menores en la zona baja. Daniel y Boyden (1975) informan valores similares de pH en las pozas de marea, sin embargo no encontraron un patrón definido por la altura y aseguran que las variaciones en este aspecto se deben principalmente a la actividad metabólica respiratoria de los organismos que habitan las pozas intermareal, que las variaciones más drásticas ocurren durante la noche cuando los organismos autótrofos cesan la actividad fotosintética e inician un consumo alto de oxígeno y liberación de dióxido de carbono causando que los valores de pH disminuyan (0.75 unidades de pH).

El sustrato cubierto por algas estuvo presente durante todos los muestreos pero su porcentaje de cobertura alcanzó el máximo durante abril en la parte baja y enero en la parte media y alta, esta disminución en la cobertura de algas con respecto a la elevación de la zona intermareal coincide con lo descrito por Huggett y Griffiths (1986), donde establece una relación inversamente proporcional entre la biomasa de algas y la elevación en la zona intermareal. Sibaja-Cordero y Cortés (2010) coinciden que la parte baja de la zona intermareal es dominada por algas y que su cobertura decrece al incrementar la altura en la zona intermareal.

La descarga de sedimentos es un evento frecuente entre mayo y octubre en Los Cóbanos (Reyes-Bonilla y Barraza 2003). En este estudio durante la época lluviosa se depositó arena en la zona intermareal, esto ocasionó que 5 pozas quedaran totalmente cubiertas en julio (1 del estrato bajo, 2 del medio y 2 del alto), y 4 pozas (2 del medio y 2 del alto) en octubre. En la mayoría de los muestreos el sustrato arenoso fue predominante en la elevación baja y determinó la baja rugosidad de las pozas en este nivel debido a que la arena cubrió los agujeros y grietas de las pozas. En la parte media y alta el sustrato rocoso presentó mayor cobertura y con ello también incremento la rugosidad. Sin

embargo las pozas de la elevación media fueron el ambiente más complejo al estar constituido por tres tipos de sustrato y presentar los mayores valores de rugosidad.

En abundancia las familias Gobiidae y Pomacentridae constituyeron el 54% del ensamblaje de peces. La familia Gobiidae ha sido dominante en abundancia en otros estudios de pozas intermareales en regiones tropicales de Brasil (Barreiros *et al.* 2004), Colombia (Castellanos *et al.* 2005) y Costa Rica (Weaver 1970), y su dominancia probablemente se deba a que las especies que engloba presentan adaptaciones anatómicas, morfológicas y fisiológicas que les permiten desarrollarse en esta zona (Gibson y Yoshiyama 1999). La familia Pomacentridae ha sido descrita como dominante en abundancia en la zona submareal de los Cóbanos, contituyendo el 50% del ensamblaje de peces en esa zona (Segovia y Navarrete 2007).

La riqueza se concentró en las familias Pomacentridae y Gobiidae (5 y 4 especies respectivamente), un aspecto que contrasta con los estudios de pozas intermareales en latitudes templadas donde las familias dominantes en riqueza de especies son Cottidae, Sticheidae, Blennidae, Gobiesosidae y Labrisomidae (Yoshiyama 1981, Moring 1986, Varas y Ojeda 1990, Muñoz y Ojeda 1997, Berrios y Vargas 2004), pero los estudios realizados en el Pacífico Oriental Tropical (POT) indican que las familias cambian, ejemplo de esto es el ensamblaje de peces de Costa Rica y Colombia que presenta a Gobiidae y Pomacentridae (Weaver 1970, Castellanos-Galindo *et al.* 2005; Castellanos-Galindo 2008). La familia Pomacentridae es una de las más abundantes en los trópicos, en el POT se encuentran 7 géneros y 34 especies endémicas (Robertson y Allen 2008) y al parecer durante sus estados tempranos tienen afinidad con los ambientes intemareales rocosos.

En la región del POT para las zonas intermareales la riqueza de familias (24) y especies (44) del presente estudio es inferior a la informada por Weaver (1970) con 25 familias y 60 especies en la costa pacífica de Costa Rica. En este caso las diferencias en la riqueza pueden deberse a tres razones, primero el mayor esfuerzo de muestreo a nivel espacial, segundo la heterogeneidad de los hábitats muestreados, que incluían sitios cercanos a arrecifes y estuarios, que pudo permitir la presencia de especies de agua dulce y salobre, y finalmente el volumen de las pozas notablemente superior (0.01-23.1m<sup>3</sup>) al de las muestreadas durante el presente estudio. Éste último elemento es respaldado por

Andrade *et al.* (2007) y Mahon y Mahon (1994), que informa aumentos en la riqueza de peces relacionada con el incremento en volumen de las pozas.

La riqueza informada durante este estudio supera a la descrita en Colombia por Castellanos-Galindo *et al.* (2005) con 12 familias y 14 especies y a Castellanos-Galindo (2008) con 7 familias, 7 géneros y 8 especies en Isla Palma. En este caso las dimensiones y el volumen de las pozas (0.087–1.35m<sup>3</sup>) son inferiores a las del presente estudio pero su frecuencia de muestreo fue mayor. A pesar de ello es claro que la zona intermareal rocosa Los Cóbano es una de las más diversas en la región.

A nivel local la zona intermareal representa una franja de transición entre ambientes marinos, salobres y de agua dulce en el cual convergen peces que explotan cualquiera de estos ambientes como adultos, jóvenes o larvas. Para la cuenca de los Cóbano se han informado 220 especies de peces de las cuales 21 son estrictamente marinos, 18 con afinidades marino-arrecifal, 89 especies estrictamente de arrecife, 57 con afinidades marino-estuarinas, 16 con afinidades estuarinas-dulceacuícolas y 19 estrictamente de agua dulce (Chicas y Leiva 2009). En este estudio se informa 44 organismos identificados nivel de especie que representan el 20% del total para la zona y de acuerdo con esa clasificación se distribuyen en 3 marino-arrecifales, 35 estrictamente de arrecife, 4 marino-estuarinas y 2 con afinidades estuarinas-dulceacuícolas y potencialmente podrían extender este valor cuando 3 individuos del género *Gobiesox* y 6 del género *Tomocodon* sean identificados a nivel de especie.

En latitudes templadas los peces residentes de la zona intermareal son más abundantes que los transitorios y ocasionales (Yoshiyama 1981, Varas y Ojeda 1990, Griffiths 2003a, Ghanbarifardi y Malek 2009). La explicación planteada es que los residentes permanecen prácticamente toda su vida en la zona intermareal (algunos incluso durante la etapa larval), por lo que evolutivamente han desarrollado adaptaciones anatómicas, como discos adhesivos y aletas que les permiten anclarse al sustrato evitando que sean arrastrados por la turbulencia del oleaje, y adaptaciones fisiológicas que les facilitan tolerar los cambios bruscos de las variables físico químicas (Zander *et al.* 1999).

Para Los Cóbanos las especies categorizadas como residentes también poseen adaptaciones como la cubierta mucosa para reducir el riesgo de desecación y aletas pectorales modificadas en una ventosa de fijación, pero se observó un patrón diferente con predominio de especies transitorias sobre las residentes. Este patrón también se ha descrito en sitios adyacentes a zonas de arrecife en el Atlántico (Cunha *et al.* 1997 y Cunha *et al.* 2008).

Los peces capturados en la zona intermareal fueron peces juveniles principalmente de peces que se encuentran como adultos en la zona submareal. Este patrón es recurrente en estudios de peces en zonas templadas y tropicales (Varas y Ojeda 1991, Moring 1986, Mahon y Mahon 1994, Pfister 1996). En todos los casos se considera que la zona intermareal representa un sitio ventajoso para la supervivencia en los estados tempranos de los peces y que prefieren utilizar estos hábitats como refugio durante la marea baja, además en el caso de los peces transitorios que se desarrollan en esta zona podrían aportar gran cantidad de individuos y contribuir en estructurar los ensamblajes de peces de zonas submareales.

La máxima abundancia y riqueza de peces se presentó durante enero y corresponde a la época seca. Los peces de latitudes tropicales se reproducen durante todo el año con regularidad pero durante ciertos periodos presentan picos reproductivos (Robertson 1990); es probable que en este caso los adultos de especies transitorias o residentes alcanzaran este momento y aportaran mayor cantidad individuos a los ensamblajes. Esta idea es respaldada por la presencia individuos en estado larval que solo se capturaron durante este muestreo. Se han descrito diferencias estacionales marcadas en latitudes templadas llevando en algunos casos a la ausencia de individuos de la zona intermareal durante el invierno (Moring 1986, Moring 1990) y aunque en zonas tropicales el cambio estacional no es tan drástico, también ha sido observado en Brasil por Barreiros *et al.* (2004) con incrementos en la riqueza y abundancia durante la época seca.

El muestreo de enero se caracterizó por ser el más diverso y con menor equidad sin embargo las diferencias entre estos valores son leves, mientras que el análisis de tres dimensiones mostró que estas diferencias están ligadas al incremento de la riqueza y abundancia que ocurrió en este

muestreo. La disminución en la equidad durante esta época se debió a la aparición de especies con altas abundancias.

La altura ha sido considerada como el factor fundamental en la generación de cambios en las condiciones ambientales de la zona intermareal en numerosos estudios (Gibson 1982, Hernández *et al.* 2002, Griffiths *et al.* 2003, Griffiths 2003, Pulgar *et al.* 2005). La altura de las pozas tuvo un efecto significativo en la distribución del ensamblaje de peces. Los cambios en las condiciones ambientales de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, pH y la variabilidad en la complejidad de los hábitats en rugosidad y la cobertura del sustrato con algas, arena y rocas que en cierta medida estuvieron asociados con la altura, probablemente generaron las diferencias globales en la ictiofauna de la zona intermareal.

Las pozas de la parte baja tuvieron en su mayoría especies con pocas adaptaciones para vivir en la zona intermareal que fueron caracterizadas como transitorias. Estas especies están mejor adaptadas para vivir en la zona submareal pero se restringen a esta elevación probablemente porque los cambios en sus condiciones ambientales durante la marea baja son menos drásticos que los que se presentan en la altura media y alta o en algunos casos porque quedan atrapados en la pozas cuando la marea baja.

Las pozas de la parte media representaron el punto con mayor riqueza, abundancia y diversidad albergando especies transitorias y residentes. Estas características pueden atribuirse a que la elevación media representa una zona de traslape entre los ensamblajes de la parte baja y alta, además que proporciona un ambiente intermedio en las condiciones físico-químicas, y el hábitat más variado y complejo que podría ser mucho más atractivo para peces que presentan requerimientos de hábitat específicos. Griffiths *et al.* (2003), en el ensamblaje de peces intermareales de Australia informan que la elevación media fue la más diversa porque esta zona representa el límite superior de la distribución de peces de la parte baja y el límite inferior de la distribución de los peces de la parte alta.

Las pozas de la parte alta presentaron la mayor abundancia de especies residentes como *Bathygobius ramosus*, *Gobiesox* sp.1 y *Malaccoctenus zonifer*, especies que presentan adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas como cuerpo cilíndrico, aletas modificadas en forma de ventosas, cubierta mucosa y flexibilidad en la regulación osmótica, lo cual les permiten resistir las condiciones ambientales fluctuantes de la zona intermareal y disminuyen el riesgo de ser arrastrados por la marea. Sin embargo existieron excepciones al respecto, y especies como *Mugil curema*, *Abudefduf concolor* y *Epinephelus labriformis* que no poseen adaptaciones morfológicas se presentaron en esta zona. Es probable que estas especies presenten adaptaciones de comportamiento o fisiológicas que les faciliten supervivir en esta altura especialmente durante la marea baja cuando los cambios drásticos ocurren.

Los peces residentes no limitaron su distribución a la parte alta de la zona intermareal, también se encontraron en la elevación baja y media. Las adaptaciones que presentan estos peces para vivir en este ambiente les permiten explotar esta zona en todo el ámbito de elevaciones. Aunque Martin (1993) menciona que algunos miembros de la familia Gobiesocidae son incapaces de respirar fuera del agua, condición que podría limitarlos de utilizar pozas con bajos niveles de oxígeno, sin embargo en este trabajo fueron encontrados representantes de la familia Gobiesocidae en sitios con niveles bajos de oxígeno.

Gibson (1982) menciona que para los ensamblajes de peces de la costa oeste de Francia las pozas con sustrato rocoso fueron los hábitats preferidos para la mayoría de peces probablemente porque ese sustrato presentó cuevas, agujeros y favoreció el desarrollo de algas y por tanto refugios más favorables a los peces. Este hecho podría explicar la reducción de la abundancia en la elevación baja principalmente porque la arena cubrió los refugios potenciales de las especies ocasionando que estos sitios fueran menos atractivos para los peces con hábitos crípticos que se concentraron en sitios con mayor rugosidad y cobertura de rocas.

Además de las adaptaciones fisiológicas, anatómicas y morfológicas de las especies para vivir en la zona intermareal, las interacciones interespecíficas e intraespecíficas como depredación, competencia y territorialidad podrían influenciar el arreglo que presentaron los peces en la zona

intermareal. Las diferencias en abundancia y longitud total encontrados en 7 de las 9 especies más abundantes que presentaron amplia distribución podrían ser evidencia de esto.

Hernández *et al.* (2002), demostró que en las costas de Chile que el pez *Graus nigra* clasificado como transitorio de longitudes pequeñas (8.9-13.4cm) presenta una mayor resistencia que individuos de la misma especie de mayor tamaño (17.9-22.4cm), a los cambios en las condiciones ambientales sufridas en las pozas durante la marea baja, y por ello peces de menor tamaño se encuentran en pozas de la parte alta. Es probable que esto explique porque los peces de menores tallas del transitorio *Epinephelus labriformis* fueron más abundantes en la partes altas de la zona intermareal de los Cóbanos.

El incremento en abundancia y longitud total de los peces residentes *Bathygobius ramosus* y *Malacoctenus zonifer* en la parte alta podría tener muchas razones. En primer lugar puede considerarse que los peces residentes en estado adulto, a diferencia de los transitorios presentan mayor tolerancia a las condiciones ambientales inestables, y los jóvenes sean más vulnerables a estas condiciones por lo que podrían preferir sitios que presenten variaciones menos abruptas como la parte baja y migren hacia la parte alta cuando crecen. Esta explicación parece ser satisfactoria en forma general pero debe considerarse que también se presentaron peces pequeños de ambas especies en menor abundancia en la parte alta, lo que indica que individuos de estas tallas son capaces de soportar estos cambios ambientales y es más probable que exista una exclusión de los peces adultos sobre los peces juveniles hacia sitios que en este caso serían menos favorables por presentar mayor riesgo de ser atacados por depredadores de la zona submareal cuando la marea sube.

Yoshiyama (1981), observó que el tamaño de los peces decreció desde la elevación baja hacia la alta principalmente porque durante la marea baja las pozas de la parte alta estaban expuestas por más tiempo a depredación por aves y peces de gran tamaño serían más vulnerables. En este estudio el patrón fue inverso y es probable que una de las razones principales sea que no se observaron depredadores como aves u otros organismos depredando sobre las pozas durante la marea baja. Por su parte *Epinephelus labriformis* es un carnívoro y los peces de mayor tamaño de esta especie

estuvieron presentes en las pozas de la parte baja, esto sumado a la baja disponibilidad de refugios y mayor exposición a peces depredadores de la zona submareal durante la marea alta, podrían constituir las principales razones de la baja abundancia y la disminución en tallas en especies residentes como *Bathygobius ramosus* y *Malacoctenus zonifer* y transitorias como *Abudefduf concolor*, *Stegastes acapulcoensis* y *Sargocentron suborbitalis*

La exclusión de los peces por competencia o territorialidad es una de las razones que podría afectar los cambios en la estructuras de tallas observados en la elevación. Robertson (1995), establece que la superioridad competitiva de las especies territoriales se deriva de las diferencias en tamaño siendo mucho más eficaces aquellas que presenten mayor longitud con respecto a su competidor. Los transitorios *Sargocentron suborbitalis* y *Stegastes acapulcoensis* fueron ambos mucho más abundantes en la parte alta pero su mayor tamaño se reportó en la elevación media. Esta zona reportó condiciones medias en la mayoría de variables registradas durante el estudio y fue el ambiente más heterogéneo en la estructura del hábitat.

*Stegastes acapulcoensis* es una especie territorial que defiende su área de dominio de otros peces (Robertson y Allen 2008), por lo cual es probable que la abundancia de la elevación media sea menor a la de la parte alta por requerimientos de espacio de los individuos y llevará a la exclusión de los demás peces de la misma especie que presentan requerimiento de hábitats similares hacia sitios menos favorables como la elevación alta donde las condiciones ambientales son menos estables o la elevación baja con depredadores de gran tamaño de la especie *Epinephelus labriformis* y peces provenientes de la zona submareal.

## VII. CONCLUSIONES

- La zona intermareal representa un ambiente dinámico con condiciones ambientales de temperatura, oxígeno, salinidad y pH que cambian drásticamente entre la época seca y lluviosa y entre las alturas en las que se encuentran las pozas.
- Las pozas de marea albergan una gran diversidad de peces con 45 especies y 9 tipos a nivel de género que pueden ser categorizados como residentes, bien adaptados a vivir en este ambiente, transitorios que son peces juveniles de peces que se encuentran como adultos en zona submareal y accidentales que quedan atrapados en las pozas cuando la marea baja y son poco frecuentes en las pozas.
- Los peces transitorios son el grupo dominante en riqueza y abundancia en el ensamblaje de peces de pozas de la zona intermareal y utilizan esta zona principalmente durante su fase juvenil de desarrollo.
- Siete especies de la zona intermareal rocosa presentan diferencias en las longitudes totales entre las elevaciones, los peces de mayor tamaño de *Bathygobius ramosus*, *Malaccoctenus zonifer* y *Abudefduf concolor* se presentaron en la parte alta, los peces de mayor tamaño de *Epinephelus labriformis* se presentaron en la parte baja, *Stegastes acapulcoensis*, *Sargocentron suborbitalis* y *Gobiesox sp. 1* de mayor tamaño se presentaron en la parte media.
- El ensamblaje de peces intermareales es diferente en riqueza, abundancia y composición de acuerdo con la elevación, aunque el volumen aparece como variable secundaria en relación con los cambios en la estructura observados en la zona intermareal.
- La complejidad del sustrato tuvo un papel importante en la modificación del ensamblaje de peces intermareales y es probable que tenga mayor relación con requerimientos específicos para cada especie.

## VIII. RECOMENDACIONES

- Estudios posteriores deben considerar la influencia de la altura de las pozas de marea y el volumen como las variables más influyentes sobre la comunidad intermareal.
- Evaluaciones de la dinámica trófica de los peces de pozas de marea aportarían mayor información sobre las implicaciones que este aspecto tiene en la dinámica intermareal.
- Profundizar los estudios que describan las variables físicas y químicas de las pozas durante mareas vivas y muertas, durante el día y la noche y las estaciones para compararlas con los datos obtenidos durante el presente estudio e incrementar el conocimiento de la ecología de la zona de mareas.
- Realizar investigaciones orientadas a determinar el tiempo de recolonización de las pozas de marea por los peces, para resolver limitaciones metodológicas sobre el efecto de los muestreos en la comunidad de peces.
- Continuar con los estudios ecológicos de los peces de la zona intermareal rocosa para ampliar los conocimientos que se han alcanzado actualmente y conocer si estos hallazgos se mantienen en otras plataformas rocosas del país como El Pital, en la Libertad, Maculís en la Unión.

## IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABURTO-OROPEZA O. Y E. F. BALART 2001. Community structure of reef fish in several habitats of rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology*. 22(4):283-305
- ANGEL A. Y P. OJEDA 2001. Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series*. 217: 81-91
- ANDRADE F. E., C. MONTEIRO Y M. CARVALHO, 2007. Temporal and spatial variations in tidepool fish assemblages of the northeast coast of Brazil. *Biota Neotropica*. 7(1): 112-118
- BARREIROS J. P., A. BERTOCINI, L. MACHADO, M. HOSTIM-SILVA Y R. SERRAO-SANTOS 2004. Diversity and seasonal changes in the ichthyofauna of rocky tidal pools from Praia Vermelha and Sao Roque, Santa Catarina. *Brazilian Archi. of Biol. and Tech*. 47 (2): 291-299
- BENNETT B. A. Y GRIFFITHS C. L. 1984. Factors Affecting the Distribution, Abundance and Diversity of Rockpool Fishes on the Cape Peninsula, South Africa. *South African Journal of Zoology*. 19:97-104.
- BERGENIUS A. J., M. I. McCORMICK, M. G MEEKAN Y R. ROBERTSON 2005. Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. *Marine Biology* 147: 291-300
- BERRIOS V. C. Y M. F. VARGAS, 2004. Estructura trófica de la asociación de peces intermareales de la costa rocosa del norte de Chile. *Revista Biología Tropical*. 52 (1): 201-212
- BERSCHICK P., C.R. BRIDGES Y M.K. GRIESHABER, 1987. The influence of hyperoxia, hipoxian and temperature on the respiratory physiology of the intertidal rockpool fish *Gobius cobitis* Pallas. *Journal of Experimental Biology*.130: 369-387
- BLACK R. Y R. MILLER 1991. Use of intertidal zone by fish in Nova Scotia. *Environmental Biology of Fishes* 31:109-121,
- BOYLE K. . Y M. H. HORN 2006. Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*. 319:65-84
- CASTELLANOS-GALINDO G., A. GIRALDO Y A. E. RUBIO, 2005 Community structure of an assemblage of tidepool fishes on a tropical eastern Pacific rocky shore, Colombia. *Journal of Fish Biology*. 67: 392-408

- CASTELLANOS-GALINDO G. Y A. GIRALDO 2008. Food resource use in a tropical Eastern Pacific tidepool fish assemblage. *Marine Biology*. 153: 1023-1035
- CUNHA F.E, C. MONTEIRO-NETO Y M. CARVALHO 2007. Temporal and spatial variations in tidepool fish assemblages of the northeast coast of Brazil. *Biotaneotropica*. 7(1):111-118
- CUNHA F.E, M. CARVALHO, C. MONTEIRO-NETO, L.E. MORAES Y M.E. ARAUJO 2008 Comparative analysis of tidepool fish species composition on tropical coastal rocky reefs at State of Ceará, Brazil. *Iheringia Serie Zoología*. 98 (3):309-370
- CHICAS F.A. Y A. LEIVA 2009. Preliminary inventory of fish species in eleven watersheds of southwestern El Salvador. in Komar, O. (editor). *Comprehensive Inventories of Selected Biological Resources within Targeted Watersheds and Ecological Corridors of Southwestern El Salvador*. USAID El Salvador, Improved Management and Conservation of Critical Watersheds Project.
- DANIEL M. J. Y C. R. BOYDEN 1975. Diurnal variation in physico-chemical condition within intertidal rockpools. *Field Studies*. 4:161-176
- D´CROZ L.D. Y D.R. ROBERSON 1997. Coastal oceanographic conditions affecting coral reefs on both sides of the Isthmus of Panamá. En: *Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Coral Reefs Symposium*, vol. 2. (H. Lessios y I.G. McIntyre, eds.) pp. 2053-2058. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá
- DAVIS J. L. 2001. Diel Changes in Habitat Use by Two Tidepool Fishes. *Copeia*. 3: 835-841
- DAVIS J. L. 2000. Spatial and seasonal patterns of habitat partitioning in a guild of southern California tidepool fishes. *Marine Ecology Progress Series*. 196:253-268
- DELGADO DE CARVALHO, C. MAROCCO C. Y V. SANCHES 2007. Schooling behavior of *Mugil curema* (Perciformes: Mugilidae) in an estuary in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*. 5(1):81-83, 2007
- FARIA C. Y V. ALMADA 2001. Microhabitat segregation in three rocky intertidal fish species in Portugal: does it reflect interspecific competition? *Journal of Fish Biology*. 58: 145-159
- FARÍA C. Y V. ALMADA 2006. Pattern of spatial distribution and behavior of fish on a rocky intertidal platform at high tide. *Marine Ecology Progress Series*. 316: 155-164
- FARIA C. Y V. ALMADA 2008. Tidal activity rhythms and depth distribution of rocky shore fish in an altered intertidal environment. *Acta ethol*. 11:123-126

- FROESE R. AND D. PAULY. (Eds) 2010. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (03/2010).
- GHANBARIFARDI M. Y M. MALEK 2009. Distribution, diversity and abundance of rocky intertidal fishes in the Persian Gulf and Gulf of Oman, Iran. *Marine Biology Research*. 5: 496-502
- GIBSON R.N 1982. Recent studies o the biology of intertidal fishes. *Oceanography. Marine . Biology Ann. Rev.* 20: 363-414
- GIBSON R.N. Y R. M. YOSHIYAMA 1999. Intertidal Fish Communities. En: *Intertidal Fishes: Life in Two Worlds*. (Horn, M. H.; K.L. Marin; y M.A. Chotkowski, eds.) pp: 264-296.San Diego Academic Press.
- GOOGLE EARTH, 2010. El Salvador, Los Cóbano.
- GRIFFITHS S. P. 2002. Structure and dynamics of rockpool fish assemblages in southeastern Australia. Universidad de Wollongong, Australia (Tesis de Doctorado). 306 pp
- GRIFFITHS S. P. 2003a. Rockpool ichthyofaunas of temperate Australia: species composition, residency and biogeographic patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 58: 173-186
- GRIFFITHS S. P. 2003b. Spatial and temporal dynamics of temperate Australian rockpool ichthyofaunas. *Marine and Freshwater Research*. 54: 163-176
- GRIFFITHS S. P., R.J. WEST Y A.R. DAVIS 2003. Effects of intertidal elevation on the rockpool ichthyofaunas of temperate Australia. *Environmental Biology of Fishes*. 68:197-204
- GRIFFITHS S. P., A. R. DAVIS Y R. J WEST 2006. Role of habitat complexity in structuring the temperate rockpool ichthyofaunas. *Marine Ecology Progress Series*. 313:227-239
- HERNANDEZ C.E., P.E. NEILL, J.M. PULGAR, F.P. OJEDA Y F. BOZINOVIC 2002. Water temperature fluctuations and territoriality in the intertidal zone: two possible explanations for the elevational distribution of body size in *Graus nigra*. *Journal of Fish Biology*. 61:472-488.
- HUGGETT J. Y C. L. GRIFFITHS 1986. Some relationships between elevation, physicochemical variables and biota of intertidal rock pools. *Marine Biology Progress Series*.29:189-197
- HUNT H. L. Y R. E. SCHEIBLING 1996. Physical and biological factors influencing mussel (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) settlement on awave-exposed rocky shore. *Marine Biology Progress Series*.142:135-145
- LARDNER R., W. IVANTSOFF Y L. CROWLEY 1993. Recolonization by fishes of rocky intertidal pool following repeated defaunation. *Australian Zoologist* 29(1-2): 85-92

- LEMUS L. G., J. A. POCASANGRE & T. D. ZELAYA, 1994. Evaluación del estado actual de la distribución y cobertura de los arrecifes coralinos de la zona de Los Cóbano, Departamento de Sonsonate. Tesis de Grado. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Matemática. Universidad de El Salvador. 40 pp.
- MAHON R. Y S. MAHON 1994. Structure and resilience of a tidepool fish assemblage at Barbados. *Environmental Biology of Fishes*. 41: 171-190
- MARÍN C. 2011. Composición, Diversidad y Estructura del Ictioplancton de la Bahía de La Unión, Golfo de Fonseca, El Salvador. Universidad de El Salvador, Facultad de Ciencias Naturales y Matemática Escuela de Biología (Tesis de Licenciatura). 85 pp
- MARTIN K. L. 1995. Time and tide wait for no fish: intertidal fishes out of water. *Environmental Biology of Fishes*. 44:165-181
- MARTIN, K. L. 1993. Aerial release of CO<sub>2</sub> and respiratory exchange ratio in intertidal fishes out of water. *Env. Biol. Fish.* 37: 189–196.
- MEAGER J. J., I. WILLIAMSON Y C. R. KING 2005. Factors affecting the distribution, abundance and diversity of fishes of small, soft-substrata tidal pools within Moreton Bay, Australia. *Hydrobiologia*. 537:71-80
- METAXAS A. Y R. E. SCHEIBLING 1993. Community structure and organization of tidepools. *Marine Biology Progress Series*. (98): 187-198
- MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES (MARN) Y PROGRAMA DE LAS NACIONES UNIDAS PARA EL DESARROLLO 2006a. Informe del estado actual del medio ambiente en El Salvador. Disponible en red: <http://www.marn.gob.sv/varios/GEO%202007.pdf>
- 2006b. Informe del estado actual del medio ambiente en El Salvador. Disponible en red: <http://www.marn.gob.sv/varios/GEO%202007.pdf>
- MOBERG F. Y C. FOLKE 1999. Ecological good and services of coral reef ecosystems. *Ecological economics*. 29(2):215-233
- MORENO C. 2001. Métodos para Medir la Biodiversidad. M&T – Manuales y Tesis, vol.1. Zaragoza, 84 pp.
- MORING J. R. 1990. Seasonal absence of fishes in tidepools of a Boreal environment (Maine USA). *Hydrobiología*. 194: 163-168

- MORING J.R., 1986. Seasonal presence of tidepool fish species in a rocky intertidal zone of northern California, USA. *Hidrobiología*. 134: 21-27
- MUMBY P. J. 2006. Connectivity of reef fish between mangroves and coral reef: algorithms for the design of marine reserves at seascape scale. *Biological Conservation*: 28: 215-222
- MUÑOZ A. Y P. OJEDA 1997. Feeding guild structure of a rocky intertidal fish assemblage in central Chile. *Environmental Biology of Fishes*. 49: 471-479
- MUÑOZ A. Y P. OJEDA 1998. Guild structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implications of ontogenetic dietary shifts. *Oecologia* 114: 563-573
- NAVARRETE S. A. Y J. C. CASTILLA 2003. Experimental determination of predation intensity in an intertidal predator guild: dominant versus subordinate prey. *Oikos*. 100: 251-262
- NESHYBA S. 1987. *Oceanography: Intertidal ecology*. Editorial John Wiley & Sons. pp 219-279.
- ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACIÓN (FAO), 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro oriental. Formato digital. Vol II-III. Peces óseos 624 pp.
- PFISTER C. A. 1996. The role importance of recruitment variability to a guild of tide pool fishes. *Ecology*. 77 (6): 1928-1941
- PULGAR J., F. BOZINOVIC Y P. OJEDA 2005. Local distribution and thermal ecology of two intertidal fishes. *Oecologia*. 142: 511-520
- RAFFAELLI D. Y S. HAWKINS 1999. *Intertidal Ecology*. 2ª Edición Kluwer Academic Publisher, Holanda. 180 pp.
- REYES-BONILLA H. Y J.E. BARRAZA 2003. Corals and associated marine communities from El Salvador. En: *Latin American Coral Reef*. Elsevier Science (Jorge Cortés Ed.)pp: 351-360
- ROBERTSON D. R. 1990. Differences in the seasonalities of spawning and recruitment of some small neotropical reef fishes. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*. 144: 49-62
- ROBERTSON D.R. 1995. Competitive ability and the potential for lotteries among territorial reef fishes. *Oecología*. 103:180-190
- ROBERTSON D. R. Y G. ALLEN 2008. *Shore Fish of the Tropical Eastern Pacific*. Versión 2.0. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá. Disponible en red: [http://www.neotropicalfishes.org/sftep/taxon\\_option\\_main.php?lvl=S&id=497](http://www.neotropicalfishes.org/sftep/taxon_option_main.php?lvl=S&id=497)

- ROBERTSON R. Y K. L. CRAMER 2009. Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 380:1-17
- ROCHA L.A., D. R. ROBERTSON, J. ROMAN Y B. BOWEN 2004. Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proceedings of the Royal Society*. 7 pp
- ROJAS J. M. Y F. P. OJEDA 2010. Spatial distribution of intertidal fishes: a pattern dependent on body size and predation risk? *Environmental Biology of Fishes*. 87:175-185
- SEGOVIA, J. V. Y M.T. NAVARRETE 2007. "Biodiversidad a nivel de ecosistema en parches de corales hermatipicos (*porites lobata*, *pocillopora sp.*) en la zona intermareal de la playa Los Cóbano, departamento de Sonsonate, El Salvador". Universidad de El Salvador, Facultad de Ciencias Naturales y Matemática Escuela de Biología (Tesis de Licenciatura). 80 pp
- SERVICIO NACIONAL DE ESTUDIOS TERRITORIALES (SNET). 2011. Registros de precipitación en El Salvador año 2010. Documento sin publicar. San Salvador.
- 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. Bio. Trop.* 58 (4): 1387-1403
- SONNENHOLZNER J. I., L. B. LADAH Y K. LAFFERTY 2009. Cascading effects of fishing on Galapagos rocky reef community: reanalysis using corrected data. *Marine Ecology Progress Series*. 375:209-218
- SOTO R. 1996. Estructura gremial de un ensamblaje de depredadores de la zona intermareal rocosa en Chile. *Invest. Mar. Valparaíso* 24: 97-105.
- STEPHENS J.S., J. PAMELA, A. MORRIS, K. ZERBA Y M. LOVE 1984. Factors affecting fish diversity on a temperate reef: the fish assemblages of Palos Verdes Point, 1974-1981. *Environmental Biology of Fishes*. 2 (4):259-275
- UNITED STATE AGENCY FOR INTERNATIONAL DEVELOPMENT (USAID) Y MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES (MARN), 2007. Declaran Complejo Los Cóbano primer Área Natural Protegida Marino-Costera del país. Disponible en red: <http://www.usaid.gov/sv/comunicadosdeprensa/1116%20Declaratoria%20de%20Los%20Cobanos.pdf>
- VALLE-LEVINSON, A. & BOSLEY, K. 2003. Reversing Circulation Patterns in a Tropical Estuary. *J. Geophys. Res.* 108 (C10): 3331. 29-1 - 29-13 pp.

- VARAS E. Y P. OJEDA. 1990. Intertidal fish assemblages of the central Chilean coast: diversity abundance and trophic patterns. *Revista de Biología Marina, Valpariso*. 25(2): 59-70
- VASQUEZ-DOMINGUEZ E. 2000. Importancia de la biodiversidad arrecifal. En: recursos arrecifales del Golfo de California. Estrategias de manejo para especies marinas de ornato. Aburto-Oropeza y C. Sánchez Ortiz (eds.). Universidad Autónoma de Baja California Sur, México and Birch Aquarium Scripps, Intitution of Oceanography Research, Estados Unidos p 9-17
- WEAVER P. L. 1970. Species Diversity and ecology of tidepool fishes in three Pacific coastal areas in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 17 (2): 165-185
- YOSHIYAMA R. M., 1981. Distribution and abundance pattern of rocky intertidal fishes in central California. *Environmental Biology of Fishes*. 6: 315-332
- YOU M., V. LIETTE, J. RÉGNIERE Y Y. ZHENG 2009. The three dimesions of species diversity. *The Open Conservation Biology Journal*. 3: 82-88
- ZANDER C.E, J. NIEDER Y K. MARTIN 1999. Vertical distribución patterns. En: *Intertidal Fishes: Life in Two Worlds*. San Diego Academic Press (Horn, M. H.; K.L. Marin; y M.A. Chotkowski, eds.) pp: 26-53.
- ZAPATA F. Y R. ROBERTSON 2006. How many species of shore fishes are in the Tropical Eastern Pacific? *Journal of Biogeography*. 1-13