



La conectividad demográfica y el diseño de redes de áreas de conservación en el Golfo de California

José Alejandro Rodríguez-Valencia

Septiembre 2007



Este documento debe citarse como:

Rodríguez-Valencia, J.A. 2007. La conectividad demográfica y el diseño de redes de áreas de conservación en el Golfo de California. 20 p. Disponible en <http://www.wwf.org.mx/wwfmex/publicaciones.php?tipo=reps>

CONTENIDO

I. Resumen ejecutivo.....	1
II. Introducción.....	2
III. Relaciones entre los conceptos "Dispersión", "Conectividad" y "Conservación".....	3
IV. Cambios en el entendimiento de la dispersión larval en el medio marino.....	5
V. Modelando la conectividad entre poblaciones marinas	8
VI. Otros factores que afectan a la conectividad.....	11
VII. La circulación oceanográfica del Golfo de California y su relación con procesos de conectividad.....	15
VIII. El conocimiento sobre ecología larval en el Golfo de California.....	16
IX. El diseño de áreas de conservación marinas individuales y en redes	18
X. Discusión.....	20



I. Resumen ejecutivo.

World Wildlife Fund (WWF) y The Nature Conservancy (TNC) trabajan conjuntamente para diseñar y establecer una red de áreas de manejo y conservación dentro del Golfo de California, el cual es una de las zonas más de mayor biodiversidad del planeta. La red busca articular herramientas espaciales de conservación (no restringidas a áreas naturales protegidas) en un marco de manejo con enfoque ecosistémico y compartimiento de riesgos entre actores. TNC y WWF esperan haber implementado la red para el año 2012, habiendo logrado su adopción por los actores regionales y habiendo desarrollado el marco legal que apoye su estructura y monitoreo. La comunidad académica internacional ha resaltado el papel de la dispersión larval en la persistencia de las poblaciones marinas, por ser un mecanismo que asegura la conectividad demográfica. Los argumentos que sustenten la selección de localidades para la red deben ser sólidos y no manejar el concepto de conectividad como algo abstracto, sino como algo susceptible de ser medido (preferentemente un índice), de forma que el ejercicio pueda repetirse y llegar a las mismas decisiones. Actualmente sabemos que la dispersión larval no depende únicamente de procesos oceanográficos, sino que debido a las capacidades de navegación y el comportamiento de las larvas, estas pueden ser activas y controlar sus distribuciones espaciales horizontales y verticales. Así mismo, la retención larval en áreas geográficas definidas puede ocurrir más frecuentemente de lo que se piensa. Todo esto tiene implicaciones relevantes para el diseño de redes de áreas marinas de conservación y aún no es totalmente contemplado en las herramientas de modelación existentes. Este trabajo de compilación y revisión bibliográfica revela que no hay aún conocimiento detallado sobre la ecología larval de los recursos marinos del Golfo de California y que el conocimiento oceanográfico solo permite definir de forma gruesa las áreas y los momentos en que se retienen partículas dentro del Golfo, así como las zonas por donde hay escape hacia el Océano Pacífico. Se recomienda involucrar especialistas de áreas como ecología del paisaje, ecología espacial y Teoría de Gráficas, pues en éstas se han desarrollado índices de conectividad.



II. Introducción

World Wildlife Fund (WWF) y The Nature Conservancy (TNC) y trabajan conjuntamente en el diseño y establecimiento de una red de áreas de manejo y conservación espacialmente explícita dentro del Golfo de California (una región de relevancia mundial en términos de biodiversidad).

El Golfo es altamente productivo y alberga altos niveles de biomasa de peces pelágicos menores (anchovetas y sardinas), que a su vez sirven de alimento para otros recursos clave en términos ecosistémicos y socioeconómicos, como calamar gigante, predadores pelágicos mayores, así como aves y mamíferos marinos. El Golfo es la zona pesquera más productiva de México, es el hogar de por lo menos ocho millones de personas y representa una de las economías de más rápido crecimiento del país.

La red busca incorporar herramientas de conservación y manejo espaciales (no limitadas a áreas naturales protegidas) bajo un marco explícito de manejo con enfoque ecosistémico, compartiendo riesgos entre actores. Su operación continua deberá reducir la vulnerabilidad de los objetos de conservación compartidos entre TNC y WWF¹ por parte de sus amenazas más relevantes² e implica desarrollar una agenda política de contratación y entrenamiento de personal mexicano, así como sistemas de monitoreo socio-económico y ambiental. Se espera haber implementado la red para el año 2012, una vez que los actores regionales la hayan adoptado y se hayan desarrollado los marcos legales que apoyen su estructura y monitoreo.

En el ámbito académico se ha resaltado el papel de la dispersión larval para la persistencia de las poblaciones marinas, por ser un mecanismo que asegura la conectividad demográfica. En este sentido, el proyecto debe tener sólidas bases científicas sobre conectividad y es deseable desarrollar un índice o medida de conectividad que considere los patrones de distribución de diferentes estadios ontogénicos de especies pelágicas, demersales y bénticas entre los sitios propuestos para conservación y manejo.

¹ Montañas marinas, vaquita, mangles, pastos marinos, arrecifes de coral, humedales distintos a mangles, fondos rocosos, totoaba, fondos blandos, tiburones y mantarayas, sardinas, playas y tortugas marinas.

² Pesca artesanal, turismo, pesca industrial, desarrollo urbano, agricultura y acuicultura.



Este es un tema hasta ahora poco explorado por la comunidad científica regional y es la intención de este documento describir el conocimiento relacionado a la conectividad poblacional en el ámbito marino, de manera que se pueda ponderar la ambición en las metas establecidas.

La bibliografía revisada es la que existe en las bases de datos *Zoological Records* y *Marine, Oceanographic, and Freshwater Resources*, indexadas entre los años 1960 y 2006.

III. Relaciones entre los conceptos “Dispersión”, “Conectividad” y “Conservación”

En la naturaleza, casi todo está distribuido de forma aglomerada (organismos, materia, etc.), por lo que debe haber conectividad entre parches para que haya flujo de recursos. Dependiendo de la escala a la que ocurre la conectividad, puede modificarse la dinámica poblacional³, ya que la conectividad regula la abundancia y distribución de las poblaciones marinas y frecuentemente ocurre a través de la dispersión de diferentes estadios ontogénicos⁴.

Las redes de áreas marinas protegidas (AMPs) son herramientas populares de conservación de ecosistemas marinos, las cuales deben tener un tamaño definido para aminorar los cambios globales y conservar la biodiversidad y los servicios ecológicos^{5,6}. Ellas deben estar conectadas por dispersión larvas y/o migraciones de juveniles o adultos⁷. En algunos casos los diseños e implementación de las redes no han tenido un diseño cuidadoso o han tenido deficiente aplicación de la ley y errores de evaluación que han producido evidencia equívoca o contradictoria sobre su efectividad⁸. En teoría, sirven para incrementar la abundancia, biomasa y diversidad y pueden tener efectos de desbordamiento a escalas espaciales mayores de sus dimensiones⁹⁻¹⁰⁻¹¹.

³ Brooks, C.P. 2006. Quantifying population substructure: Extending the graph-theoretic approach. *Ecology*. 87(4):864-872.

⁴ Cowen, R.K. et al. 2003. Workshop Held to Discuss Population Connectivity in Marine Systems. *EOS Trans. Am. Geophys. Union* 84(13):119.

⁵ Halpern, B.S. and R.R. Warner. 2002. Marine reserves have rapid and lasting effects. *Ecol. Lett.* 5:361-366.

⁶ Da Silva, J.M.C et al. 2005. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conserv. Biol.* 19(3):689-694.

⁷ Lubchenco, J. et al. 2003. Plugging a hole in the ocean: The emerging science of marine reserves. *Ecol. Appl.* 13(1):S3-S7.

⁸ Carr, M.H. 2000. Marine protected areas: challenges and opportunities for understanding and conserving coastal marine ecosystems. *Env. Cons.* 27:106-109.

⁹ Witman, J.D. et al. 2003. Massive prey recruitment and the control of rocky subtidal communities on large spatial scales. *Ecol. Monogr.* 73(3):441-462.

¹⁰ Siddon, C.E. and J.D. Witman. 2004. Behavioral Indirect Interactions: Multiple Predator Effects And Prey Switching In The Rocky Subtidal. *Ecology* 85(11):2938-2945.

¹¹ Siddon, C.E. 2004. Trait- and density-mediated indirect interactions in the New England rocky subtidal zone. *Diss. Abst. Int. Pt. B - Sci. & Eng.* 65(5):2204.



La dispersión larval y conectividad efectivas entre sitios se da cuando las larvas se asientan exitosamente y contribuyen al reclutamiento local. Por eso, los estudios de conectividad deben rastrear a las larvas y medir la sobrevivencia de los colonizadores. En la fauna béntica el asentamiento exitoso puede ocurrir en espacios temporales estrechos, entonces, además de los procesos de transporte se deben tener en cuenta las escalas espaciales y temporales de las ventanas de reclutamiento¹².

Algunas personas entienden a la conectividad solo como el intercambio de materia y organismos entre localidades, pero la *conectividad demográfica* implica el movimiento de adultos, juveniles, larvas y huevos entre poblaciones, de forma que se vuelven miembros activos en términos de crecimiento, sobrevivencia y reproducción^{13,14,15,16}. Esto hace de la cuantificación de la conectividad algo no solo académico, sino necesario de adoptarse en el manejo.

Frecuentemente, las AMPs buscan recuperar poblaciones de peces, pero en términos generales hay poca comprensión sobre la ecología larval y dispersión de muchas especies marinas, entre ellas la mayoría de especies comercialmente importantes^{17,18,19,20,21,22,23}.

¹² Pineda, J. and V. Starczak. 2005. Components of "effective" larval dispersal and connectivity: From gamete and larval release, to settlement and survival to reproduction. Int. Ocean. Res. Conference. Paris, France. June 6–10, 2005. Abstracts.

¹³ United Nations University. International Network on Water, Environment and Health. Connectivity Program Office. (http://www.inweh.unu.edu/inweh/Coastal/CoralReef/Connectivity_Brochure.pdf).

¹⁴ Attwood, C. G., and B. A. Bennett. 1994. Variation in dispersal of galjoen (*Coracinus capensis*) (Teleostei: Coracinae) from a marine reserve. Can. J. Fish. Aquatic Sci. 51:1247-1257.

¹⁵ Leis, J.M. 2002. Pacific Coral-reef Fishes: The Implications of Behavior and Ecology of Larvae for Biodiversity and Conservation, and a Reassessment of the Open Population Paradigm. Environ. Biol. Fishes 65(2):199-208.

¹⁶ Munro, J.L. 2003. Connectivity and the evolution of self-recruitment mechanisms in marine populations. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 54:724-428.

¹⁷ Warner, R.R. and S.E. Swearer. 2005. Larval Pathways and Population Connectivity in Nearshore Marine Organisms. UC Santa Barbara Marine Council. Coastal Environmental Quality Initiative. Paper 035. 5 p. Available at: <http://repositories.cdlib.org/ucmarine/ceqi/035>

¹⁸ Grantham, B.A. et al. 2003. Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. Ecol. Appl. 13(1):S108–S116.

¹⁹ Palumbi, S.R. 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. Ecol. Appl. 13(1):146-158.

²⁰ Sale, P.F. and J.P. Kritzer. 2003. Determining the extent and spatial scale of population connectivity: decapods and coral reef fishes compared. Fish. Res. 65(1-3):153-172.

²¹ Kritzer, J.P. and P.F. Sale. 2004. Metapopulation ecology in the sea: from Levin's' model to marine ecology and fisheries science. Fish Fish. 5(2):131-140.

²² Levin, L.A. et al. 1993. Rare-earth tagging methods for the study of larval dispersal by marine-invertebrates. Limnol. Oceanogr. 38:246-360.

²³ Lockwood, D.R. et al. 2002. The Effects of Dispersal Patterns on Marine Reserves: Does the Tail Wag the Dog? Theor. Popul. Biol. 61(3): 297-309.



Se ha dicho que la contribución de la dispersión larval al reclutamiento local puede obviarse, ya que las concentraciones larvales pueden diluirse a lo largo de grandes distancias^{24,25} o que no es necesario acumular conocimiento preciso sobre la dispersión larval para diseñar AMPs, ya que estas benefician a todo el espectro de la biodiversidad y así ponderan las necesidades de dispersión de las especies existentes²⁶. Otros opinan que el conocimiento de la intensidad de conectividad por dispersión larval entre y dentro AMPs, así como con áreas no protegidas, debe generarse después de instalarse el AMP, para usarse en manejo adaptativo^{27,28}. Indudablemente, la relevancia de un AMP más allá de sus límites depende del intercambio larval con otras localidades, pudiendo actuar como zona de exportación o importación de larvas²⁹.

IV. Cambios en el entendimiento de la dispersión larval en el medio marino

La dispersión se ha percibido como un fenómeno dependiente, principalmente, de procesos físicos (surgencias, turbulencias y corrientes) en los que las larvas se comportan como partículas pasivas incapaces de definir sus patrones de distribución³⁰⁻³¹⁻³²⁻³³⁻³⁴⁻³⁵⁻³⁶⁻³⁷. También se ha generalizado que la dispersión de las planctónicas es de larga escala espacial^{38-39-40,41}.

²⁴ Smedbol, R.K. et al. 1998. Outcome of an inshore spawning event by northern cod (*Gadus morhua*) at a low stock level. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55:2283-2291.

²⁵ Botsford, L.W. et al. 1998. Metapopulation dynamics of meroplanktonic invertebrates: the Dungeness crab (*Cancer magister*) as an example. *Can Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 125:295-306.

²⁶ Anonymous. 2003. The Science of Larval Dispersal and Its Implications for Marine Reserve Planning. MPA NEWS 4(9). Available at <http://depts.washington.edu/mpanews/MPA40.pdf>.

²⁷ Hixon, M.A. et al. 2001. Oceans at Risk: Research Priorities in Marine Conservation Biology. In: (M. E. Soule and G. H. Orians. Eds.) *Conservation Biology: Research Priorities for the Next Decade*. Island Press.

²⁸ Airame, S. et al. 2003. Applying ecological criteria to marine reserve design: A case study from the California Channel Islands. *Ecol. Appl.* 13(1):S170-S184.

²⁹ Sale, P.F. and S. A. Ludsin. 2003. The extent and spatial scale of connectivity among reef fish populations: Implications for marine protected areas designated for fisheries enhancement. *Gulf Caribb. Res.* 14(2):119-128.

³⁰ Gaines, S. et al. 1985. Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67:267-272.

³¹ Banse, K. 1986. Vertical distribution and horizontal transport of planktonic larvae of echinoderms and polychaetes in an open coastal area. *Bull. Mar. Sci.* 39(2):162-175.

³² Scheltema, R. S. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: An eclectic overview and summary of problems. *Bull. Mar. Sci.* 39:290-322.

³³ Jackson, G.A. 1986. Interaction of physical and biological processes in the settlement of planktonic larvae. *Bull. Mar. Sci.* 39(2):202-212.

³⁴ Butman, C.A. 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamics processes. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 25:113-165.

³⁵ Possingham, H.P. and J. Roughgarden. 1990. Spatial population dynamics of a marine organism with a complex life cycle. *Ecology* 71(3):973-985.

³⁶ Armonies, W. 1996. Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden sea: Byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. *J. Sea Res.* 35(4):323-334.



Esas percepciones han cambiado debido al avance en el conocimiento sobre el comportamiento larval y las capacidades natatorias de las larvas, que les permiten controlar vertical y horizontalmente sus distribución^{42,43,44,45,46,47,48,49,50,51,52} y mantener patrones espaciales segregados entre estadios ontogénicos y especies^{34,53}. Las larvas de invertebrados y vertebrados marinos también pueden navegar^{54,55} y seguir señales químicas^{47,56,57,58,59}.

-
- ³⁷ Ellien, C. et al. 2000. The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation in the eastern Channel. *Oceanol. Acta* 23(4):423-442.
- ³⁸ Kay, A. E., and S. R. Palumbi. 1987. Endemism and Evolution in Hawaiian Marine Invertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 2:183-186.
- ³⁹ Palumbi, S. R. 1996. What can molecular genetics contribute to marine biogeography? An urchin's tale. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 203:75-92.
- ⁴⁰ Geller, J. 1996. Molecular approaches to the study of marine biological invasions. In: (J. D. Ferraris and S. R. Palumbi, Eds.) *Molecular Zoology: Advances, Strategies, and Protocols*. Wiley-Liss, Inc., New York. 119-132 p.
- ⁴¹ Dethier M.N. et al. 2003. Colonization and Connectivity of Habitat Patches for Coastal Marine Species Distant from Source Populations. *Cons. Biol.* 17(4):1024-1035.
- ⁴² Mileikovsky, S.A. 1968. Distribution of pelagic larvae of bottom invertebrates of the Norwegian and Barents Seas. *Mar. Biol.* 1:161-167.
- ⁴³ Mileikovsky, S.A. 1973. Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Mar. Biol.* 23:11-17.
- ⁴⁴ Cameron, A.C. 1986. Introduction to the invertebrate larval biology workshop: A brief background. *Bull. Mar. Sci.* 39(2):145-161
- ⁴⁵ Hadfield, M.G. 1986. Settlement and recruitment of marine invertebrates: A perspective and some proposals. *Bull. Mar. Sci.* 39(2):418-425.
- ⁴⁶ Mathivat-Lallier, M. and C. Cazaux. 1990. Larval exchange and dispersion of polychaetes between a bay and the ocean. *J. Plankton Res.* 12(6):1163-1172.
- ⁴⁷ Young, C. 1990. Larval ecology of marine invertebrates: A sesquicentennial history. *Ophelia* 32(1-2):1-48.
- ⁴⁸ Hill, A.E. 1991. Vertical migration in tidal currents. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 75:39-54.
- ⁴⁹ Wiafe, G. & C.L.J. Frid. 1996. Short-term variation in coastal zooplankton communities: the relative importance of physical and biological mechanisms. *J. Plankton Res.* 18(8):1485-1501.
- ⁵⁰ Thiébaud, E. et al. 1998. Do hydrodynamic factors affect the recruitment of marine invertebrates in a macrotidal area? The case study of *Pectinaria koreni* (Polychaeta) in the Bay of Seine (English Channel). *Hydrobiologia* 375/376:165-176.
- ⁵¹ Qian, P.Y. 1999. Larval settlement of polychaetes. *Hydrobiologia* 402:239-253.
- ⁵² Cowen, R.K. et al. 2000. Connectivity of marine populations: Open or closed? *Science* 287(4):857-859.
- ⁵³ Katz, C.H. et al. 1994. Larval behavior, hydrodynamic transport, and potential offshore-to-inshore recruitment in the American lobster *Homarus americanus*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 103:265-273.
- ⁵⁴ Kingsford, M.J. et al. 2002. Sensory environments, larval abilities, and local self-recruitment. *Bull. Mar. Sci.* 70(1)Suppl:309-340.
- ⁵⁵ Leis, J.M. and B.M. Carson-Ewart. 2001. Behavior of pelagic larvae of four coral-reef fish species in the ocean and an atoll lagoon. *Coral Reefs.* 19(3):247-257.
- ⁵⁶ Wilson, Jr. W. H. 1981. Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: the effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. *J. Mar. Res.* 39:735-748.
- ⁵⁷ Gallagher, E.D. et al. 1983. Facilitation of soft bottom benthic succession by tube builders. *Ecology* 64:1200-1216.
- ⁵⁸ Barke, R.D. 1986. Pheromones and the gregarious settlement of marine invertebrate larvae. *Bull. Mar. Sci.* 39(2):323-331.
- ⁵⁹ Woodin, S.A. 1985. Effects of defecation by arenicolid polychaete adults on spionid polychaete juveniles in field experiments: selective settlement or differential mortality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 87:119-132.



Procesos oceanográficos combinados con el comportamiento y las capacidades natatorias larvales pueden fomentar la retención de larvas en espacios definidos, en vez de promover una dispersión amplia^{60,5,61,62,63,64,65}. La retención puede suceder incluso con larvas actuando como partículas pasivas, gracias a procesos biofísicos⁶⁶. Estos conocimientos tienen fuertes implicaciones para la definición de los tamaños óptimos de las AMPs y las discusiones sobre conectividad entre ellas y otras comunidades marinas⁶⁷.

Incluso en zonas afectadas por mareas fuertes (p. ej. el Alto Golfo de California), puede ocurrir retención larval si la fuerza del viento combinada con la intensidad del ciclo de marea apilan a la columna de agua y retrasan temporalmente al ciclo de bajamar⁶⁸. Lo mismo ocurre si lo anterior se combina con estancamiento de agua por circulación topográfica²², transporte larval hacia la costa por ondas asimétricas de marea alta^{69,70} y la influencia de remolinos permanentes que retrasen los flujos hacia mar abierto durante bajamar^{23,71}.

La ciencia moderna no considera al transporte pasivo como el único proceso por el cual se dispersen las larvas, de forma que el auto-reclutamiento puede modificar substancialmente a las poblaciones

-
- ⁶⁰ Tankersley, R.A. et al. 1995. Responses of estuarine crab megalopae to pressure, salinity and light: Implications for flood-tide transport. *Mar. Biol.* 122:391-400.
- ⁶¹ Forward, R.B. et al. 1997. Endogenous swimming rhythms of blue crab, *Callinectes sapidus* megalopae: Effects of offshore and estuarine cues. *Mar. Biol.* 127:621-628.
- ⁶² Taylor, C.A. 2004. Patterns of early-stage pelagic dispersal and gene flow in rockfish species from the southern California bight. *Diss. Abst. Int. Pt. B - Sci. & Eng.* 65(2):597.
- ⁶³ Thomson, R.E. et al. 2003. Constrained circulation at Endeavour ridge facilitates colonization by vent larvae. *Nature* 424(6948):545-549.
- ⁶⁴ Nahas, E.L. et al. 2003. Hydrodynamic modeling of snapper *Pagrus auratus* egg and larval dispersal in Shark Bay, Western Australia: Reproductive isolation at a fine spatial scale. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 265: 213-226.
- ⁶⁵ Swearer, S.E. et al. 2002. Evidence of self-recruitment in demersal marine populations. *Bull. Mar. Sci.* 70(1) Suppl.:251-271.
- ⁶⁶ Sponaugle, S. et al. 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: Biophysical correlates and mechanisms. *Bull. Mar. Sci.* 70(1) Suppl.:341-375.
- ⁶⁷ Warner, R.B. and R. K. Cowen. 2002. Local retention of production in marine populations: Evidence, mechanisms, and consequences. *Bull. Mar. Sci.* 70(1) Suppl.:245-249.
- ⁶⁸ Backhaus, J. et al. 1998. Hydrography and climate of the List tidal basin. In: *The Wadden Sea Ecosystem. Exchange, Transport, and Transformation Processes* (C. Gätje and K. Reise Eds.) Springer Verlag Berlin. 39-54 p.
- ⁶⁹ Levin, L.A. 1986. The influence of tides on larval availability in shallow waters overlying a mudflat. *Bull. Mar. Sci.* 39(2):224-233.
- ⁷⁰ Oost, A.P. and P.I. de Boer. 1994. Sedimentology and development of barrier islands, ebb-tidal deltas, inlets and backbarrier areas of the Dutch Wadden Sea. *Senckenbergiana maritima* 24(1/6):65-115.
- ⁷¹ Thorrold, S.R. et al. 2002. Quantifying larval retention and connectivity in marine populations with artificial and natural markers. *Bull. Mar. Sci.* 70(1) Suppl.:291-308.



locales⁷². Ya que el transporte larval a través de corrientes oceánicas puede ser limitado, las suposiciones sobre conectividad demográfica deben probarse empíricamente en las redes de AMPs⁷³.

V. Modelando la conectividad entre poblaciones marinas.

Tradicionalmente se han usado modelos hidrográficos para predecir la dispersión larval, considerando a larvas como partículas flotantes pasivas⁷⁴. Sin embargo, es común que la advección sea más débil de lo esperado y que la difusión sea más fuerte⁷⁵. La difusión evita el “deslave” de una población y permite mayor flexibilidad en el tamaño y espaciamiento de AMPs. Existen docenas de modelos para diseñar AMPs, pero muy pocos consideran explícitamente la dispersión larval y aquellos que lo hacen, aún la consideran un simple proceso de difusión^{76,77}.

La modelación de larvas de peces e invertebrados marinos actuando como partículas pasivas en zonas con remolinos locales muestra que las larvas pueden mantenerse cerca de lugares de origen durante semanas o meses^{78,79,80,81,82,83,84,85}.

⁷² Nishikawa, A. and K. Sakai. 2005. Genetic connectivity of the scleractinian coral *Goniastrea aspera* around the Okinawa Islands. *Coral Reefs* 24(2):318-323.

⁷³ Barber, P.H. et al. 2002. Sharp genetic breaks among populations of *Haptosquilla pulchella* (Stomatopoda) indicate limits to larval transport: patterns, causes, and consequences. *Mol. Ecol.* 11(4):659-674.

⁷⁴ Barney, A.S. et al. 2003. A model study on variations in larval supply: are populations of the polychaete *Owenia fusiformis* in the English Channel open or closed? *Helgol. Mar. Res.* 56(4):229-237.

⁷⁵ Largier, J.L. 2003. Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. *Ecol. Appl.* 13(1):S71-S89.

⁷⁶ Gaines et al. 2003. Avoiding current oversights in marine reserve design. *Ecol. Appl.* 13(1):S32-S46.

⁷⁷ Gerber et al. 2003. Population models for marine reserve design: A retrospective and prospective sintesis. *Ecol. Appl.* 13(1):S47-S64.

⁷⁸ McShane, P.E. et al. 1988. Recruitment processes in *Haliotis rubra* (Mollusca:Gastropoda) and regional hydrodynamics in southeastern Australia imply localized dispersal of larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 124:175-204.

⁷⁹ Black, K.P. et al. 1991. Numerical models show coral reefs can be self-seeding. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 74:1-11.

⁸⁰ Black, K. P. 1993. The relative importance of local retention and inter-reef dispersal of neutrally buoyant material on coral reefs. *Coral Reefs* 12:43-53.

⁸¹ Tegner, M. J. 1993. Southern California abalones: can stocks be rebuilt using marine harvest refugia? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:2010-2018.

⁸² Lee, T.N. et al. 1994. Evolution of the Tortugas Gyre and its influence on recruitment in the Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.* 54:621-646.

⁸³ Shulman, M.J., and E. Bermingham. 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution* 49:897-910.

⁸⁴ Palumbi, S.R. et al. 1997. Speciation and the evolution of population structure in tropical Pacific sea urchins. *Evolution* 51:1506-1517.

⁸⁵ Limouzy-Paris, C.B. et al. 1997. Translocation of larval coral reef fishes via sub-mesoscale spin-off Eddies from the Florida current. *Bull. Mar. Sci.* 60:966-983.



Además de los patrones de dispersión larval, los niveles de aporte larval son importantes para explicar los patrones de distribución de las poblaciones^{86,87,88}. En especies de coral, los arrecifes aislados suelen estar dominados por especies que incuban sus larvas⁸⁹ y solo las especies con mayor potencial de dispersión muestran mayor estructura genética^{90,91}. En los peces formadores de cardumen las agregaciones reproductivas son comunes, liberándose simultáneamente una gran parte del potencial reproductivo de la población en nubes de gametos que renuevan a las poblaciones interconectadas.

Los modelos de circulación costera de alta resolución pueden predecir la dispersión larval generada por agregaciones reproductivas y generalmente indican fuerte aislamiento regional por dispersión limitada⁹². Por otro lado, la simulación de propágulos de macroalgas indica mayores rangos de dispersión que los que normalmente se asumen⁹³.

Los modelos modernos indican distancias típicas de dispersión larval para la mayoría de los peces de arrecife en escala de 10-100 Km., implicando movimientos larvales activos, aportes larvales limitados y auto-reclutamiento^{94,95,96,97,98}.

Las larvas pelágicas de algunas especies de peces pueden asentarse a <100 m de distancia de sus fuentes⁹⁹. Con transporte larval limitado, algunas poblaciones pueden ser independientes y ser

⁸⁶ Ólafsson, E.B. et al. 1994. Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments? The relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 32:65-109.

⁸⁷ Gaines, S.D. and K.D. Lafferty. 1995. Modeling the dynamics of marine species: The importance of incorporating larval dispersal. In: *Ecology of marine invertebrate larvae* (L. McEdward Ed.) CRC Mar. Sci. Ser. 389-412.

⁸⁸ Strasser, M. and U. Pieloth. 2001. Recolonization pattern of the polychaete *Lanice conchilega* on an intertidal sand flat following the severe winter of 1995/96, *Helgol. Mar. Res.* 55:176-181.

⁸⁹ Harriott, V. J. and S. A. Banks. 1995. Recruitment of scleractinian corals in the Solitary Islands Marine Reserve, a high latitude coral-dominated community in Eastern Australia. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 123:155-161.

⁹⁰ McMillan, W.O. et al. 1992. Population genetic consequences of developmental evolution in sea urchins (Genus *Heliocidaris*). *Evolution* 46:1299-1312.

⁹¹ Bohonak, A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quart. Rev. Biol.* 74:21-45.

⁹² Paris, C.B.; R.K. Cowen; A. Srinivasan and L. Chérubin. 2005. Larval pathways from spawning aggregations of grouper (Epinephelinae) and snapper (Lutjanidae) populations in the Caribbean: A metapopulation approach for the conservation of marine species. *Int. Oc. Res. Conference. Paris, France. June 6–10, 2005. Abstracts.*

⁹³ Gaylord, B. et al. 2002. A physically based model of macroalgal spore dispersal in the wave and current-dominated near shore. *Ecology* 83(5):1239-1251.

⁹⁴ Palumbi, R.S. 2004. Marine Reserves and Ocean Neighborhoods: The spatial sale of marine populations and their management. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 29:31–68.

⁹⁵ Cowen, R.K. et al. 2006. Scaling of Connectivity in Marine Populations. *Science* 311(5760):522-527.

⁹⁶ Steneck, R.S. 2006. Staying Connected in a Turbulent World. *Science (Wash.)*, 311(5760): 480-481.

⁹⁷ Paris, C.B. et al. 2005. Larval transport pathways from Cuban snapper (Lutjanidae) spawning aggregations based on biophysical modeling. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 296:93-106.

⁹⁸ Swearer, S.E.. 2002. Self-recruitment in coral reef fish populations. *Diss. Abst. Int. Pt. B - Sci. & Eng.* 62(11):4903.



fuentes de larvas para nuevas poblaciones, teniendo implicaciones para los esfuerzos de conservación¹⁰⁰.

Los modelos oceanográficos tridimensionales nos ayudan a entender la conectividad evaluando: la coincidencia entre corrientes oceánicas, temperaturas superficiales y concentraciones de clorofila medidos desde satélites y boyas; definiendo fuentes y sumideros de larvas y los estratos batimétricos relevantes; así como probabilidades bayesianas de éxito en el reclutamiento^{101,102}. Estos modelos pueden alimentarse con datos reales as usar técnicas de marcaje y recaptura de larvas con marcadores naturales o artificiales.

Los algoritmos que operan modelos espacialmente explícitos pueden sugerir redes con una representación adecuada de diferentes tipos de hábitat y considerar zonas de distribución de depredadores y presas, presupuestos energéticos y acoplar el conocimiento existente sobre el tiempo de desarrollo y comportamiento larvales y modelos de circulación validados^{103,104,105,106}.

Algunas herramientas en línea permiten a los investigadores y administradores definir patrones a gran escala de conectividad espacial. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO) y el gobierno de Australia desarrollaron “Australian Connectivity Interface” (Aus-Connie).

Aus-Connie simula la dispersión larval y el reclutamiento, desarrollando escenarios y evaluaciones de riesgo para dispersión de contaminantes y usando trayectorias de un millón de partículas acoplados a datos de altimetría satelital, calibraciones costeras de marea, y datos de viento de modelos meteorológicos^{107,108}. Actualmente, en el Golfo de California, el Proyecto PANGAS es el

⁹⁹ Jones, G.P. et al. 2005. Coral Reef Fish Larvae Settle Close to Home. *Curr. Biol.* 15(14):1314-1318.

¹⁰⁰ Bode et al.. 2006. Larval dispersal reveals regional sources and sinks in the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 308:17-25.

¹⁰¹ Tracey, S.R. and A.J. Hobday. 2006. Beyond Larval Connectivity Modeling: Adding Biological Traits to Account for Survivorship and Active Migration incentives. *Eos Trans* 87(36).

¹⁰² Robinson, C.L.K. et al. 2005. Oceanographic connectivity among marine protected areas on the north coast of British Columbia, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62(6):1350-1362.

¹⁰³ Irisson, J. et al. 2004. Strategies and trajectories of coral reef fish larvae optimizing self-recruitment. *J. Theor. Biol.* 227(2):205-218.

¹⁰⁴ Leslie, H. et al. 2003. Using siting algorithms in the design of marine reserve networks. *Ecol. Appl.* 13(1):S185-S198.

¹⁰⁵ Richardson, E.A. et al. 2006. Developing Scenarios for a Network of Marine Protected Areas. Research and Development Contract CRO 0348 Final Report. 69 p.

¹⁰⁶ Sanchirico, J.N. 2005. Additivity properties in metapopulation models: implications for the assessment of marine reserves. *J. Environ. Econ. Manage.* 49(1):1-25.

¹⁰⁷ <http://www.per.marine.csiro.au/aus-connie/index.html>.



único esfuerzo que intenta determinar la conectividad de las especies objetivo de las flotas pesqueras ribereñas¹⁰⁹.

También se han usado las huellas ambientales de los metales traza alojadas en las estructuras óseas duras de los peces (p. ej. otolitos) para determinar las áreas de crianza de los ejemplares^{110,111,112,113,114,115,116,117,118}.

Algunos resultados de estas técnicas sugieren que las poblaciones pueden ser cerradas⁷⁷, pero se ha discutido que la variabilidad anual en la composición elemental puede confundir las interpretaciones¹¹⁹. Las huellas químicas también se han usado en larval de moluscos¹¹⁷.

Estudios de conectividad basados en genética poblacional han definido tasas de conectividad de varios metros hasta cientos de kilómetros en organismos marinos^{120,121}.

VI. Otros factores que afectan a la conectividad.

No solo la presencia, cantidad y patrones de dispersión de las larvas determinan la conectividad entre poblaciones. También la condición fisiológica de las larvas juega un papel importante. Las

¹⁰⁸ Condie, S.A. et al. 2005. Marine connectivity patterns around the Australian continent. *Env. Mod. Software* 20(9):1149-1157.

¹⁰⁹ http://pangas.arizona.edu/whatESP/what_is_pangasESP.html

¹¹⁰ Rooker, J.R. et al. 2003. Identification of Atlantic blue fin tuna (*Thunnus thynnus*) stocks from putative nurseries using otolith chemistry. *Fish. Oceanogr.* 12(2):75-84.

¹¹¹ Elsdon, T.S. and B.M. Gillanders. 2003. Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. *Rev. Fish Biol. Fish.* 13(3):217-235.

¹¹² Gillanders, B.M. and M.J. Kingsford. 2003. Spatial variation in elemental composition of otoliths of three species of fish (family Sparidae). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57(5-6):1049-1064

¹¹³ Herzka, S.Z. 2005. Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64(1):58-69.

¹¹⁴ Lo-Yat, A. et al. 2005. Small-scale spatial variation in the elemental composition of otoliths of *Stegastes nigricans* (Pomacentridae) in French Polynesia. *Coral Reefs* 24(4):646-653.

¹¹⁵ Denit, K. and S. Sponaugle. 2004. Local and Latitudinal Differences in Growth during the Early Life History of Gray Snapper, *Lutjanus griseus*. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 55:1019

¹¹⁶ Gillanders, B.M. 2002. Temporal and spatial variability in elemental composition of otoliths: implications for determining stock identity and connectivity of populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59(4):669-679.

¹¹⁷ Gillanders, B.M. 2005. Using elemental chemistry of fish otoliths to determine connectivity between estuarine and coastal habitats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64(1):47-57.

¹¹⁸ Becker, B.J. et al. 2005. Spatial and temporal variation in trace elemental fingerprints of mytilid mussel shells: A precursor to invertebrate larval tracking. *Limnol. Oceanogr.* 50(1):48-61.

¹¹⁹ Gillanders, B.M. 2002. Connectivity between juvenile and adult fish populations: Do adults remain near their recruitment estuaries? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 240:215-223.

¹²⁰ Takabayashi et al. 2003. Genetic variation of the scleractinian coral *Stylophora pistillata*, from western Pacific reefs. *Coral Reefs* 22(1):17-22.

¹²¹ Kinlan, B.P. and S.D. Gaines. 2003. Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: A community perspective. *Ecology* 84(8):2007-2020.



larvas de invertebrados pueden aclimatarse a gradientes de salinidad¹²²; pero su desarrollo, sobrevivencia y capacidad de asentamiento son afectados negativamente por sedimentos suspendidos en escurrimientos costeros¹²³. No obstante, las plumas de sedimento han sido usadas como indicadores indirectos de conectividad¹²⁴.

Los florecimientos de algas tóxicas son transportados eficientemente por las corrientes y pueden afectar negativamente la condición larval¹²⁵. La riqueza algas nativas y exóticas formadoras de florecimientos tóxicos se ha incrementado en el Golfo de California, así como la frecuencia de los florecimientos, posiblemente fomentados por escorrentías agrícolas¹²⁶. Por otro lado, las aguas ricas en nutrientes aseguran buenas condiciones de crecimiento larval y fomentan la contribución al reclutamiento por retención¹²⁷.

Las condiciones ambientales circundantes a las AMPs pueden empañar los beneficios de la dispersión de las larvas generadas localmente¹²⁸. Comúnmente se piensa que el potencial de dispersión larval es proporcional a la duración de la fase planctónica¹²⁹, pero se sabe que la duración de esta fase *in situ* puede ser hasta tres veces más rápida que si se mide en laboratorio¹³⁰.

Muchas especies de peces migran estacional y ontogénicamente y ocupan una variedad de hábitats, por eso, para que las AMPs establezcan corredores de conectividad éstas deben albergar una alta variedad de hábitats^{131,132,133,134,135,136,137,138,139,140,141,142,143,144,145,146,147,148}. De esta forma, la fragmentación de hábitats representa una amenaza para la conectividad^{149,150,151,152,153,154}.

¹²² Gimenez, L. 2003. Potential effects of physiological plastic responses to salinity on population networks of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata*. *Helgol. Mar. Res.* 56(4):265-273.

¹²³ Phillips, N.E and J. Shima. 2006. Differential effects of suspended sediments on larval survival and settlement of New Zealand urchins *Evechinus chloroticus* and abalone *Haliotis iris*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 314:149-158.

¹²⁴ Andrefouet, S. et al. 2002. Revisiting coral reef connectivity. *Coral Reefs* 21(1):43-48.

¹²⁵ Robin et al. 2005. Transport of HAB species in density driven coastal jets. *Int. Oc. Res. Conference. Paris, France. June 6–10, 2005. Abstracts.*

¹²⁶ Beman et al. 2005. Agricultural runoff fuels large phytoplankton blooms in vulnerable areas of the ocean. *Nature* 434:211-214.

¹²⁷ Sponaugle, S. 2005. Contribution of larval growth, condition, and survivorship to population connectivity in reef fishes. *Int. Oc. Res. Conference. Paris, France. June 6–10, 2005. Abstracts.*

¹²⁸ Rocha, L.A. et al. 2005. Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.* 272(1563):573-579.

¹²⁹ Present, T.M.C. 1987. Genetic differentiation of disjunct Gulf of California and Pacific outer coast populaions of *Hypsoblennius jenkinsi*. *Copeia*(4):1010-1024.

¹³⁰ Annis, E.R. 2005. Biology and ecology of larval lobsters (*Homarus americanus*): Implications for population connectivity and larval transport. *Diss. Abst. Int. Pt. B - Sci. & Eng..* 65(12): 6226.

¹³¹ Gillanders, B.M. et al. 2003. Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna: An important component of nurseries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 247:281-295.



El mapeo de hábitats ayuda a identificar áreas óptimas de desarrollo para diferentes estados de desarrollo y poder general hipótesis relacionadas en modelos metapoblacionales^{155,156,157,158,159,160,161,162,163,164,165,166,167,168,169,170,171,172,173,174,175,176,177,178,179}.

-
- ¹³² Appeldoorn, R.S. et al. 2003. Habitat connectivity in reef fish communities and marine reserve design in Old Providence-Santa Catalina, Colombia. *Gulf Caribb. Res.* 14(2):61-77.
- ¹³³ Nagelkerken, I. and G. van der Velde. 2003. Connectivity between coastal habitats of two oceanic Caribbean islands as inferred from ontogenetic shifts by coral reef fishes. *Gulf Caribb. Res.* 14(2):43-59.
- ¹³⁴ Mumby, P.J. 2006. Connectivity of reef fish between mangroves and coral reefs: Algorithms for the design of marine reserves at seascape scales. *Biol. Conserv.* 128(2):215-222.
- ¹³⁵ Kraus, R.T. and D.H. Secor. 2005. Application of the nursery-role hypothesis to an estuarine fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 291:301-305.
- ¹³⁶ Kraus, R.T. and D.H. Secor. 2005. Connectivity in estuarine white perch populations of Chesapeake Bay: evidence from historical fisheries data. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64(1):108-118.
- ¹³⁷ Ray, G.C. 2005. Connectivity of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64(1):18-32.
- ¹³⁸ Able, K.W. 2005. A re-examination of fish estuarine dependence: Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64(1):5-17.
- ¹³⁹ Aguilar-Perera, J.A. 2005. Coastal habitat connectivity of reef fishes from southwestern Puerto Rico. *Diss. Abst. Int. Pt. B. Sci. & Eng.* 65(12):6103.
- ¹⁴⁰ Sheaves, M. 2005. Nature and consequences of biological connectivity in mangrove systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 302:293-305.
- ¹⁴¹ Schwartz, J.S. and E.E. Herricks. 2005. Fish use of stage-specific fluvial habitats as refuge patches during a flood in a low-gradient Illinois stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62(7):1540-1552.
- ¹⁴² Secor, D.H. and J.R. Rooker. 2005. Connectivity in the life cycles of fishes and invertebrates that use estuaries. *Est. Coast. Shelf Sci.* 64(1):1-3.
- ¹⁴³ Layman, C.A. et al. 2004. Effects of estuarine fragmentation on fish assemblage structure on Andros Island. *Bahamas J. Sci.* 12(1):29-38.
- ¹⁴⁴ Cote, D. et al. 2003. Microhabitat use of juvenile Atlantic cod in a coastal area of Newfoundland determined by 2D telemetry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 265:227-234.
- ¹⁴⁵ Nagelkerken, I. and G. Van der Velde. 2003. Connectivity between coastal habitats of two oceanic Caribbean Islands as inferred from ontogenetic shifts by coral reef fishes. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 54:796-797.
- ¹⁴⁶ Nanami, A. and M. Nishihira. 2003. Effects of Habitat Connectivity on the Abundance and Species Richness of Coral Reef Fishes: Comparison of an Experimental Habitat Established at a Rocky Reef Flat and at a Sandy Sea Bottom. *Environ. Biol. Fishes* 68(2):183-196.
- ¹⁴⁷ Beets, J. et al. 2003. Habitat connectivity in coastal environments: Patterns and movements of Caribbean coral reef fishes with emphasis on bluestriped grunt, *Haemulon sciurus*. *Gulf Caribb. Res.* 14(2):29-42.
- ¹⁴⁸ Kaunda-Arara, B. and G.A. Rose. 2004. Long-distance movements of coral reef fishes. *Coral Reefs* 23(3):410-412.
- ¹⁴⁹ Christy, A.E. and S.D. Glasoe. 2003. Literature review--impacts of urbanization on water quality in shellfish growing areas in Puget Sound, Washington. *J. Shellfish Res.* 22(2):602.
- ¹⁵⁰ Leibowitz, S.G. 2003. Isolated Wetlands And Their Functions: An Ecological Perspective. *Wetlands* 23(3):517-531.
- ¹⁵¹ Leibowitz, S.G. and T. Nadeau. 2003. Isolated Wetlands: State-Of-The-Science and Future Directions. *Wetlands* 23(3): 663-684.
- ¹⁵² Alberti, M. et al. 2004. Assessing the impacts of urbanization on shellfish growing areas in Puget Sound. *J. Shellfish Res.* 23(2):651.
- ¹⁵³ Schaefer, V. 2004. Green Links and Urban Biodiversity--an Experiment in Connectivity. 2003 Georgia Basin/Puget Sound Research Conference Proceedings.
- ¹⁵⁴ Cabeza, M. 2005. Ecological and social connectivity. *Trends Ecol. Evol.* 20(2):64-65.
- ¹⁵⁵ Hobday, A.J. and M.J. Tegner. 2002. The warm and the cold: Influence of temperature and fishing on local population dynamics of red abalone. *CalCOFI Rep* 43:74-96.
- ¹⁵⁶ Bell, R. et al. 2005. Inventory of Intertidal Marine Habitats, Boston Harbor Islands National Park Area. *Northeast. Nat.* 12(3):169-200.



-
- ¹⁵⁷ Kendall, M.S. et al. 2005. Benthic Mapping Using Sonar, Video Transects, and an Innovative Approach to Accuracy Assessment: A Characterization of Bottom Features in the Georgia Bight. *J. Coast. Res.* 21(6): 1154-1165.
- ¹⁵⁸ Kim, C.G. et al. 2004. Preferred Hole Shape and Size of Cultured Abalone, *Haliotis sieboldii*. *Bull. Mar. Sci.* 75(1):137-142.
- ¹⁵⁹ Brown, C.J. et al. 2005. Mapping seabed habitats in the Firth of Lorn off the west coast of Scotland: evaluation and comparison of habitat maps produced using the acoustic ground-discrimination system, RoxAnn, and sidescan sonar. *ICES J. Mar. Sci.* 62(4):790-802.
- ¹⁶⁰ Jordan, A. et al. 2005. Seabed Habitat Mapping in the Kent Group of Islands and its Role in Marine Protected Area Planning. *Aquatic Conserv.* 15(1):51-70.
- ¹⁶¹ Stevens, T. 2005. Scales of similarity in soft sediment epibenthic assemblages: implications for marine protected area design. *Mar. Biol.* 146(2):345-354.
- ¹⁶² Shaffer, J.A. 2000. Seasonal Variation in Understory Kelp Bed Habitats of the Strait of Juan de Fuca. *J. Coast. Res.* 16(3):768-775.
- ¹⁶³ Tegner, M.J. et al. 2000. Abalones and sea urchins: Biological and fisheries interactions. *J. Shellfish Res.* 19(1):539.
- ¹⁶⁴ Palau, L.C. et al. 2000. Microhabitat, distribution and abundance of juveniles of *Haliotis fulgens* and *H. corrugata* in Bahía Tortugas, Mexico. *J. Shellfish Res.* 19(1):503-504.
- ¹⁶⁵ Mayfield, S. and G.M. Branch. 2000. Interrelations among rock lobsters, sea urchins, and juvenile abalone: implications for community management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(11):2175-2185.
- ¹⁶⁶ De Waal, S. and P. Cook. 2001. Quantifying the physical and biological attributes of successful ocean seeding sites for farm-reared juvenile abalone (*Haliotis midae*). *J. Shellfish Res.* 20(2):857-861.
- ¹⁶⁷ Rogers-Bennett, L. and J.S. Pearse. 2001. Indirect Benefits of Marine Protected Areas for Juvenile Abalone. *Conserv. Biol.* 15(3):642-647.
- ¹⁶⁸ Karpov, K.A. et al. 2001. Interactions among red abalones and sea urchins in fished and reserve sites of northern California: Implications of competition to management. *J. Shellfish Res.* 20(2):743-753.
- ¹⁶⁹ Sasaki, R. and S.A. Shepherd. 2001. Ecology and post-settlement survival of the ezo abalone, *Haliotis discus hannai*, on Miyagi coasts, Japan. *J. Shellfish Res.* 20(2):619-626.
- ¹⁷⁰ Day, E. and G.M. Branch. 2002. Effects of sea urchins (*Parechinus angulosus*) on recruits and juveniles of abalone (*Haliotis midae*). *Ecol. Monogr.* 72(1):133-149.
- ¹⁷¹ Day, E.G. and G.M. Branch. 2002. Influences of the sea urchin *Parechinus angulosus* (Leske) on the feeding behavior and activity rhythms of juveniles of the South African abalone *Haliotis midae* Linn. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 276(1-2):1-17.
- ¹⁷² Carreon Palau, L. et al. 2003. Microhabitat y biota asociada de juveniles de abulon *Haliotis fulgens* y *H. corrugata* en Bahía Tortugas, Baja California Sur, Mexico. *Cienc. Mar.* 29(3):325-341.
- ¹⁷³ Serviere-Zaragoza, E. et al. 2003. Diversity and Distribution of Macroalgae Associated with Abalone (*Haliotis* spp.) Habitats in Baja California Sur, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 72(3):725-739.
- ¹⁷⁴ Tomascik, T. and H. Holmes. 2003. Distribution and abundance of *Haliotis kamtschatkana* in relation to habitat, competitors and predators in the Broken Group Islands, Pacific Rim National Park reserve of Canada. *J. Shellfish Res.* 22(3):831-838.
- ¹⁷⁵ de Clerck, O. et al. 2004. Morphological and taxonomic studies of *Gracilaria* and *Gracilariopsis* species (Gracilariales, Rhodophyta) from South Africa. *S. Afr. J. Bot.* 70(4): 521-539.
- ¹⁷⁶ Dixon, C.D. and R.W. Day. 2004. Growth responses in emergent greenlip abalone to density reductions and translocations. *J. Shellfish Res.* 23(4):1223-1228.
- ¹⁷⁷ Roberts, R.D. et al. 2004. Settlement of abalone (*Haliotis iris*) larvae in response to five species of coralline algae. *J. Shellfish Res.* 23(4): 975-987.
- ¹⁷⁸ Beltrones, D.A.S and G.V. Romero. 2004. Benthic Diatom Assemblages in an Abalone (*Haliotis* spp.) Habitat in the Baja California Peninsula. *Pac. Sci.* 58(3): 435-446.
- ¹⁷⁹ O'Loughlin, J.L. and S.A. Shepherd. 2000. Biological reference points for the greenlip abalone (*Haliotis laevigata*) in different habitats across its geographic range. *J. Shellfish Res.* 19(1):527.



VII. La circulación oceanográfica del Golfo de California y su relación con procesos de conectividad.

El Golfo de California es una cuenca de evaporación con salinidades 1-2% más altas que las aguas del Pacífico adyacente a igual latitud y con circulación termohalina causada por los flujos de calor entre el agua y el aire¹⁸⁰. Los vientos sobre el Golfo cambian de dirección con la estación, soplando hacia el norte durante el verano y hacia el sur en invierno, repitiéndose el patrón en el transporte de agua superficial a través del Golfo. En la circulación termohalina, el flujo de salida se localiza entre 50-250 m de profundidad y el de entrada entre 250-500 m. En la capa superficial, la dirección de transporte cambia estacionalmente. La salinidad tiene mayor variabilidad horizontal que la temperatura o la densidad y las mayores variaciones en la estructura termohalina se atribuyen al fenómeno "El Niño".

El Golfo tiene grandes remolinos durante el invierno y una corriente de chorro entra por la boca y alcanza la parte media en febrero. Mientras que en verano, Sinaloa y Sonora son afectadas por aguas frías^{181,182,183}. Los remolinos en el norte del Golfo atrapan partículas por periodos de hasta dos meses, mientras que los flujos costeros transportan partículas cientos de kilómetros hacia el sur en invierno y hacia el norte en verano.

El agua se transporta a lo largo de la costa continental de México hacia dentro del Golfo durante el fin de la primavera y el inicio del verano, mientras que a lo largo de la costa de la península el agua fluye hacia fuera del Golfo.

¹⁸⁰ Bray, N.A. 1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 93(5):4993-5020.

¹⁸¹ Shirasago et al. 2002. Análisis superficial de mesoescala en el Golfo de California mediante datos NOAA/AVHRR, SEASTAR/SEAWIFS y QUIKSCAT/SEAWINDS. II Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra. *GEOS* 22(2):293.

¹⁸² Lavín, M.F. et al. 1997. Lagrangian Observations of the Circulation in the Northern Gulf of California. *J. Phys. Ocean.* 27:2298-2305

¹⁸³ Velasco Fuentes, O.U. and S.G. Marinone. 1999. A numerical study of the lagrangian circulation in the Gulf of California. *J. Mar. Sys.* 22(1-12). Available at: http://oceanografia.cicese.mx/oscar/gulf_california.pdf.



La variabilidad en la circulación general debido a patrones de viento y ciclos de marea ha sido modelada^{184,185} y también se han descrito la circulación cercana al fondo y renovación del agua en las fosas del norte del Golfo¹⁸⁶.

El Alto Golfo de California es somero (< 30 m de profundidad), tiene alta evaporación y su hidrología es bien conocida¹⁸⁷. Actualmente carece de aportes de agua dulce por ríos, causando alta salinidad en su parte más interna (>38 psu). El gradiente de presión causa corrientes gravitacionales (~0.1 m/s) moduladas por mezcla vertical¹⁸⁸.

Simulaciones lagrangianas de la circulación han revelado que el área norte del Golfo de California retiene partículas durante más de 30 días y que el potencial de retención decrece hacia el sur^{189,190}.

En el centro y sur del Golfo las partículas cercanas a la costa de Baja California pueden dispersarse hacia el norte <100 Km. en 30 días, mientras que la costa continental es la zona de escape hacia el Océano Pacífico.

VIII. El conocimiento sobre ecología larval en el Golfo de California.

La distribución y composición de las larvas de peces a la escala de todo el Golfo se han estudiado a fines de la década de 1950¹⁹¹ y entre 1984 y 1988^{192,193}. Las regiones centro y sur del Golfo son particularmente productivas y los desoves de peces se disparan con la temperatura superficial y la baja biomasa de plancton del verano.

¹⁸⁴ Argote, M.L. et al. 1998. Barotropic eulerian residual circulation in the Gulf of California due to the M2 tide and wind stress. *Atmósfera* 11:173-197.

¹⁸⁵ Jiménez, A. et al. 2005. Effect of the spatial and temporal variability of winds on the circulation in the Gulf of California. *Cienc. Mar.* 31(2):357-368.

¹⁸⁶ López et al. 2005. Source and circulation of the near-bottom water in the northern Gulf of California. *Geoph. Res. Abs.* Vol. 7.

¹⁸⁷ Alvarez Borrego, S. and L.A. Galindo Bect. 1976. Hidrología del Alto Golfo de California. I. Condiciones durante otoño. *CalCoFi Rep.* 28:51-59 p.

¹⁸⁸ Lavin, M. 2001. Buoyancy-driven circulation in the Upper Gulf of California. Minisymposium on Gulf of California. Available at <http://flux.aps.org/meetings/YR01/DFD01/abs/S1070.html#SKM.004>.

¹⁸⁹ Scott Pegau, W. et al. 2002. Ocean color observations of eddies during the summer in the Gulf of California. *Geoph. Res. Letters.* 29(9):1-3.

¹⁹⁰ Quetzalcóatl Gutiérrez et al. 2002. Circulación lagrangiana en el Golfo de California. III Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra. *GEOS* 22(2):292.

¹⁹¹ Geoffrey Moser et al. 1974. Distribution and abundance of fish eggs and larvae in the Gulf of California. *CalCoFi Rep.* 17:112-128.

¹⁹² Aceves-Medina, G. et al. 2003. Distribution and abundance of *Syacium ovale* larvae (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) in the Gulf of California. *Rev.Biol.Trop.* 51(2):561-570.

¹⁹³ Aceves-Medina, G. et al. 2006. Distribution and abundance by larval developmental stages of *Symphurus williamsi* (Pleuronectiformes:Cynoglossidae) in the Gulf of California. *Scientia Mar.* 70(2):291-302.



En el invierno, aguas tropicales tocan la boca del Golfo y las larvas de peces son dominadas por especies subtropicales y templadas subárticas. Mientras que el agua tropical invade todo el Golfo comienza la dominancia de larvas de especies tropicales^{194,195}. El otoño y la primavera son períodos de transición y fuertes gradientes latitudinales de temperatura dividen al Golfo en la región norte (especies templadas y subárticas desovando en otoño y primavera), la región sur (especies tropicales y subtropicales durante todo el año) y la región central (especies tropicales y templadas emergentes). Los límites entre regiones se expanden y contraen dependiendo de los patrones de circulación.

Hay estudios larvales puntuales para las bahías de La Paz^{196,197,198}, Mazatlán¹⁹⁹ y Concepción²⁰⁰ (larvas de peces); así como para las islas Espiritu Santo y Partida²⁰¹ (larvas de peces y moluscos). La región central del Golfo fue analizada durante el “El Niño” 1997-1998 y la “La Niña” 1998-1999²⁰² (larvas de peces).

Las sardinas Monterrey realizan migraciones ontogénicas a lo largo de Golfo^{203,204}. En invierno y primavera los adultos se mueven del norte de Guaymas hacia Topolobampo (eventualmente Mazatlán) y después de desovar (enero-abril) los huevos y larvas derivan hacia la costa de la península.

¹⁹⁴ Aceves-Medina, G. et al. 2004. Fish larvae assemblages in the Gulf of California J. Fish Biol. 65(3):832-836.

¹⁹⁵ Aceves-Medina, G. et al. 2004. Fish larvae from the Gulf of California. Sci. Mar. 67(1):1-11.

¹⁹⁶ Sánchez-Velazco, L. et al. 2004. Distribution and abundance of fish larvae in Bahía de La Paz (Gulf of California) and their relation to hydrographic variability during summer (1997-1998). Oceanography of the Eastern Pacific: Volume III. 51(6-9):723-737.

¹⁹⁷ Arizpe Covarrubias, O. 1986. Reclutamiento y mortalidad de *Pinna rugosa* (Sowerby, 1835) en condiciones semicontroladas en Bahía de La Paz, México. An. Inst. Cienc. Mar. Limnol.

¹⁹⁸ Sánchez-Velazco, L. et al. 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahía de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. J. Plankton Res. 28(11):1081-1098

¹⁹⁹ Muñoz-García, I.R. et al. 2000. Distribution and abundance of phyllosoma of *Panulirus* (Decapoda: Palinuridae) in the southeastern Gulf of California, México. Rev. Biol. Trop. 48(1). Available at: <http://rbit.ots.ac.cr/read/revistas/48-1/lieb@facimar.maz.uasnet.mx>

²⁰⁰ Peguero, I.M. 2004. Spatial Distribution of Fish Larvae in a Bay of the Gulf of California (June and November 1997). Pac. Sci. 58(4):567-578.

²⁰¹ Shirasago et al. 2002. Distribución de larvas de peces pelágicos en la Bahía de La Paz y su relación con datos obtenidos mediante sensores remotos. III Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra. GEOS 22(2):292.

²⁰² Sánchez-Velazco, L. et al. 2004. Fish larvae abundance and distribution in the central Gulf of California during strong environmental changes (1997-1998 El Niño and 1998-1999 La Niña). Coloquio sobre la Oceanografía del Pacífico Oriental No3. 51(6-9):711-722.

²⁰³ Sokolov, A. 1973. Investigaciones biológico-pesqueras de los peces pelágicos del Golfo de California (*Sardina monterrey*). CalCoFi Rep. 17:92-96.

²⁰⁴ Lluch-Belda et al. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: Possible causes. CalCOFI Rep. 27:136-140.



Esa generación alcanza la madurez sexual después del segundo año y se recluta a la población adulta cerca de las grandes islas. La pesquería se efectúa principalmente a lo largo de la costa continental en la parte media del Golfo.

IX. El diseño de áreas de conservación marinas individuales y en redes

La robustez en el diseño de AMPs ha sido criticada y no existe consenso sobre los estándares que deben respetarse en ese tema²⁰⁵. Generalmente, en las AMPs los costos de operación son directamente proporcionales al tamaño. Se ha sugerido que la extensión espacial de las AMPs con metas de conservación de biodiversidad debe ser tan grande como sea posible, mientras que en las que buscan maximizar la producción pesquera se debe maximizar la exportación larval²⁰⁶, pero deben mantener su tamaño al mínimo posible²⁰⁷. Lograr metas relacionadas a la restauración de una pesquería es seguramente más caro que proteger la diversidad en un área, porque generalmente se implican grandes extensiones costeras.

No obstante, la aplicación efectiva de medidas de manejo pesquero puede lograr metas similares a las de las AMPs con fines de incrementar la producción pesquera²⁰⁸.

Si existe dispersión difusiva unidireccional facilitada por fuertes corrientes, múltiples AMPs en red pueden ser más efectivas que una sola AMP cubriendo el área total equivalente a la suma de las áreas parciales y de esta forma se puede incrementar la producción pesquera con menor riesgo. Pero si las reservas están muy cerca unas de las otras, una perturbación catastrófica puede afectar a más de una reserva²⁰⁹. La dominancia de organismos altamente móviles dentro de AMPs puede reducir su sustentabilidad, pues mientras mayor sea el rango de dispersión larval, más extensa debe ser la cobertura del área²⁰⁶.

Una revisión de los impactos de diferentes tamaños de reservas marinas sobre la densidad, biomasa, tamaño de los organismos y diversidad ha demostrado que las diferencias relativas entre AMPs pequeñas y grandes han estado casi siempre a favor de las reservas grandes. Por eso se ha

²⁰⁵ Agardy et al. 2003. Dangerous targets? Unresolved issues and ideological clashes around marine protected areas. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 13:353–367.

²⁰⁶ Roberts, C.M. and J.P. Hawkins. 2000. Fully-protected marine reserves: a guide. WWF Endangered Seas Campaign. University of York.

²⁰⁷ Hastings, A. and L.W. Botsford. 2003. Comparing designs of marine reserves for fisheries and for biodiversity. *Ecol. Appl.* 13(1):S65–S70.

²⁰⁸ Botsford et al. 2003. Principles for the design of marine reserves. *Ecol. Appl.* 13(1):S25–S31.

²⁰⁹ Allison, et al. 2003. Ensuring persistence of marine reserves: Catastrophes require adopting an insurance factor. *Ecol. Appl.* 13(1) :S8–S24.



recomendado extensiones espaciales grandes para lograr metas de conservación de biodiversidad²¹⁰.

Considerando las capacidades de dispersión de estados ontogénicos tempranos de organismos bentónicos se ha sugerido que reservas con 4–6 Km de diámetro son bastante grandes para proteger larvas de organismos con rangos cortos de dispersión, mientras que una distancia de 10 a 20 Km. entre ellas asegura que las larvas liberadas por una reserva sean capturadas por las adyacentes²¹¹.

La promoción de redes de reservas marinas es un tema actual. Algunas organizaciones (p.ej. Greenpeace) promueve el establecimiento de una red mundial que abarque el 40 por ciento de los océanos que asegure la sustentabilidad ecológica en el resto de los océanos y el “Millennium Project” de la Organización de las Naciones Unidas (<http://www.unmillenniumproject.org>) busca que en el corto y mediano plazo 10% de los océanos se decrete como reservas marinas y continuar hasta lograr una cobertura del 30%²¹².

El único esfuerzo formal efectuado hasta ahora para diseñar una red de reservas en el Golfo de California contempló cubrir 40% de los hábitats de arrecifes rocosos para satisfacer varias metas de conservación y reducir conflictos sociales²¹³. La red fue diseñada cuantificando los patrones de biodiversidad regional costera y considerando los patrones de riqueza de especies de peces arrecifales; la distribución de hábitats bentónicos y las áreas con agregaciones reproductivas y de crianza para especies vulnerables a la pesca. La conectividad entre regiones se infirió de la dispersión de larvas de peces formadores de cardumen. La red propuesta cubría >20% de los hábitats costeros, zonas de concentración de biodiversidad, 100% de las zonas de agregaciones reproductivas y 50% de las zonas de crianza de especies vulnerables a la pesca.

²¹⁰ Halpern, B.S. 2003. The impact of marine reserves: Do reserves work and does reserve size matter? *Ecol. Appl.* 13(1):S117–S137.

²¹¹ Shanks, A.L. et al. 2003. Propagule dispersal and the size and spacing of marine reserves. *Ecol. Appl.* 13(1):S159–S169.

²¹² Aburto Oropeza, O. y C. López Sagástegui. 2006. Red de Reservas Marinas del Golfo de California: Una compilación de los esfuerzos de conservación. Reporte para Greenpeace. 32 p.

²¹³ Sala, E. et al. 2002. A General Model for Designing Networks of Marine Reserves. *Science (Wash.)* 298:1991-1993.



X. Discusión.

Este trabajo ha descrito conocimiento sobre el cual podrían WWF y TNC trabajar para crear una red de áreas marinas de conservación conectadas demográficamente, eficaz y eficiente, dentro del Golfo de California. Para que el ejercicio sea resistente a la crítica, será importante que los argumentos que apoyen la selección de sitios no manejen a la conectividad como un concepto abstracto. Por esos es necesario trabajar en la generación de una medida de conectividad. La ecología del paisaje y ecología espacial han evaluado la persistencia de poblaciones, midiendo la conectividad entre parches formados debido a la fragmentación de hábitats^{214,215,216,217,218}. Los índices desarrollados en esas disciplinas implican conocimiento acerca de las distancias entre los centros y bordes de los parches, el grado de ocupación que tienen especies indicadoras en cada parche y sus capacidades de dispersión, así como el número total de parches^{219,220,221}. En ocasiones esas medidas o índices de conectividad se han representado gráficamente y relacionarlas con el conocimiento espacial de la fragmentación del hábitat²²².

Existen áreas teóricas del conocimiento en las que se trabaja para diseñar índices o medidas análogas, como son la Teoría de Gráficas o Teoría de Grafos. Sería provechoso para el conocimiento colectivo regional y el proyecto involucrar especialistas de esas disciplinas para buscar avanzar en ese sentido.

²¹⁴ Fahrig, L. and G. Merriam. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66:1762-1769.

²¹⁵ Moilanen, A., and M. Nieminen. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 84:1131-1145.

²¹⁶ Thogmartin, W.E. et al. 2004. A hierarchical spatial model of avian abundance with application to Cerulean Warblers. *Ecological Applications* 14:1766-1779.

²¹⁷ Griffith, D.A. and P.R. Peres-Neto. 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87:2603-2613.

²¹⁸ Bodin, Ö. 2006. The value of small size: loss of forest patches and thresholds in southern Madagascar. *Ecological Applications* 16:440-451.

²¹⁹ Schooley, R.L. and J.A. Wiens. 2005. Spatial ecology of cactus bugs: area constraints and patch connectivity. *Ecology* 86:1627-1639.

²²⁰ Vellend, M. et al. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87:542-548.

²²¹ Robert, M. et al. 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88:96-106.

²²² Riitters, K.H. et al. 2000. National land-cover pattern data. *Ecology* 81: 604.