

UC San Diego

Technical Reports

Title

Eficacia de las áreas marinas protegidas de uso múltiple en el Golfo de California: sostener a los arrecifes en estado degradado no contribuye al bienestar social

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/0f17f69p>

Authors

Favoretto, Fabio

Carmona, Yamili

López-Sagástegui, Catalina

et al.

Publication Date

2024-10-23



EFICACIA DE LAS ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS DE USO MÚLTIPLE EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

SOSTENER A LOS ARRECIFES EN ESTADO DEGRADADO
NO CONTRIBUYE AL BIENESTAR SOCIAL.

 SCRIPPS INSTITUTION OF
OCEANOGRAPHY
UC San Diego

 GULF OF CALIFORNIA
MARINE PROGRAM
of the INSTITUTE OF THE AMERICAS

 **CBMC**
CENTRO PARA LA BIODIVERSIDAD MARINA Y LA CONSERVACIÓN, A.C.

EFICACIA DE LAS ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS DE USO MÚLTIPLE EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

SOSTENER A LOS ARRECIFES EN ESTADO DEGRADADO NO CONTRIBUYE AL BIENESTAR SOCIAL.

Fabio Favoretto¹

Yamili Carmona²

Catalina López-Sagástegui³

Eduardo León-Solórzano²

Octavio Aburto-Oropeza¹

¹Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego.

²Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación A.C.

³Gulf of California Marine Program, Institute of the Americas.

CÓMO CITAR:

Favoretto, F., Y. Carmona, C. López-Sagástegui, E. León-Solórzano y O. Aburto-Oropeza. (2024). Eficacia de la Áreas Marinas Protegidas de Uso Múltiple en el Golfo de California. Reporte Técnico. Scripps Institution of Oceanography, Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación A.C., Institute of the Americas. 32 pp.

Los datos utilizados en los análisis que se presentan en este reporte fueron generados a través del programa de monitoreo ecológico de arrecifes rocosos y están disponibles a través de dataMares o contactando a Catalina López-Sagástegui (clopez@iamericas.org).



RESUMEN

A nivel mundial, las áreas marinas protegidas (AMP) han dejado de enfocarse exclusivamente en la preservación de ecosistemas, y han comenzado a abordar las necesidades de las comunidades locales. El establecimiento de áreas totalmente protegidas ha generado conflictos entre los objetivos de conservación y socioeconómicos, especialmente en regiones con múltiples usuarios. Esto ha impulsado la creación de AMPs de uso múltiple, con diversas restricciones pesqueras. Sin embargo, existe un debate sobre si estas áreas realmente logran un equilibrio entre los objetivos sociales y ecológicos.

Las AMPs de uso múltiple, donde algunas actividades están prohibidas y otras reguladas, varían en su capacidad para mitigar amenazas según su diseño, regulaciones y cumplimiento. A menudo se argumenta que estas áreas son más fáciles de implementar y menos perjudiciales para las comunidades locales, pero pocos estudios han evaluado si realmente ofrecen una solución sostenible. Este estudio compara las comunidades de peces en áreas totalmente protegidas y de uso múltiple, y concluye que mantener el status quo en las AMPs de uso múltiple es insuficiente para conservar los ecosistemas marinos y sostener los medios de vida humanos, especialmente frente al cambio climático.

Analizando 25 años de datos generados en arrecifes del Golfo de California, se encontró que las AMPs de uso múltiple han experimentado degradación continua, con algunos indicadores ecológicos, como la biomasa de peces, alcanzando solo recientemente una aparente estabilidad. Esta estabilidad se debe a efectos compensatorios, no a una verdadera recuperación, lo que explica la continua explotación pesquera en estas áreas. Las comunidades de peces en AMPs de uso múltiple compensan hasta un 40% de la productividad de biomasa, lo cual podría alterarse rápidamente con el cambio climático.

Este estudio subraya la importancia de las AMPs totalmente protegidas para garantizar ecosistemas marinos resilientes y funcionales frente a crecientes presiones ambientales, al tiempo que ofrecen mayores beneficios socioeconómicos a largo plazo. No actuar ahora podría derivar en futuros conflictos sociales, mientras los sistemas naturales cambian a estados impredecibles, desafiando las estructuras sociales y económicas actuales.



INTRODUCCIÓN

A lo largo de milenios, la presencia humana y la extracción de recursos han transformado fundamentalmente las áreas costeras a nivel mundial (Jackson 2001). Hoy en día, prácticamente no queda ninguna región costera sin haber sido alterada por la actividad humana (Blight & Ainley 2008). Aunque los esfuerzos de conservación se han enfocado en proteger la biodiversidad, gestionar las actividades extractivas y preservar hábitats críticos, estos han tenido que equilibrar la protección de los ecosistemas marinos con las necesidades e intereses de las comunidades locales (Rossbach et al. 2023, Gill et al. 2024).

Para balancear los beneficios ambientales y el bienestar social se han creado áreas marinas protegidas (AMPs) de uso múltiple, donde las actividades extractivas, como la pesca y la acuicultura, están reguladas, pero no prohibidas (Pike et al. 2024). Este esquema de protección es necesario cuando las comunidades dependen de los recursos marinos para su sustento (Adams et al. 2023). Mientras que las AMPs de uso múltiple no promueven la recuperación de los hábitats marinos con la misma eficacia que las áreas total o altamente protegidas (Rife et al. 2013a, Guidetti et al. 2014, Giakoumi et al. 2017, 2018, Dinerstein et al. 2019, Favoretto et al. 2020, Ramírez-Ortiz et al. 2020, 2022), estudios han mostrado que en aquellas áreas totalmente protegidas se han registrado recuperación ecológica significativa y, en algunos casos, incluso han mejorado el bienestar humano en las áreas circundantes (Aburto-Oropeza et al. 2011, Naidoo et al. 2019, Nowakowski et al. 2023). Por lo tanto, es importante considerar esto al momento de establecer objetivos y metas para una AMP.

Evaluar la efectividad de las AMPs es una tarea compleja, que requiere considerar múltiples factores ecológicos, sociales, económicos y financieros. Una AMP puede parecer bien gestionada desde el punto de vista administrativo—con financiamiento, personal e infraestructura adecuada—y aun así no alcanzar la recuperación ecológica efectiva. Bajo el argumento de que la prohibición total de actividades extractivas perjudica a las comunidades locales, se han postergado estudios especializados que informen al respecto, y no se han creado mecanismos eficientes para garantizar la participación de los sectores afectados durante el proceso de diseño. Ante la necesidad urgente de garantizar el bienestar humano a través de un ambiente sano, es fundamental preguntarse: ¿cómo identificar si estamos manteniendo las condiciones ecológicas degradadas al decretar AMPs de uso múltiple o si estamos permitiendo la recuperación ecológica?

Con base en un conjunto único de datos colectados a lo largo de 25 años a través de un programa de monitoreo de arrecifes rocosos en el Golfo de California (GC), analizamos la estructura de las comunidades de peces que han sido notablemente afectadas por actividades extractivas en la región (Sala et al. 2004, Aburto-Oropeza et al. 2015). Nuestro objetivo es redefinir el concepto de “recuperación” que se aplica a las comunidades de peces en las áreas marinas protegidas del GC y argumentaremos cómo el manejo inadecuado de las AMPs de uso múltiple no solo es insuficiente para proteger los ecosistemas naturales, sino que fracasa en cumplir los objetivos de garantizar los medios de vida humanos, especialmente ante la creciente presión del cambio climático (Hsiang et al. 2011, 2013, Mendenhall et al. 2020, Schmidt et al. 2022, Hendrix et al. 2023). Proponemos, por tanto, que se adopte un concepto de recuperación ecológica que vaya más allá de la mera estabilidad del ecosistema, de modo que la gestión de los recursos marinos incorpore un espíritu de compromiso de largo plazo (Sala et al. 2021), para asegurar un futuro resiliente tanto para los ecosistemas como para las comunidades humanas.



LAS ÁREAS ESTUDIADAS

El Golfo de California carece de condiciones prístinas que puedan utilizarse como referencia base. Todos los arrecifes en esta región han sido explotados en diversos grados y, en su mayoría, continúan enfrentando intensas presiones de uso, agravadas por la contaminación y las modificaciones costeras a medida que las poblaciones humanas crecen (Sala et al. 2004, Aburto-Oropeza et al. 2015, Páez-Osuna et al. 2016). En respuesta a estas presiones, las primeras iniciativas (1993) de conservación en el GC fueron pioneras en el establecimiento de Áreas Marinas Protegidas (Aburto-Oropeza & López-Sagástegui 2006). Sin embargo, cuando se llegó el tiempo de implementar las AMPs, los compromisos y metas ambientales fueron ignorados o excluidos para evitar conflictos sociales, lo que resultó en muchas AMPs criticadas como “parques de papel”; es decir, áreas que existen solo de nombre sin una aplicación o protección efectiva para restaurar los ecosistemas marinos (Rife et al. 2013b).

Hasta la fecha, ninguna evaluación revisada por pares ha demostrado efectos ecológicos o socioeconómicos positivos en las AMPs de uso múltiple en el Golfo de California (Aburto-Oropeza et al. 2015, Ulate et al. 2018, Ramírez-Ortiz et al. 2020, Favoretto et al. 2024). Esta falta de evidencia científica debería ser motivación para evaluar las estrategias de manejo y conservación que actualmente se implementan en las áreas protegidas. Mientras tanto, las prácticas ineficaces persisten, impulsadas por el fenómeno de los “puntos de referencia cambiantes” (shifting baselines), donde cada generación de tomadores de decisiones, científicos y usuarios, se acostumbran a condiciones ecológicas cada vez más degradadas y la adoptan como la línea base sobre la cual se hacen las comparaciones para medir impacto (Pauly 1995).

En este estudio, presentamos datos de tres AMPs en el Golfo de California que han sido monitoreadas desde 1998 (Figura 1)¹. El Parque Nacional Cabo Pulmo (PNCP), una de las pocas AMPs con una estricta protección en México, experimentó una notable recuperación en la biomasa de peces (Aburto-Oropeza et al. 2011), demostrando el éxito que áreas marinas totalmente protegidas pueden alcanzar con respecto a la recuperación de sus comunidades marinas. Por otro lado, el Parque Nacional Zona Marina Archipiélago Espíritu Santo, en adelante referido como “La Paz”, y el Parque Nacional Bahía de Loreto, en adelante referido como “Loreto”, son AMPs de uso múltiple por lo que la recuperación ha sido limitada (ver Anexo A1). Usando las comunidades de peces en Cabo Pulmo como referencia, nuestra evaluación de las estrategias de manejo utilizadas en La Paz y en Loreto contribuye a la mejora en su gestión para lograr los objetivos de conservación establecidos para cada una (Rife et al. 2013a, Ulate et al. 2018, Favoretto et al. 2024).

¹Ver Tabla A1 en Anexos para una lista de los sitios incluidos en este estudio e información sobre las AMPs.

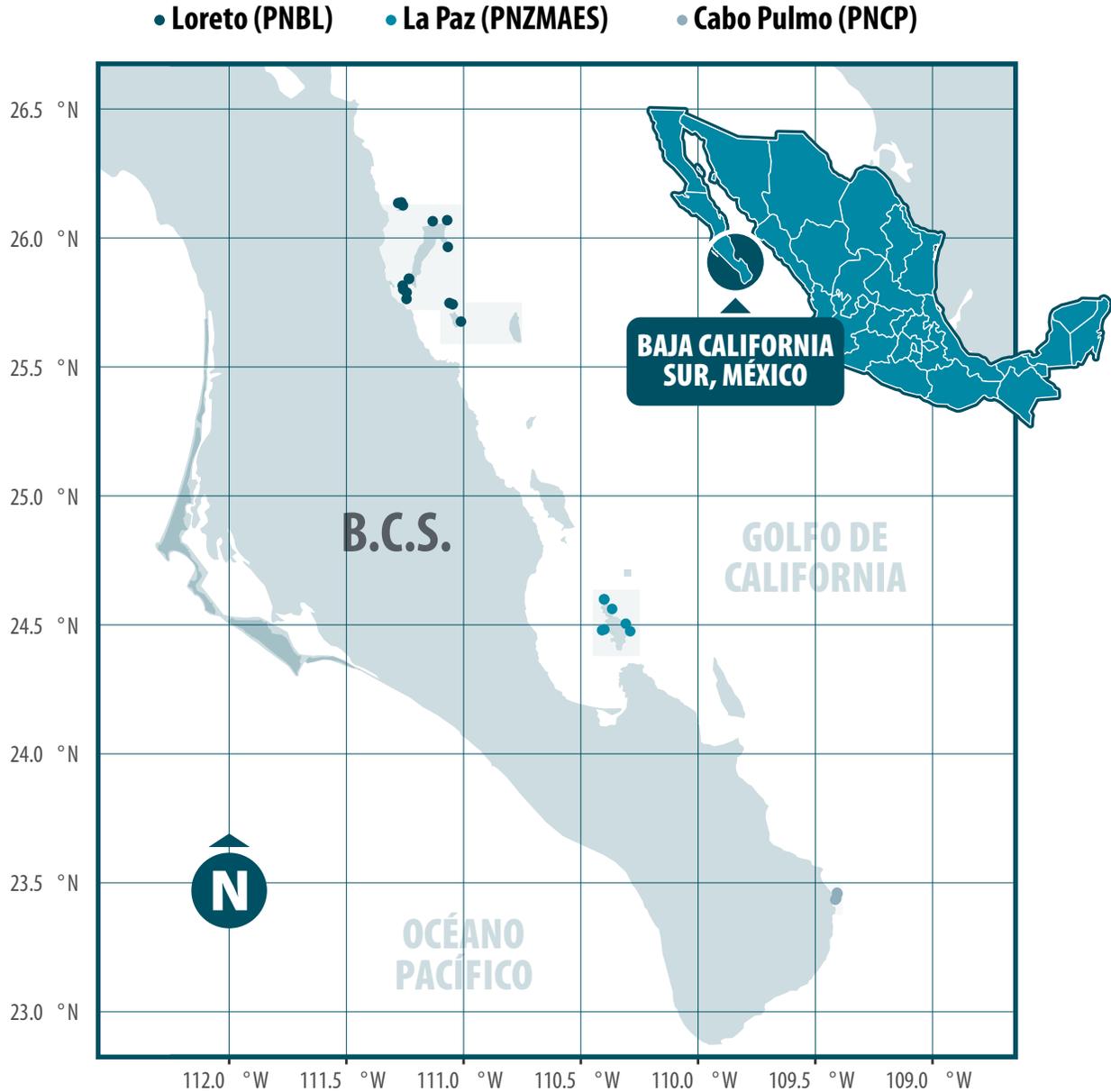


Figura 1. Áreas marinas protegidas (polígonos en rojo) y arrecifes monitoreados como parte del programa de monitoreo ecológico de arrecifes rocosos. Los nombres oficiales de las áreas protegidas son: PNCP=Parque Nacional Cabo Pulmo; PNZMAES=Parque Nacional Zona Marina Archipiélago Espíritu Santo; y PNBL=Parque Nacional Bahía de Loreto. En el manuscrito nos referimos a ellas por el nombre de su municipio. La línea azul en el mapa representa el límite (aproximado) del sector oceanográfico que separa distintas eco-regiones del Golfo de California (Álvarez-Borrego 2010, Marinone 2012, Ulate et al. 2016, Favoretto et al. 2022).



METODOLOGÍA

Los datos utilizados para este estudio fueron colectados consistentemente utilizando métodos estándar de transectos visuales (Aburto-Oropeza et al. 2011, 2015, Ulate et al. 2016, 2018). Cada buzo fue entrenado en la identificación in situ de especies y en la estimación de tamaños de individuos. En cada sitio muestreado (ver Anexo Tabla A1), dos equipos de dos buzos nadaron a lo largo de transectos de 50 metros, un buzo registrando peces y el otro registrando invertebrados. Este estudio se enfoca exclusivamente en los datos de peces. En cada sitio, se colocaron ocho transectos: cuatro a 20 metros de profundidad y cuatro a cinco metros. Los buzos contaron y estimaron el tamaño de todos los peces dentro de una franja de cinco metros de ancho a lo largo de cada transecto, durante dos trayectos (cubriendo un área total de 250 m²).

En el primer trayecto se contabilizaron las especies de peces móviles, mientras que en el trayecto de regreso se contabilizaron las especies territoriales, asegurando que los individuos fueran contados solo una vez. La longitud total de los peces se estimó en intervalos de 5 cm (0-5, 5-10, 10-15 cm, etc.), y posteriormente se utilizó la media de cada intervalo (2.5, 7.5, 12.5 cm, etc.) para convertir las longitudes a peso corporal (biomasa). La biomasa de los peces se estimó utilizando la conversión alométrica de longitud-peso: $W = aTL^b$, donde los parámetros a y b son constantes específicas para cada especie, TL es la longitud total en cm y W es el peso en gramos. Los parámetros de longitud-peso fueron obtenidos de FishBase (Froese & Pauly 2000). El producto cruzado del peso individual y la densidad numérica (individuos/m²) se utilizó para estimar la biomasa por especie, convertida a toneladas por hectárea.

LOS ARRECIFES ROCOSOS DEL GOLFO DE CALIFORNIA

Los peces de arrecife están estrechamente asociados a las estructuras del hábitat, tanto bióticas como físicas. La variación en estas estructuras —como el relieve, la composición del sustrato y la presencia de macrófitas— afecta la distribución, la riqueza y la diversidad de especies (Aburto-Oropeza & Balart 2001). En los arrecifes rocosos, la estructura del hábitat resulta de las características geológicas y biológicas que conforman paisajes marinos, los cuales pueden mostrar heterogeneidad tanto a pequeña como a gran escala. Por ejemplo, los bloques rocosos pueden estar colonizados por abanicos de mar, por macroalgas pardas o por corales pétreos. Esta heterogeneidad establece la base fundamental para el funcionamiento de los ecosistemas de arrecifes rocosos (Aburto-Oropeza & Balart 2001).

El Golfo de California, reconocido mundialmente como un “hotspot” de biodiversidad marina (Roberts et al. 2002), es un mar parcialmente cerrado donde aguas tropicales se transforman gradualmente en ambientes templados a lo largo de un gradiente latitudinal de ocho grados. Este gradiente da lugar a distintos regímenes oceanográficos que determinan zonas donde la temperatura del agua y la productividad varían, creando así zonas con ensamblajes y límites ecológicos únicos e identificables (Álvarez-Borrego 2010).

Las AMPs seleccionadas para el análisis que se presenta aquí, difieren en su productividad ecológica, resultado de las dinámicas oceanográficas que rigen en cada una de estas áreas (Figura 2A, B). Ubicadas en una zona de transición entre dos sectores oceanográficos² con condiciones climáticas marinas distintas (Álvarez-Borrego 2010, Figura 1), presentan diferencias notables en la estructura de la comunidad bentónica (Ulate et al. 2016, Favoretto et al. 2022).

²Un sector oceanográfico marino se delimita con base en características oceanográficas (corrientes, temperatura, salinidad, profundidad y otras variables físicas y químicas) y ayudan a entender las dinámicas marinas y a manejar los recursos de manera más eficiente (Álvarez-Borrego 2010).



La región de Loreto se ubica en el sector central, La Paz en la transición entre las zonas central y sur, y Cabo Pulmo en el sector sur (Ulate et al. 2016, Favoretto et al. 2022). El sector central se caracteriza por un rango de temperatura más amplio, con mínimas de 18°C y máximas de 30°C (Favoretto et al., 2022). En promedio, Loreto es 1.1°C más frío que Cabo Pulmo, y La Paz 0.8°C más frío (diferencias significativas, $p < 0.001$), siendo el promedio histórico de Cabo Pulmo de 25.5°C (Figura 2).

En términos de productividad marina, Loreto y La Paz presentan mayores concentraciones de clorofila-a, el cual es un indicador de productividad. Las condiciones oceanográficas locales en el sector central del Golfo de California, como las surgencias, favorecen una mayor productividad marina (Álvarez-Borrego 2010, Marinone 2012, Favoretto et al., 2022, (Hakspiel-Segura et al. 2022)). El promedio de clorofila-a es de 0.63 mg/m³ (± 0.01) en Cabo Pulmo, mientras que en La Paz y Loreto es de 1.01 mg/m³ (± 0.01) y 1.24 mg/m³ (± 0.01), respectivamente. Esto indica que la productividad en La Paz es 0.37 mg/m³ mayor que en Cabo Pulmo, y en Loreto es 0.62 mg/m³ mayor (diferencias significativas, $p < 0.001$).

Por otro lado, el sector sur, donde se encuentra Cabo Pulmo, presenta menores concentraciones de clorofila-a y, por lo tanto, menor productividad primaria (Álvarez-Borrego 2010). Las especies en esta región no enfrentan grandes variaciones de temperatura, la cual es más alta en promedio (Figura 2), y muestran características propias de áreas tropicales, es decir condiciones generalmente oligotróficas y con temperaturas más altas y constantes (Ulate et al., 2016, Favoretto et al., 2022).

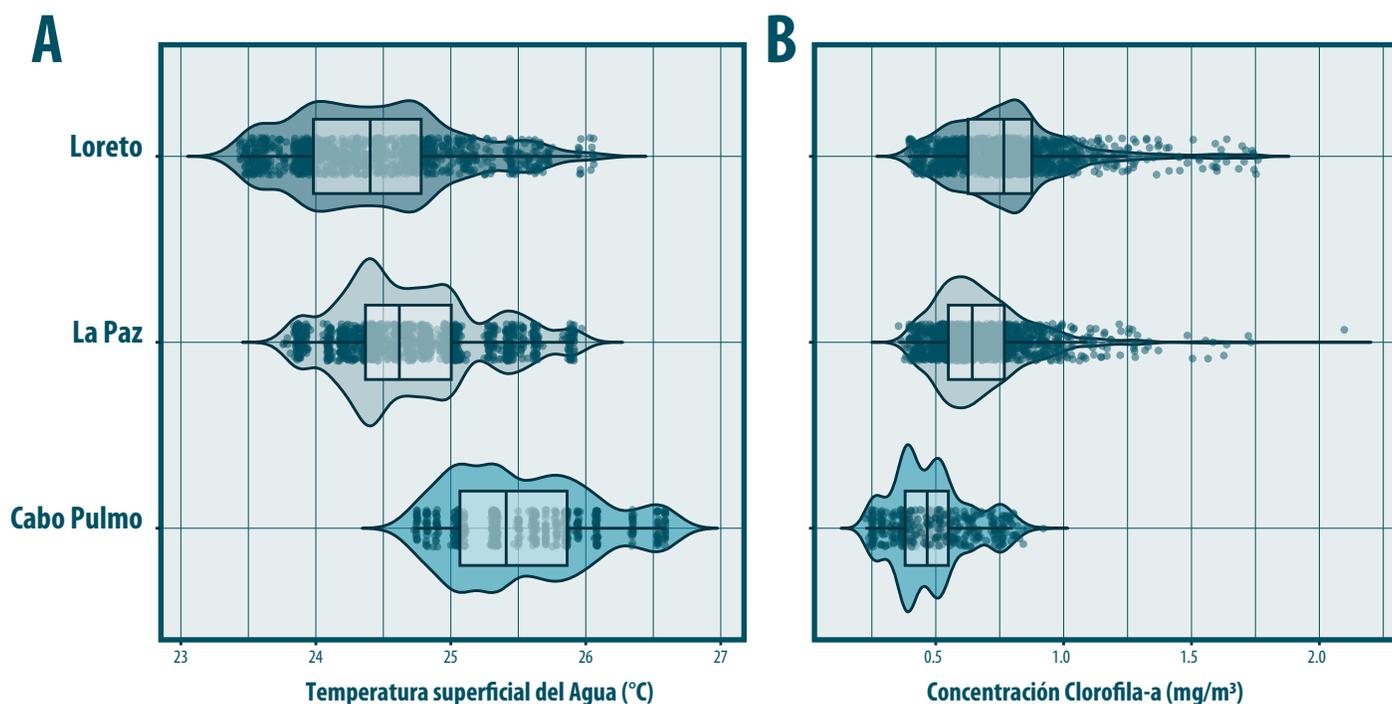


Figura 2. (A) Promedios anuales de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) y (B) Promedios anuales de la Concentración de Clorofila-a, utilizada como indicador de la productividad marina, en cada Área Marina Protegida. Se muestra la variación de los promedios anuales para cada AMP desde 1998 hasta 2024. Cada punto en la gráfica representa el promedio anual de temperatura o concentración de clorofila-a, mientras que el área sombreada indica la densidad de los puntos, siendo más ancha en las zonas con mayor concentración de datos, lo que refleja su distribución. El gráfico de cajas muestra la dispersión de los valores, resaltando la mediana y los cuartiles, y proporcionando una visión detallada de la variabilidad de los datos.



Aproximadamente 900 especies de peces habitan el Golfo de California, con alrededor de 333 de ellas presentes en ambientes arrecifales (Thomson et al. 2000). La mayoría de estas especies se distribuyen desde el centro del GC hasta Ecuador y son principalmente tropicales con una alta tolerancia a las fluctuaciones de temperatura (Thomson et al. 2000). Aunque los factores abióticos (e.g. bloques rocosos, profundidad, temperatura) podrían complicar los análisis comparativos, al comparar los arrecifes dentro y fuera de Cabo Pulmo y explorar la correlación entre la estructura trófica de las comunidades de peces y las condiciones ambientales, encontramos que el nivel de protección (es decir, la protección total en Cabo Pulmo) es el factor más significativo que ha determinado la estructura de la comunidad de peces, aún por encima de factores ambientales (Favoretto et al. 2024). Ante la sobreexplotación e impacto que han sufrido los arrecifes y las poblaciones de estas especies en la región, surge la gran pregunta: ¿Qué significa realmente la recuperación y restauración ecológica de los ecosistemas rocosos?

LA LÍNEA BASE

En términos ecológicos, la recuperación o restauración se refiere al proceso mediante el cual un ecosistema regresa a su estructura, función y composición original tras haber sido perturbado o degradado. Este concepto de recuperación es más fácil de evaluar cuando se trata de perturbaciones agudas y bien definidas, como el impacto de un huracán o las consecuencias de un derrame de petróleo.

En estos casos, la condición previa a la perturbación puede servir como un claro punto de referencia, facilitando la comparación del estado del ecosistema antes y después del evento (Figura 3).

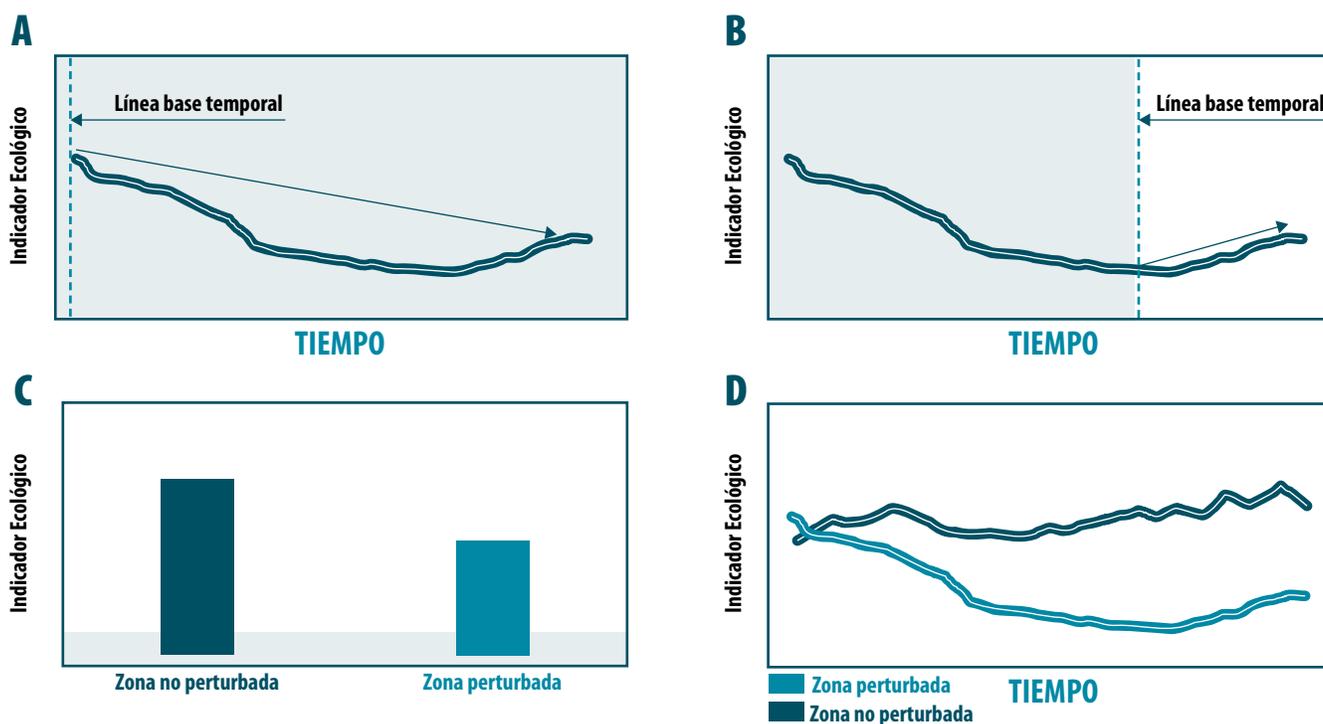


Figura 3. Influencia de la selección de la línea base en la percepción de la recuperación ecológica. (A) En este escenario, la línea base se establece al inicio de una serie temporal hipotética que mide un indicador ecológico del estado de un sistema natural. La tendencia decreciente en el tiempo muestra claramente que el sistema no ha recuperado su estado original. (B) La línea base se desplaza a un punto más reciente en la serie temporal, por lo que podría parecer que el sistema muestra signos de recuperación. Esto ilustra cómo la selección de diferentes líneas base puede afectar drásticamente la interpretación de la recuperación ecológica. (C) En ausencia de una referencia temporal es posible comparar áreas que han tenido el disturbio que se pretende evaluar con áreas que no han tenido ese disturbio con indicadores independientes entre las zonas. (D) Este es un mejor escenario que combina la comparación entre zonas y a lo largo del tiempo.



Sin embargo, cuando el factor de estrés es difuso, crónico o difícil de identificar temporalmente—como los efectos graduales de la sobrepesca, la contaminación o el cambio climático—identificar la afectación y evaluar la trayectoria de recuperación se vuelve mucho más complejo. El reto principal radica en la necesidad de establecer un estado “recuperado” con referencia a una línea base que a menudo es desconocida o incierta. Como se menciona antes, esto es especialmente problemático en regiones como el GC, donde no existen áreas que reflejen condiciones “previas al impacto humano”.

La determinación de una línea base adecuada es fundamental para diseñar estrategias concretas que resulten en la recuperación de un ecosistema a través de acciones de gestión y protección. La determinación de una línea base puede estar influenciada por razones subjetivas, narrativas u objetivos de gestión específicos, o bien por falta de información. En el contexto ecológico, la literatura científica está repleta de debates sobre la naturaleza arbitraria de las líneas base y subraya la necesidad de ser cautelosos al interpretar los resultados de recuperación, incluso cuando estos parecen estadísticamente sólidos. A menudo la recuperación se define con base a una versión idealizada o reconstruida del pasado, que no necesariamente representa la complejidad o variabilidad de los sistemas naturales a lo largo del tiempo (Figura 3). La “recuperación” de un ecosistema no es un estado universalmente estático; por lo tanto, cualquier evaluación de la recuperación debe considerar críticamente la selección de la línea base y reconocer las incertidumbres y sesgos inherentes en la interpretación de los datos ecológicos.

Las evaluaciones de recuperación a menudo requieren métricas o indicadores específicos que proporcionen información sobre el estado del ecosistema a lo largo del tiempo. Por ejemplo, un meta-análisis global encontró que la biomasa de peces en AMPs donde no se permite la pesca es, en promedio, un 670% mayor que en áreas no protegidas (Lester et al. 2009). Esto sugiere que la biomasa de peces puede ser un indicador útil de la recuperación de ecosistemas dentro de AMPs (MacNeil et al. 2015, Cinner et al. 2016, Graham et al. 2017, McClanahan et al. 2019, Seguin et al. 2023). Sin embargo, utilizar únicamente la densidad o biomasa de peces puede proporcionar una visión incompleta e incluso engañosa de la salud de un ecosistema. Por lo tanto, es importante considerar cómo debería estar estructurada la comunidad en una línea base teórica, construida a partir de datos obtenidos en sistemas menos degradados o restaurados con datos empíricos o de la literatura (Figura 3C, D).



¿CÓMO SE VE LA RECUPERACIÓN EN ARRECIFES ROCOSOS?

Utilizando las especies registradas en la base de datos de nuestro monitoreo³, realizamos un análisis comparativo utilizando datos de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA) de México para el Golfo de California (Mascareñas-Osorio et al. 2018), para identificar las especies explotadas comercialmente en la región (especies pesqueras) y diferenciarlas de las no aprovechadas. Nuestro análisis abarca el periodo de 1998 a 2023, aunque en Cabo Pulmo no se realizó el monitoreo entre 2001 y 2008. Loreto y La Paz han sido monitoreadas de forma continua, excepto en 2020.

Para las comparaciones de periodos “antes y después”, se utilizaron los intervalos de 1998-2000 como “antes” y de 2009-2023 como “después”, dado que la implementación de las AMPs en Cabo Pulmo y Loreto ocurrió antes de 1998, y en La Paz en 2007. Esta comparación simplificada de “antes y después” facilita la comunicación gráfica de los resultados y está respaldada por análisis temporales completos que utilizan todos los datos disponibles, asegurando la solidez analítica en un contexto estadístico.

³dataMares: Monitoreo Ecológico; disponible en: https://datamares.org/monitoreo_ecologico/?lang=es



Para analizar las tendencias temporales de biomasa y densidad de las comunidades de peces en las tres AMPs, empleamos Modelos Aditivos Generalizados Bayesianos (GAMs) utilizando el paquete “brms” (Bürkner 2017). Estos modelos, ajustados por separado para cada AMP y para cada variable de respuesta (densidad, biomasa), proporcionaron un marco flexible para capturar relaciones no lineales entre las variables de respuesta y las explicativas (e.g., año). Los modelos se ajustaron con una distribución Gamma y una función de enlace logarítmica, adecuadas para variables de respuesta con sesgo positivo como la biomasa. Se ejecutaron cuatro cadenas de Markov Chain Monte Carlo (MCMC) para cada modelo con 10,000 iteraciones, incluyendo un período de calentamiento de 4,000 iteraciones y un intervalo de adelgazamiento de 1 para asegurar la convergencia y mejorar la eficiencia de muestreo. Las predicciones se generaron extrayendo 400 muestras de las distribuciones una vez ajustados los modelos, combinándose luego para evaluar y visualizar las tendencias temporales en cada AMP. Para probar la significancia de las pendientes, utilizamos un modelo lineal generalizado con distribución Gamma y enlace logarítmico.

Los análisis muestran que la densidad de peces en las tres AMPs disminuyó significativamente (Figura 4A, Anexo Tabla A2), afectando principalmente a especies no comerciales (Figura 4C, Tabla A2). La única región que mostró un aumento en la biomasa de peces fue Cabo Pulmo (Figura 4B, Anexo Tabla A2), con un incremento registrado principalmente en especies comerciales (Figura 4D, Anexo Tabla A2).

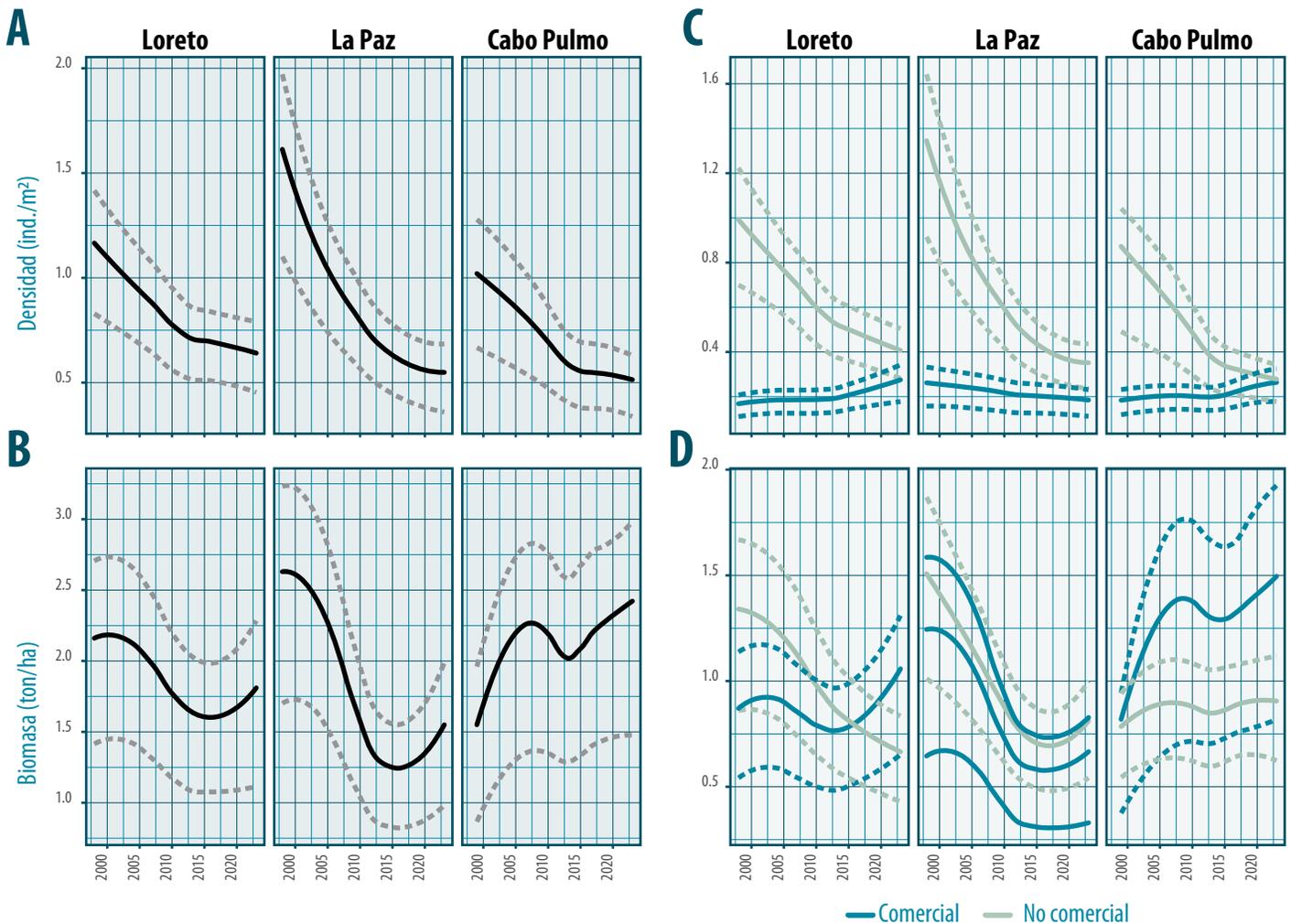


Figura 4. Variación temporal de la densidad y la biomasa con relación al primer año de monitoreo considerando los cambios en toda la comunidad (A,B) y por especies comerciales y no comerciales (C,D).



Si consideramos un período de tiempo más corto, iniciando con la implementación de La Paz en 2007, podríamos interpretar que la tendencia de la biomasa va en aumento, como se ha publicado en estudios independientes (Ramírez-Ortiz et al. 2020). Sin embargo, Ramírez-Ortiz y colaboradores (2020) destacan que la diversidad de los peces no muestra signos de recuperación en La Paz, subrayando la necesidad de evaluar el estado ecológico con varios parámetros. Los datos utilizados en este estudio abarcan más tiempo y permiten observar que la aparente recuperación desde 2007 es engañosa ya que los niveles generales de biomasa siguen siendo bajos en comparación con los registros de 1998 y 1999, y son significativamente menores a los que se registran en Cabo Pulmo (Figura 4).

La recuperación de las poblaciones de peces es más evidente en las especies de interés comercial. No obstante, es crucial profundizar en esta categoría y contextualizar el análisis de la comunidad de peces en un marco de grupos funcionales; es decir, agrupar a las especies con base al papel que desempeñan en el ecosistema. Para clasificar a cada especie en su respectivo grupo funcional, obtuvimos los niveles tróficos, la dieta, la posición en el arrecife (bentónica, demersal, pelágica) y el comportamiento de los peces (solitarios, en cardúmenes o escuelas) de FishBase (Froese & Pauly 2000). La talla máxima de los individuos se calculó con los datos de nuestro monitoreo. Creamos una matriz cualitativa con todas las especies y sus rasgos, y realizamos un análisis de componentes principales, seguido de un análisis de agrupamiento k-means para identificar los diferentes grupos (Figura 5). De los 7 grupos identificados, trabajamos con 6, ya que las especies pelágicas solo se registraron en avistamientos esporádicos y no son representativas de la dinámica de un arrecife.

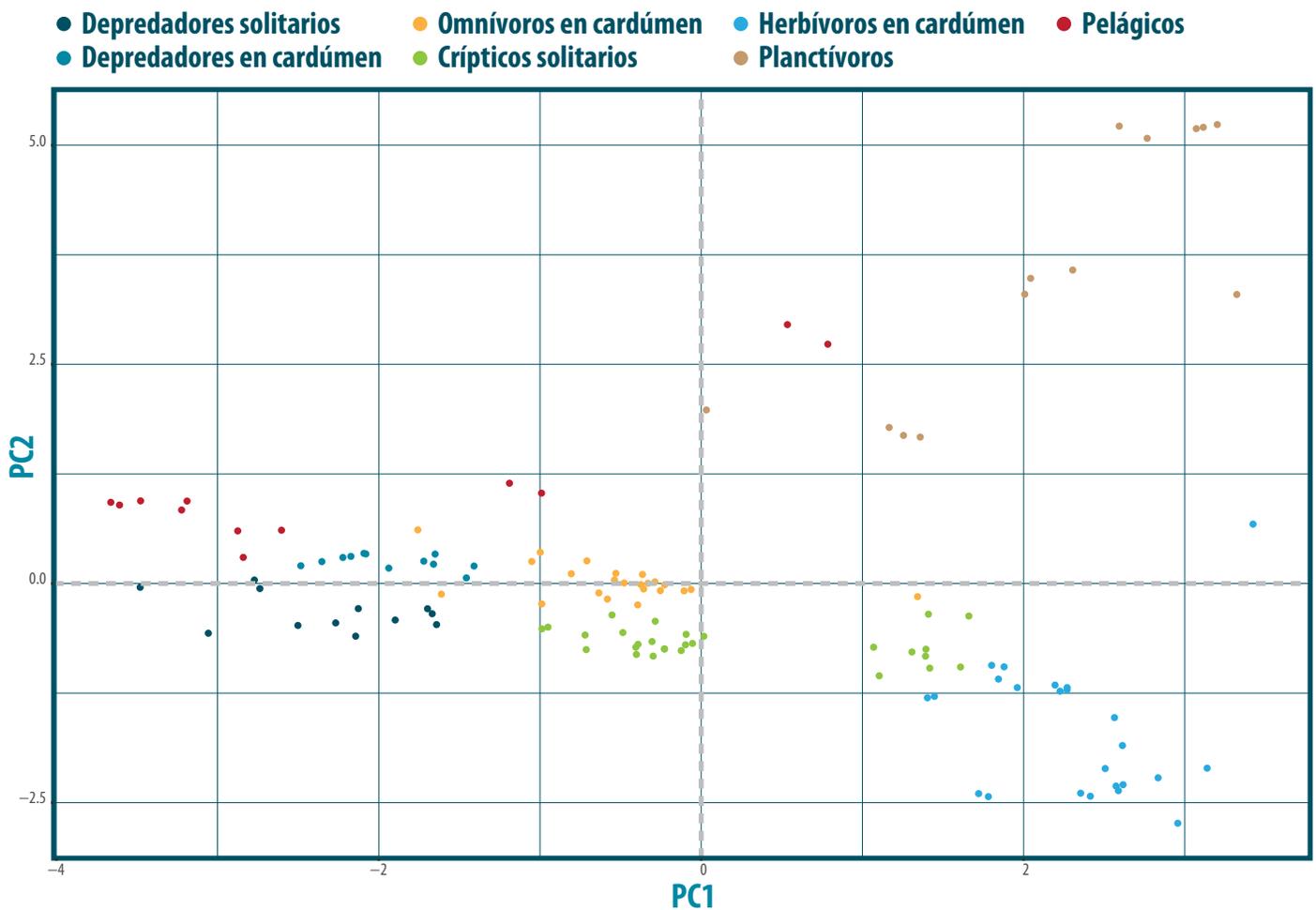


Figura 5. Grupos funcionales y análisis de componentes principales de peces en los arrecifes rocosos del Golfo de California, ordenados por rasgos específicos.



Considerar características específicas como el nivel trófico, el comportamiento en cardúmenes, la posición en el arrecife, la dieta y el tamaño máximo, permite obtener una representación más completa de la funcionalidad de la comunidad de peces. Para cada grupo funcional calculamos la biomasa promedio antes (1998-2000) y después (2009-2023) para resumir sus cambios temporales de manera sencilla (Figura 6A) y calculamos el cambio relativo en el porcentaje de biomasa entre períodos. Al mismo tiempo, analizamos la tendencia temporal completa para mostrar la variación de la biomasa a lo largo del tiempo. Utilizamos el primer año como medida de referencia y calculamos la diferencia (delta) para cada año en comparación con ese punto de partida (Figura 6B).

Al comparar la distribución de biomasa de cada grupo funcional y analizar los cambios a lo largo del tiempo, demostramos que las comunidades de peces en La Paz y Loreto no solo presentan una biomasa promedio menor en comparación Cabo Pulmo, sino que también exhiben mayores declives en los grupos de los depredadores, especialmente en especies solitarias y en aquellas que forman cardúmenes. Una razón crítica por la que la biomasa total es insuficiente como único indicador de la recuperación del arrecife es que no considera la tasa de recambio de biomasa, es decir, qué tan rápido o lento se reponen las poblaciones de peces (MacNeil et al. 2015). Las tasas de producción de biomasa están estrechamente vinculadas a los procesos metabólicos, que varían según la temperatura y el tamaño corporal (Brown et al. 2004, Yvon-Durocher & Allen 2012). Por ejemplo, los peces más pequeños o los que habitan en aguas más cálidas necesitan tasas de productividad más altas para mantener la misma biomasa que las especies más grandes o de aguas más frías (Barneche et al. 2014). Además, ciertas especies pueden acumular biomasa a lo largo de vidas largas sin reflejar la productividad actual (Choat & Robertson 2002). Por lo tanto, la biomasa acumulada puede no representar correctamente la capacidad regenerativa actual de un ecosistema de arrecife, lo que puede llevar a decisiones de gestión erróneas (Morais et al. 2020, Seguin et al. 2023).

En Cabo Pulmo, la protección total ha resultado en un aumento en la biomasa total, donde la biomasa de depredadores solitarios incrementó 174.9% y la de depredadores en cardúmenes un 940.7% (Figura 6A). Estos cambios apuntan a una recuperación significativa de especies clave, especialmente depredadores, que requiere de un aumento continuo de biomasa en los diferentes grupos funcionales para sostenerse (Figura 6B). Esta tendencia subraya la efectividad de las medidas de protección para promover la proliferación de los distintos grupos funcionales y mantener así la estructura trófica del ecosistema. Especies como *Mycteroperca jordani*, un depredador solitario, contribuyen significativamente a esta tendencia observada. La respuesta de los diferentes grupos de peces a las condiciones del arrecife y a la presión pesquera varía: los peces en cardúmenes, tanto epibentónicos como depredadores, se benefician más de la reducción de la presión pesquera, mientras que los peces crípticos y solitarios suelen mostrar respuestas más lentas o inicialmente negativas (Figura 6B).

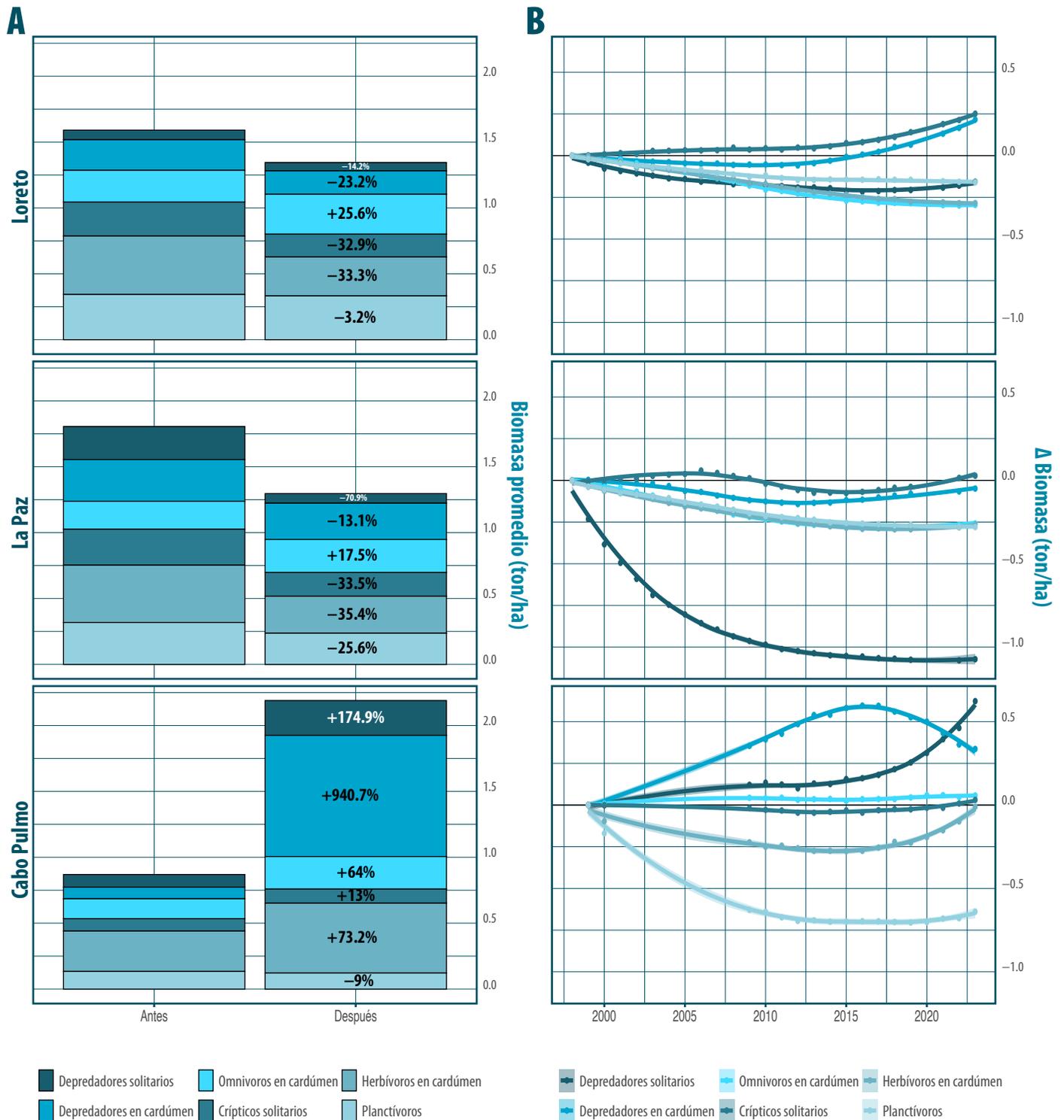


Figura 6. (A) Biomasa promedio dividida por grupos funcionales de peces antes y después de 2007. Los porcentajes en cada recuadro representan el aumento relativo de cada grupo funcional respecto a su valor inicial en el período “antes”. (B) Variación de la biomasa a lo largo del tiempo. La variación (delta) se calcula con base en los valores de biomasa medidos en el primer año de monitoreo ecológico.



LA PIRÁMIDE TRÓFICA Y SU ESTRUCTURA NATURAL

La biomasa total, por sí sola, no refleja los cambios en la estructura y función del ecosistema que resultan tanto de procesos naturales (e.g. huracanes, tormentas) como de los antropogénicos (e.g. presión pesquera, cambio climático) (Ramírez-Ortiz et al. 2020). Examinar la composición y distribución de la biomasa a partir de la forma de la pirámide trófica (Figura 7) ayuda a obtener una visión más robusta del estado de salud del arrecife, tanto en el contexto de la pesca como en el de otros impactos humanos (Seguin et al. 2023).

En los arrecifes prístinos del mundo o aquellos donde existen pocas actividades humanas, se ha detectado que la biomasa muestra una distribución cóncava a través de los niveles tróficos (Graham et al. 2017, Woodson et al. 2018, Favoretto et al. 2020, 2024). Es decir, los peces de alto nivel trófico (>4, i.e. depredadores) y los de más bajo nivel trófico (2, i.e. herbívoros) dominan la biomasa en términos relativos (Figura 7, barras grises a la izquierda). Esta forma sugiere una transferencia de energía eficiente desde los niveles tróficos inferiores hacia los superiores, indicando que existe un nivel de equilibrio ecológico (Woodson et al., 2018).

En los arrecifes que han sido impactados por la pesca, la forma de la pirámide cambia (Graham et al. 2017, Woodson et al. 2018, Favoretto et al. 2020, 2024). Dado que la pesca tiende a enfocar su esfuerzo en las especies de niveles tróficos específicos —depredadores de gran tamaño primero, pasando a otros grupos conforme la abundancia disminuye— la distribución de la biomasa entre grupos cambia conforme unas especies son reemplazadas por otras dentro de la pirámide trófica (Pauly et al. 1998, Darimont et al. 2015, McClanahan & Muthiga 2016, Graham et al. 2017, McClanahan et al. 2019).

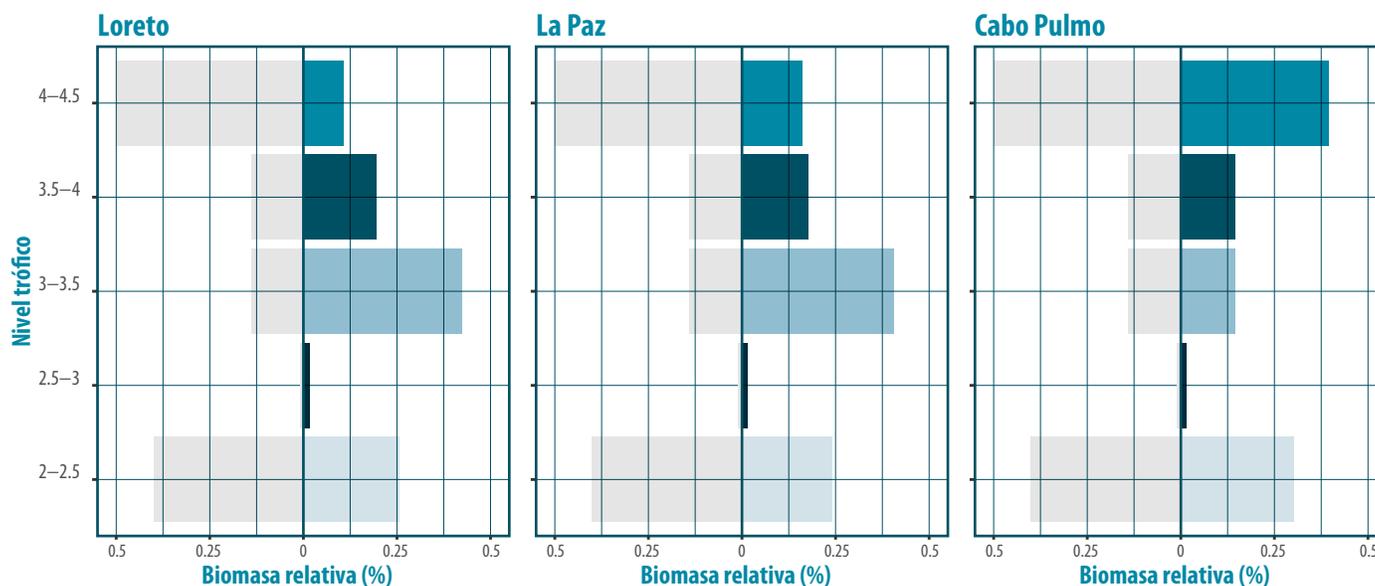


Figura 7. Cambio en la estructura de la pirámide trófica en tres diferentes niveles de protección. En la pirámide trófica, representada por la biomasa relativa a lo largo de los niveles tróficos, el área gris muestra la distribución teórica de un arrecife prístino y saludable según Woodson et al. (2018). Las barras de colores a la derecha representan la biomasa relativa medida en los arrecifes de cada AMP.



La ventaja de utilizar la estructura trófica como indicador es que no depende de una línea base fija (Woodson et al. 2018), ya que se refiere a una composición teórica de cómo debería ser dicha estructura en una comunidad de peces no explotada. Los arrecifes en Cabo Pulmo, donde dominan los niveles tróficos superiores, exhiben una pirámide trófica similar al modelo teórico (Figura 7; barras grises a la izquierda). Esto ha sido el resultado de un proceso de recuperación de las poblaciones de peces a partir de la prohibición de actividades extractivas en 1995 (Favoretto et al. 2024). En La Paz y Loreto, donde la pesca ha eliminado desproporcionadamente a las especies de grupos tróficos superiores, la estructura trófica de las comunidades de arrecife se ha modificado (Graham et al. 2017).

Mientras que el uso de estructuras teóricas para definir la composición esperada de la comunidad ayuda a eliminar sesgos al determinar una línea base, es necesario tener precaución al definir vínculos causales ya que estas relaciones son inherentemente complejas. Para minimizar este riesgo durante la interpretación de análisis, sugerimos combinar modelos teóricos con tendencias observadas e indicadores adicionales para poder entender de manera integral la dinámica que rige a las comunidades de arrecifes. El análisis aquí presentado muestra que los arrecifes donde se prohíbe la pesca (Cabo Pulmo) tienen una estructura trófica que se asemeja a la ideal, con una proporción dominante de especies de niveles tróficos altos (e.g. depredadores solitarios y en cardúmenes) (Favoretto et al. 2024). Esto no quiere decir que estos niveles tróficos no estén representados en La Paz y Loreto, sino que las comunidades de peces en esos sitios se encuentran en otro estado que responden a las presiones (ambientales y antropogénicas) particulares de cada sitio.



DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA EN LA COMUNIDAD DE PECES

Es claro que la pesca representa una amenaza significativa para la organización estructural y funcional de los ecosistemas marinos. Sus efectos se manifiestan de manera directa como gradientes espaciales o temporales en la abundancia de especies objetivo, la destrucción del hábitat o la disminución del tamaño promedio: (Haedrich & Barnes 1997); e indirectamente a través de cambios en la estructura de la comunidad o afectando de manera diferencial a los grupos funcionales (Garrison & Link 2000). El método de Curva de Abundancia y Biomasa (ABC, por su sigla en inglés), propuesto inicialmente por Warwick (1986), se utiliza para monitorear disturbios (principalmente efectos de contaminación) en comunidades de invertebrados bentónicos, comparando la dominancia en términos de abundancia con la dominancia en términos de biomasa. Se ha aplicado en diversas regiones marinas y, en la mayoría de los casos, ha mostrado los cambios esperados en respuesta a disturbios (Warwick 1986, Agard et al. 1993).

Las curvas ABC tienen un fundamento en la teoría evolutiva clásica de selección r y k. En estados no perturbados, la comunidad se supone dominada por especies k (de crecimiento lento, grandes y de maduración tardía), y la curva de biomasa se sitúa por encima de la curva de abundancia (Figura 8A). Con el aumento del disturbio, las especies de crecimiento lento no pueden adaptarse, y el sistema se ve dominado por especies r (de crecimiento rápido, pequeñas y oportunistas), donde la curva de biomasa estará por debajo de la curva de abundancia (Figura 8A). El método ABC considera el número de especies incluidas en el análisis (Warwick & Clarke 1994) y una de sus ventajas es que el estado de la comunidad en un área o tiempo específico puede ser evaluado sin necesidad de un control espacial o temporal, ya que compara la biomasa con la abundancia en el mismo lugar y momento (Warwick & Clarke 1994).

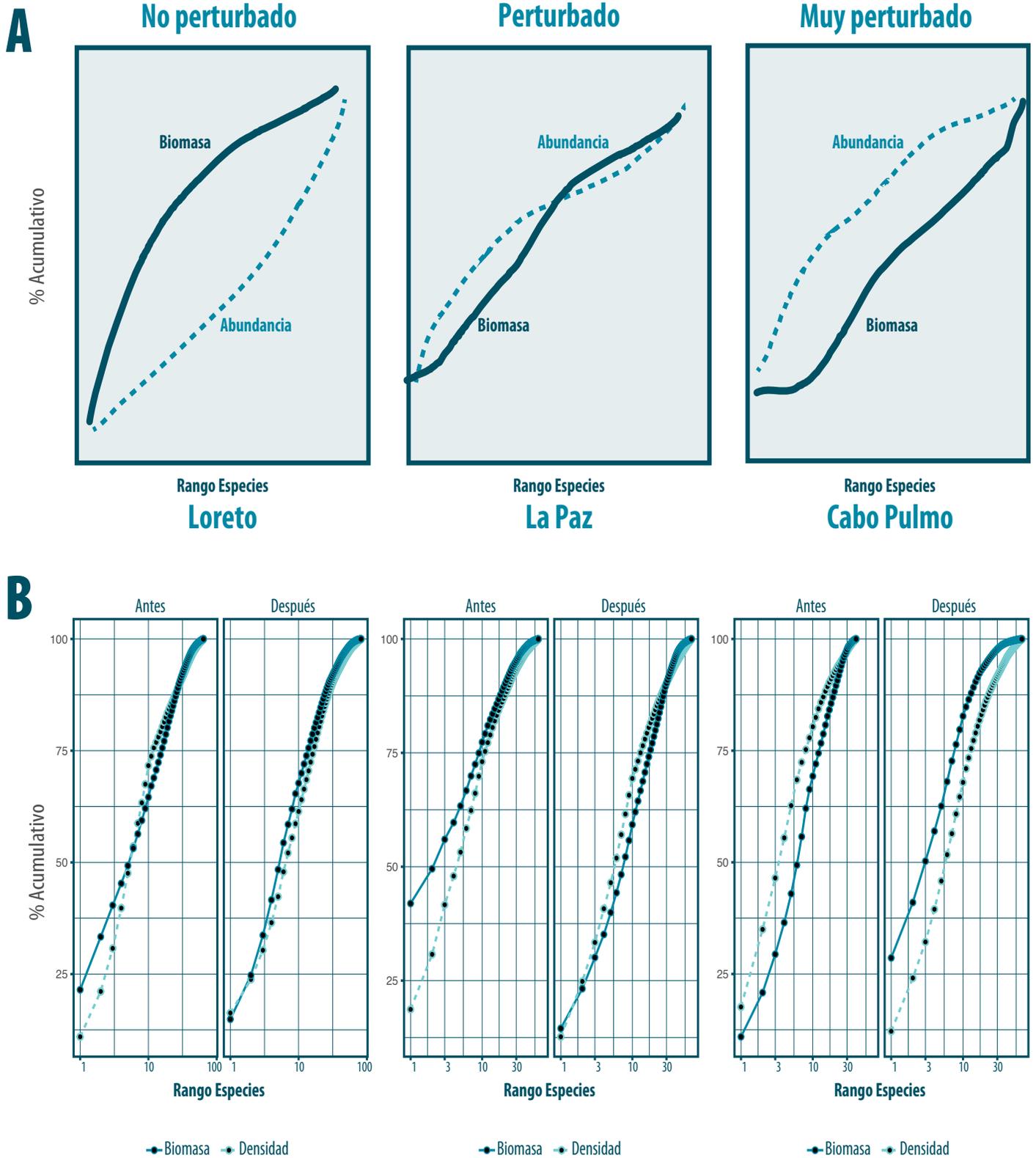


Figura 8. A) Especies clasificadas según la biomasa en una escala logarítmica antes y después de 2007. B) Curvas acumulativas de abundancia-biomasa antes (1998-2000) y después (2009-2023) para cada región.



En los arrecifes de Cabo Pulmo, las curvas ABC han cambiado a lo largo del tiempo (Figura 8). Pevio a la recuperación, la abundancia dominaba a lo largo de la gama de especies (Figura 8B); pero actualmente es la biomasa la que domina, tal como la teoría dice que sucede en sitios no perturbados (Warwick et al. 1987). Las áreas de La Paz y Loreto presentan curvas ABC que reflejan condiciones de disturbio ya que los sistemas están dominados por especies pequeñas, oportunistas y de crecimiento rápido. En el caso específico de La Paz, cabe resaltar que las curvas ABC de los arrecifes muestran un aparente deterioro aún después de la implementación de su AMP multiuso (Figura 8B). La gama de especies que contribuyen a la biomasa también ha cambiado con el tiempo, y solo en Cabo Pulmo especies de gran tamaño y biomasa han sustituido a otras de menor tamaño, reflejando un cambio en la estructura de la comunidad (Tabla A3).



¿POR QUÉ TODAVÍA HAY PECES PARA PESCAR?

Medir la productividad en los ecosistemas marinos, especialmente en los arrecifes rocosos, es fundamental para comprender la salud y el funcionamiento de estos ecosistemas dinámicos. Hasta hace poco, el monitoreo de las capturas pesqueras era el principal método para estimar la productividad de los ensamblajes de peces (Munro & Williams 1985). Sin embargo, como se ha discutido arriba, este enfoque es limitado debido a que las comunidades de peces son influenciadas por varios factores, como el tipo y complejidad del hábitat, las estaciones climáticas, procesos oceanográficos, así como actividades económicas y costumbres tradicionales (Bellwood 1988, Dalzell 1998).

Mientras que la biomasa acumulada es una medida estática, es decir, una fotografía de la comunidad arrecifal en un momento específico, la productividad representa una tasa de flujo de energía o materia dentro del sistema (Allen & Gillooly 2009, Jenkins 2015). Representa un proceso ecológico continuo que cambia conforme la estructura de la comunidad de peces cambia ya sea por presiones antropogénicas o fenómenos naturales. Un ecosistema arrecifal puede calificarse como productivo cuando los productores primarios, filtradores y herbívoros son abundantes y son capaces de sostener la cadena trófica del sistema manteniendo la estructura ideal en la distribución de biomasa. Sin embargo, desde la perspectiva pesquera, un arrecife productivo es aquel que sostiene niveles de capturas (medidos en kilogramos-biomasa) consistentes. Por lo tanto, comprender la sostenibilidad de las pesquerías requiere conciliar los rendimientos con la disminución de la biomasa (Worm et al. 2009).

Investigaciones recientes han mostrado que existe una desconexión entre la biomasa de peces y la productividad o rendimiento pesquero en arrecifes de coral (Morais & Bellwood 2019, 2020, Morais et al. 2023). Aunque es posible tener ecosistemas con biomasa reducida, pero donde la productividad de peces es suficiente para sostener pesquerías (Newton et al. 2007, Condy et al. 2015, McCann et al. 2016), existen muchos ejemplos de cómo el esfuerzo pesquero ha cambiado para sustituir especies poco abundantes con otras con mayor abundancia, pero de grupos tróficos menores. En estos casos se logra sostener el volumen de captura extrayendo un mayor número de individuos de menor tamaño del ecosistema. Esto provoca que la forma de la estructura trófica cambie, es decir, la distribución de la biomasa acumulada se ajusta, resultando en cambios complejos en la dinámica del ecosistema. La falta de comprensión de esta relación causa-efecto, subraya la necesidad de cuantificar directamente la productividad para una gestión más efectiva de AMPs, tanto las que cuentan con protección total como las de uso múltiple (Embke et al. 2019, Morais et al. 2020).

A nivel individual, un pez produce biomasa a través del crecimiento somático y su reproducción; ambos procesos requieren energía y cambian con la ontogenia (conforme los individuos envejecen). La producción total de biomasa a lo largo de la vida de un pez incluye su producción somática total más su producción reproductiva (Morais et al., 2020). Para escalar la producción de biomasa individual de los peces a un nivel comunitario es esencial tomar en cuenta los procesos tanto en escala temporal como espacial. Estos procesos incluyen la mortalidad natural, la entrada y salida de larvas y reclutas, así como el movimiento de los adultos que garantiza que la productividad se de a través de todos los niveles tróficos y de la conectividad entre ecosistemas adyacentes (Morais & Bellwood 2020).



Las tasas de producción de biomasa están influenciadas por la temperatura y el tamaño corporal de los peces (Brown et al. 2004, Yvon-Durocher & Allen 2012), por lo tanto, la misma biomasa acumulada se puede mantener con diferentes tasas de producción según el contexto. Por ejemplo, se requiere una mayor productividad para mantener la biomasa acumulada de peces pequeños en aguas cálidas que en aguas frías (Barneche et al. 2014). Por otro lado, existen especies de peces de arrecife muy longevos, por lo que la biomasa acumulada refleja la producción durante décadas (Choat & Robertson 2002).

Hablando de pesca, la productividad de los peces se puede relacionar más directamente con el rendimiento pesquero y la acumulación de biomasa (MacNeil et al. 2015). Así, cuantificar la productividad de los peces permite estimar el rendimiento potencial de una pesquería, por lo que la capacidad de los peces para acumular biomasa (productividad) se ha convertido en un indicador fundamental en los procesos de gestión pesquera (Zottoli et al. 2020).

CÁLCULOS DE PRODUCTIVIDAD

Para calcular la productividad de los peces, utilizamos rasgos de las especies, como se describe en Morais & Bellwood (2020), incluyendo dieta, posición en el arrecife y longitud total máxima. Inicialmente, para cada especie calculamos los coeficientes de crecimiento en su tamaño máximo teórico, conocido como K_{max} (Morais & Bellwood 2018).

Recuperamos los datos de temperatura superficial del mar interpolados óptimamente (OISST) correspondientes al Golfo de California (Favoretto et al. 2022). El producto OISST es un conjunto de datos global de temperatura superficial del mar, derivado de AVHRR, que cuenta con una resolución diaria desde 1982⁴. Además, obtuvimos valores de Clorofila-a (Chl-a) utilizando el paquete “*rerddap*” (Chamberlain 2024). Para crear una serie temporal cohesiva desde 1998 hasta 2023, utilizamos datos de Aqua MODIS con una resolución de 0.025° y un compuesto diario (2006–presente), así como datos de Orbview-2 SeaWiFS con una resolución de 0.1° (1997–2010). El conjunto de datos final consistió en valores promedio de Clorofila-a interpolados a una resolución de 0.1° . Posteriormente, traslapamos las ubicaciones de los arrecifes rocosos (Tabla A1) con los datos espaciales de temperatura y Clorofila-a, y promediamos las series temporales por año.

La producción de biomasa se calculó restando el peso modelado, es decir, el peso que se esperaba que ganara un pez en un día, del peso observado y calculado a partir de coeficientes de longitud-peso provenientes de nuestro monitoreo. Las tasas de mortalidad diarias se estimaron de manera estocástica, considerando trayectorias de crecimiento individual, tamaño, edad y eliminamos los peces que, según modelos predictivos publicados, se esperaba que murieran. Para estos cálculos utilizamos el paquete “*rfishprod*” (Morais & Bellwood 2020).

LA PRODUCTIVIDAD EN LAS AMPS ESTUDIADAS

Con el fin de comprender la relación entre biomasa y productividad, normalizamos ambas métricas a sus valores máximos para cada región. Primero, transformamos logarítmicamente ($\log+1$) los valores de biomasa y productividad, y luego seleccionamos los valores más altos de estas métricas. Estos valores corresponden a un arrecife en Cabo Pulmo después de la implementación de la protección total. Así, ese arrecife se convirtió en nuestra referencia para definir la relación ideal de biomasa-productividad en un sistema no explotado.

Realizamos un análisis de amortiguación (*buffering*) para comparar la relación biomasa-productividad entre las tres AMPs. Nos enfocamos en la productividad adicional que se requeriría en áreas como Loreto y La Paz para mantener niveles de biomasa similares a los observados en Cabo Pulmo, el cual consideramos como un ecosistema marino bien gestionado. Para ello, empleamos un modelo aditivo generalizado (GAM por sus siglas en inglés) que estimó la biomasa esperada con base en la relación biomasa-productividad observada en Cabo Pulmo. Este modelo ajustado proporciona una curva de referencia que describe la relación típica en Cabo Pulmo, representando a las poblaciones de peces en estado de equilibrio.

⁴Los datos fuente están disponibles en: <https://www.ncdc.noaa.gov/oisst>

⁵Los datos fuente están disponibles en: <https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/>



El modelo GAM nos permitió predecir los niveles de biomasa esperados en los arrecifes de Loreto y La Paz según sus niveles de productividad. Calculamos el “déficit de biomasa” comparando la biomasa observada con los valores esperados del modelo. Un déficit indicaría que, a pesar de una productividad similar, la biomasa en Loreto y La Paz es inferior a la esperada, lo que sugiere problemas como sobrepesca, deterioro del hábitat u otros factores adversos. Un déficit mínimo indicaría que estas regiones están por alcanzar el nivel de equilibrio observado en Cabo Pulmo.

La actividad pesquera en Loreto y La Paz suele dirigir su esfuerzo hacia peces más pequeños y especies de niveles tróficos cada vez más inferiores, lo que arriesga la salud del sistema arrecifal (Pauly et al. 1998, Sala et al. 2004, Aburto-Oropeza et al. 2015, Favoretto et al. 2024). En esta región, las estadísticas pesqueras muestran que las capturas han logrado sostenerse o incluso aumentar en tonelaje. Sin embargo, la captura total no es un buen indicador de la salud del arrecife (Watson et al. 2014, Graham et al. 2017, Zottoli et al. 2020, Letessier et al. 2023, Yan & Bellwood 2023) dado que se pueden mantener niveles de captura consistentes capturando más individuos, pero de menor tamaño. A menudo, las tendencias de capturas aparentemente estables se usan para argumentar que las AMPs de uso múltiple son efectivas y cumplen con los objetivos de conservación. No obstante, este razonamiento no es válido si contextualizamos el análisis y vinculamos a los indicadores pesqueros con la salud del ecosistema.

Los peces de arrecife presentan mecanismos compensatorios que les permiten soportar la presión pesquera hasta cierto punto, un fenómeno conocido como “amortiguación” (Morais et al. 2023). Este mecanismo de respuesta permite que se mantenga la extracción continua de peces a pesar de la degradación del ecosistema. La degradación, no siempre es evidente y debilita la resiliencia de un ecosistema, por lo que el riesgo de un colapso ecológico o un cambio significativo en el sistema o la estructura de la comunidad aumenta. Un ecosistema degradado, dada su baja resiliencia, tardará más tiempo en regresar a un estado de equilibrio y, en el contexto del cambio climático, esta posibilidad debe considerarse aún más preocupante.

En el arrecife de Cabo Pulmo que definimos como referencia para este análisis, la relación entre biomasa y productividad sigue una curva logística; en las AMPs de uso múltiple de Loreto y La Paz se observa una relación plana (Figura 9A). En Cabo Pulmo, la relación entre biomasa y productividad es lineal hasta alcanzar el punto de capacidad de carga, relacionado con mecanismos de dependencia de la densidad de los organismos y la disponibilidad de alimento capaz de sostener dicha densidad (Morais et al., 2020). Sin embargo, esta relación está ausente en Loreto y en La Paz, donde la productividad excedente compensa la pérdida de biomasa acumulada por la rápida extracción de la biomasa producida a través de la pesca. Es por esto por lo que esta productividad no se refleja en los censos visuales que se realizan cada año y que solo ofrecen una fotografía del estado de la comunidad de peces en un momento dado (Figura 9A).

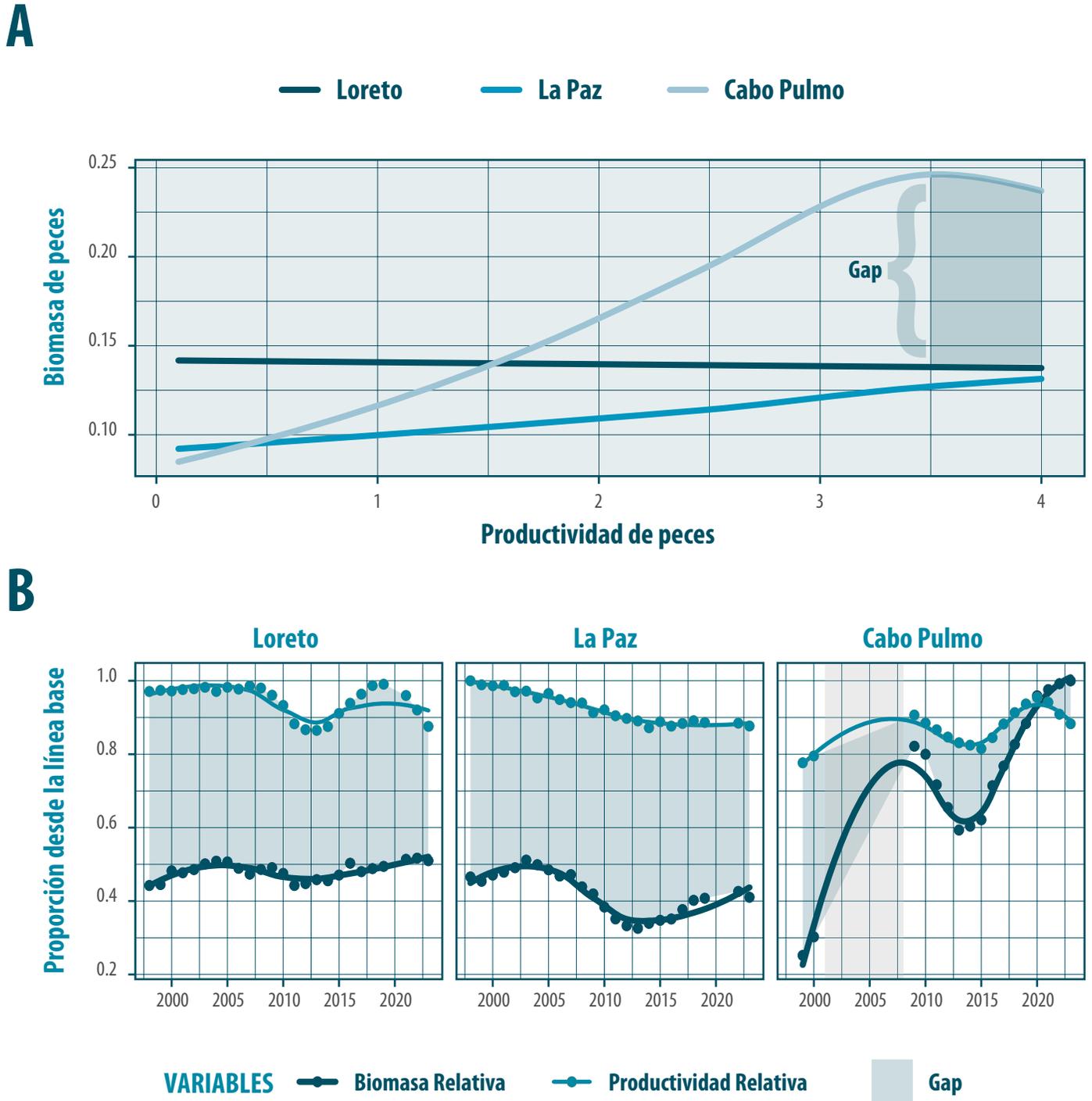


Figura 9. (A) La relación entre la biomasa de peces y la productividad (en escala logarítmica) muestra una relación logística en Cabo Pulmo donde la pesca está prohibida. En cambio, en Loreto y La Paz, ambas áreas de uso múltiple, la relación es plana y no significativa. (B) Cambios en la biomasa de peces (en azul) y la productividad (en naranja) a lo largo del tiempo, comparados con una línea base de referencia representada por un arrecife no explotado en Cabo Pulmo. El área rosa muestra la diferencia entre productividad y biomasa, que inicialmente fue tan grande como en Cabo Pulmo, pero que se redujo tras la recuperación de las comunidades de peces. La sombra gris destaca los años para los cuales no hay datos disponibles de censos.



Al comparar la relación biomasa-productividad de Cabo Pulmo con la de Loreto y La Paz, se observa que estas últimas presentan menor biomasa, pero su nivel de productividad es relativamente mayor (Figura 9B). Se estima que el efecto de amortiguación contribuye un 20% adicional, $0.24 \text{ kg ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$, de producción de peces objetivo (Morais et al., 2023), lo que representa una porción significativa de los rendimientos reportados en las pesquerías. Por lo tanto, dado que la productividad es mayor que en un sistema completamente recuperado, podemos concluir que es el fenómeno de amortiguación la que sostiene las actividades extractivas a pesar de las condiciones de degradación. En Loreto y La Paz, esto compensa el 39.5% y el 20.9% de la brecha de productividad respectivamente, lo que se traduce en una diferencia estimada de 1.05 y 1.03 toneladas por hectárea. Estas estimaciones coinciden con las diferencias observadas en la biomasa promedio total, sugiriendo que la biomasa faltante está más relacionada con la extracción pesquera que con factores ambientales.



ACUMULANDO BIOMASA, AÚN EN DESVENTAJA

En términos de productividad oceanográfica y temperatura, Cabo Pulmo podría estar en desventaja respecto a Loreto y La Paz. De las tres AMPs estudiadas, Cabo Pulmo tiene una productividad primaria promedio en la columna de agua más baja (Figura 2B), y presenta condiciones subtropicales caracterizadas por temperaturas más cálidas durante todo el año (Figura 2A). Esto podría dificultar la recuperación del arrecife, dado que hasta un 41% de la productividad de los peces puede derivarse de la productividad primaria en la columna de agua en arrecifes degradados (Morais & Bellwood 2019).

La temperatura no solo influye en la distribución de los peces, sino que es un factor clave en su crecimiento y desarrollo. Se ha observado que los peces en aguas frías tienden a crecer lentamente y vivir más tiempo, mientras que en aguas cálidas exhiben un crecimiento más rápido y una reproducción más temprana (Present & Conover 1992, Caselle et al. 2011). Las trayectorias de crecimiento son cruciales para entender la producción secundaria de biomasa (Claisse et al. 2014, DJ et al. 2019, Pondella et al. 2022) y pueden influir en los flujos de energía a través de los niveles tróficos correlacionados con la producción primaria (Ware & Thomson 2005). Además, la temperatura afecta la disponibilidad de nutrientes y, dado que las aguas frías retienen más nutrientes, la productividad primaria tiende a ser mayor (Kamykowski 1987).

Para evaluar el impacto de las diferencias oceanográficas en el crecimiento de los peces en las distintas AMPs, se ajustó un modelo lineal utilizando datos de crecimiento de las especies de peces. La variable de respuesta fue el parámetro de crecimiento de los peces, mientras que la variable predictora fue la región, tratada como un factor. El análisis se realizó ajustando un modelo lineal y estimando los coeficientes para cada región, obteniendo el resumen del modelo a través de un análisis de varianza (ANOVA). Todo el análisis estadístico se llevó a cabo utilizando el lenguaje de programación R. Cabo Pulmo mostró tasas promedio de crecimiento de peces 15.3% y 19.1% más bajas que Loreto y La Paz, respectivamente (Figura 10). Estas diferencias son estadísticamente significativas, con un umbral de $p < 0.001$ (Tabla A4). Estos resultados respaldan la relación negativa observada entre el tamaño corporal de los ectotermos acuáticos y la temperatura, coherente con principios biogeográficos más amplios, tales como la regla de Bergmann y la regla de tamaño-temperatura (Salewski & Watt 2016).

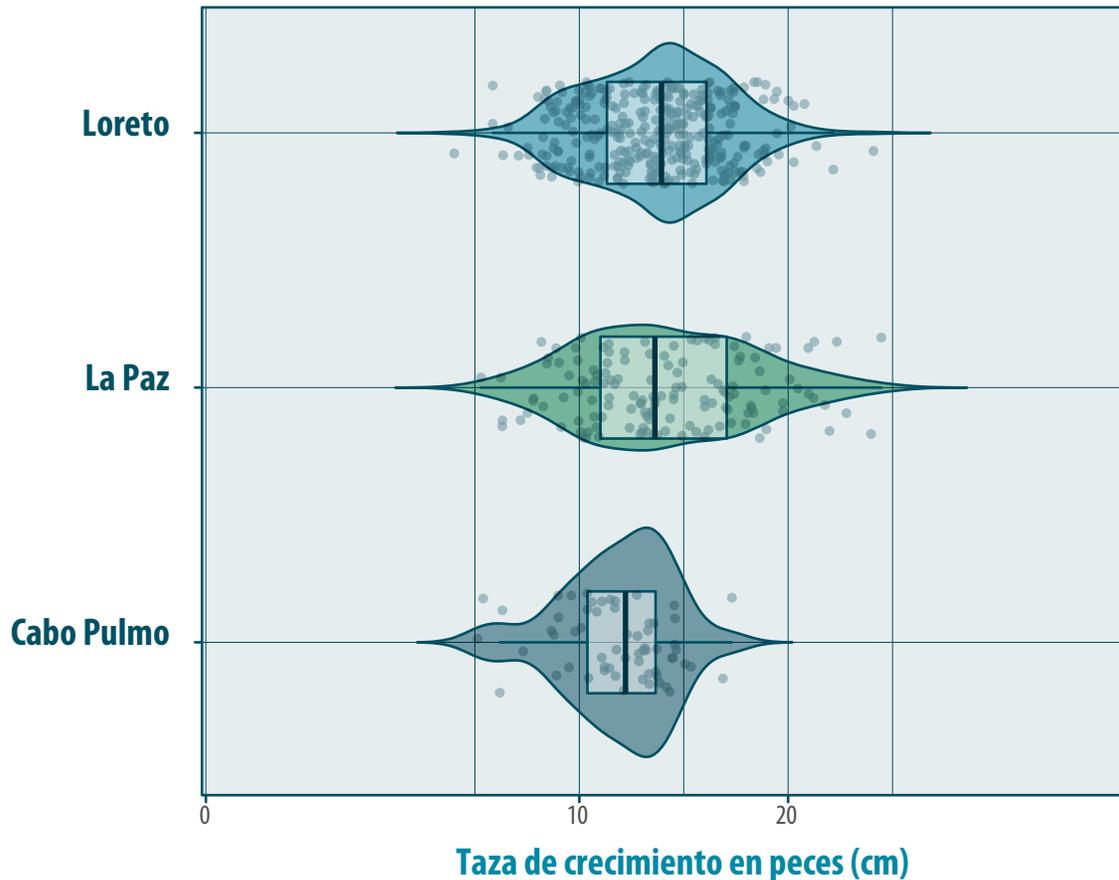


Figura 10. Tasas promedio de crecimiento de peces calculadas utilizando la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, considerando la temperatura local del agua, los tamaños de peces observados durante 25 años de monitoreo; los rasgos de los peces se obtuvieron de Froese & Pauly (2000).

A pesar de los debates sobre los mecanismos subyacentes, la evidencia acumulada indica que los peces que habitan en aguas más cálidas tienden a desarrollar tamaños corporales máximos, o adultos, más pequeños (Verberk et al. 2021). Sin embargo, a nivel intraespecífico, los tamaños corporales promedio de los peces no siempre disminuyen con la temperatura, y aún no está claro cómo estas respuestas intraespecíficas se traducen en tendencias a nivel comunitario (Audzijonyte et al. 2020).

La variabilidad en la dieta también juega un papel fundamental en los cambios en el tamaño corporal de los peces. La alimentación puede verse influenciada tanto por la temperatura como por su tamaño corporal (Scharf et al. 2000), lo que tiene importantes implicaciones para la estructura trófica y el tamaño de la comunidad. Según Morais y Bellwood (2018), tanto la temperatura como la clasificación en grupos tróficos influyen en las tasas de crecimiento. Esto sugiere que diferentes grupos tróficos responden de manera distinta a las variaciones de temperatura, lo cual afecta la distribución de tamaños en la comunidad. En consecuencia, el tamaño corporal promedio a nivel comunitario responde a los cambios de temperatura y puede estar condicionado tanto a la dinámica dentro de los grupos tróficos como a la proporción que guardan los distintos tamaños en la comunidad (Ferreira et al. 2004).

Aun con condiciones oceanográficas menos favorables, Cabo Pulmo ha logrado una notable recuperación de biomasa, destacando la efectividad de la protección total (Aburto-Oropeza et al., 2011). La comparación entre regiones nos permite enfatizar la importancia de las AMPs totalmente protegidas para la recuperación ecológica. Estas áreas permiten tener un punto de comparación para ecosistemas que se encuentren en zonas donde no existan medidas de protección o en AMPs multiuso, donde las presiones antropogénicas se suman a las naturales.



LA MORALEJA PARA LA ADAPTACIÓN AL CAMBIO CLIMÁTICO

Este estudio subraya la necesidad urgente de reevaluar los objetivos de conservación en los ecosistemas marinos, particularmente aquellos establecidos para Áreas Marinas Protegidas. Con datos generados a lo largo de 25 años de monitoreo de arrecifes rocosos en el Golfo de California, los análisis dejan claro que las AMPs multiuso solo están manteniendo las condiciones ecológicas en arrecifes degradados, pero no promueven una verdadera recuperación ecológica. Esto es especialmente peligroso si consideramos la vulnerabilidad de las comunidades de peces (y los ecosistemas) al cambio climático, cuyos impactos aun no conocemos o entendemos del todo, pero se asume que podrían agravar la degradación existente e incluso impedir la recuperación futura.

El efecto negativo de fenómenos como el cambio climático también tiene un impacto sobre áreas que gozan de protección total. Por ejemplo, un evento de calentamiento entre 2010 y 2015 en el Golfo de California provocó una disminución en la biomasa, densidad y productividad de los peces en todas las regiones estudiadas (Favoretto et al., 2022). En Cabo Pulmo, las comunidades de peces mostraron una mayor sensibilidad al evento de calentamiento en comparación con las comunidades de La Paz y Loreto, ubicadas más al norte (Figura 1). Estos impactos diferenciados por latitud demuestran cómo las variaciones climáticas afectan de manera desigual según el gradiente latitudinal (Favoretto et al., 2022). Sin embargo, a pesar de sus condiciones menos favorables en términos de productividad primaria (Figura 2B) y tasas de crecimiento de los peces (Figura 10), Cabo Pulmo mostró una notable capacidad de recuperación, alcanzando niveles altos de biomasa y productividad después del evento de calentamiento.

Aun cuando la estabilidad de las capturas, a pesar de la degradación ecológica, podría interpretarse como algo positivo (Morais et al., 2020), está en riesgo frente a desafíos como el cambio climático. El aumento de las temperaturas debido al cambio climático conlleva una reducción en los tamaños corporales de los organismos marinos en muchas regiones (Daufresne et al. 2009, Forster & Hirst 2012, Ohlberger 2013). Esto es especialmente problemático para los ectotermos acuáticos que enfrentan limitaciones debido a la falta de refugios térmicos locales y a restricciones en la disponibilidad de oxígeno (Lenoir et al. 2020). Conforme el cambio climático se intensifique, es probable que los conflictos pesqueros empeoren, lo que representa un gran desafío a las instituciones de gestión existentes (Mendenhall et al. 2020).

El contraste entre Cabo Pulmo, una AMP totalmente protegida que ha experimentado una recuperación significativa, y las AMPs de uso múltiple en La Paz y Loreto, donde no se registran signos de recuperación ecológica, subraya la efectividad de la protección total para generar mejoras ecológicas significativas. Las diferencias en los indicadores de las comunidades de peces, particularmente entre especies comerciales y no comerciales, destacan la necesidad de priorizar la protección integral sobre las medidas parciales. Redefinir los objetivos de recuperación más allá de la mera estabilidad es esencial para mejorar la resiliencia y funcionalidad de los ecosistemas marinos. La protección total emerge como una estrategia más efectiva para salvaguardar la biodiversidad y los medios de vida humanos frente a las crecientes presiones ambientales y antropogénicas.

Si no se toman decisiones pronto, las consecuencias ecológicas y sociales de la inacción podrían intensificar los conflictos humanos a medida que los ecosistemas cambian de forma impredecible, desafiando las estructuras sociales y económicas actuales, y dañando la legitimidad de las distintas herramientas de gestión (Mendenhall et al., 2020). En el Golfo de California, Cabo Pulmo muestra lo que se puede lograr si aplicamos medidas de protección con una visión ecosistémica. Actuar ahora nos permitirá asegurar ecosistemas marinos resilientes que sostengan la integridad ecológica y el bienestar humano frente a los desafíos presentes y futuros.



AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los equipos de investigación que han monitoreado los arrecifes rocosos del Golfo de California durante las últimas dos décadas. También agradecemos a los estudiantes, científicos, prestadores de servicios y miembros de las comunidades que han participado en estas campañas a lo largo de los años.

REFERENCIAS

Aburto-Oropeza O, Balart EF (2001) Community Structure of Reef Fish in Several Habitats of a Rocky Reef in the Gulf of California. *Marine Ecology* 22:283–305.

Aburto-Oropeza O, Erisman B, Galland GR, Mascareñas-Osorio I, Sala E, Ezcurra E (2011) Large Recovery of Fish Biomass in a No-Take Marine Reserve. *Plos One* 6:e23601.

Aburto-Oropeza O, Ezcurra E, Moxley J, Sánchez-Rodríguez A, Mascareñas-Osorio I, Sánchez-Ortiz C, Erisman B, Ricketts T (2015) A framework to assess the health of rocky reefs linking geomorphology, community assemblage, and fish biomass. *Ecological Indicators* 52:353–361.

Aburto-Oropeza O, Lopez-Sagastegui C (2006) Red de reservas marinas del Golfo de California: compilación de los esfuerzos de conservación.

Adams VM, Chauvenet ALM, Stoudmann N, Gurney GG, Brockington D, Kuempel CD (2023) Multiple-use protected areas are critical to equitable and effective conservation. *One Earth* 6:1173–1189.

Agard J, Gobin J, Warwick R (1993) Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical environment (Trinidad, West Indies). *Mar Ecol Prog Ser* 92:233–243.

Allen AP, Gillooly JF (2009) Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecol Lett* 12:369–384.

Álvarez-Borrego S (2010) Physical, chemical, and biological oceanography of the Gulf of California. In: *The Gulf of California: Biodiversity and Conservation*. Brusca R (ed) University of Arizona Press, Tucson, p 24–48

Audzijonyte A, Richards SA, Stuart-Smith RD, Pecl G, Edgar GJ, Barrett NS, Payne N, Blanchard JL (2020) Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming. *Nat Ecol Evol* 4:809–814.

Barneche DR, Kulbicki M, Floeter SR, Friedlander AM, Maina J, Allen AP (2014) Scaling metabolism from individuals to reef-fish communities at broad spatial scales. *Ecol Lett* 17:1067–1076.

Bellwood DR (1988) Seasonal changes in the size and composition of the fish yield from reefs around Apo Island, Central Philippines, with notes on methods of yield estimation. *J Fish Biol* 32:881–893.

Blight LK, Ainley DG (2008) Southern Ocean Not So Pristine. *Science* 321:1443–1443.

Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. *Ecology* 85:1771–1789.

Bürkner P-C (2017) Brms : An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *J Stat Softw* 80.



Caselle JE, Hamilton SL, Schroeder DM, Love MS, Standish JD, Rosales-Casin JA, Sosa-Nishizaki O (2011) Geographic variation in density, demography, and life history traits of a harvested, sex-changing, temperate reef fish. *Can J Fish Aquat Sci* 68:288–303.

Chamberlain S (2024) Rerddap: General Purpose Client for “ERDDAP” Servers. R package.

Choat JH, Robertson DR (2002) Coral Reef Fishes. *Sect : Reef Fishes: A Divers Adapt Spéc*:57–80.

Cinner JE, Huchery C, MacNeil MA, Graham NAJ, McClanahan TR, Maina J, Maire E, Kittinger JN, Hicks CC, Mora C, Allison EH, D’Agata S, Hoey A, Feary DA, Crowder L, Williams ID, Kulbicki M, Vigliola L, Wantiez L, Edgar G, Stuart-Smith RD, Sandin SA, Green AL, Hardt MJ, Beger M, Friedlander A, Campbell SJ, Holmes KE, Wilson SK, Brokovich E, Brooks AJ, Cruz-Motta JJ, Booth DJ, Chabanet P, Gough C, Tupper M, Ferse SCA, Sumaila UR, Mouillot D (2016) Bright spots among the world’s coral reefs. *Nature* 535:416–419.

Claissé JT, Pondella DJ, Love M, Zahn LA, Williams CM, Williams JP, Bull AS (2014) Oil platforms off California are among the most productive marine fish habitats globally. *Proc Natl Acad Sci* 111:15462–15467.

Condy M, Cinner JE, McClanahan TR, Bellwood DR (2015) Projections of the impacts of gear-modification on the recovery of fish catches and ecosystem function in an impoverished fishery. *Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 25:396–410.

Dalzell P (1998) The role of archaeological and cultural-historical records in long-range coastal fisheries resources management strategies and policies in the Pacific Islands. *Ocean Coast Manag* 40:237–252.

Darimont CT, Fox CH, Bryan HM, Reimchen TE (2015) The unique ecology of human predators. *Science* 349:858–860.

Daufresne M, Lengfellner K, Sommer U (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc Natl Acad Sci* 106:12788–12793.

Dinerstein E, Vynne C, Sala E, Joshi AR, Fernando S, Lovejoy TE, Mayorga J, Olson D, Asner GP, Baillie JEM, Burgess ND, Burkart K, Noss RF, Zhang YP, Baccini A, Birch T, Hahn N, Joppa LN, Wikramanayake E (2019) A Global Deal For Nature: Guiding principles, milestones, and targets. *Sci Adv* 5:eaaw2869.

DJ IP, Piacenza S, Claisse J, Williams C, Williams J, Zellmer A, Caselle J (2019) Assessing drivers of rocky reef fish biomass density from the Southern California Bight. *Mar Ecol Prog Ser* 628:125–140.

Embke HS, Rypel AL, Carpenter SR, Sass GG, Ogle D, Cichosz T, Hennessy J, Essington TE, Zanden MJV (2019) Production dynamics reveal hidden overharvest of inland recreational fisheries. *Proc Natl Acad Sci* 116:24676–24681.

Favoretto F, López-Sagástegui C, León-Solórzano E, Aburto-Oropeza O (2024) A scalable and normalized reef status index for assessing fish trophic structure reveals conservation gaps. *Ecol Indic* 166:112515.

Favoretto F, Mascareñas-Osorio I, León-Deniz L, González-Salas C, Pérez-España H, Rivera-Higuera M, Ruiz-Zárate M-Á, Vega-Zepeda A, Villegas-Hernández H, Aburto-Oropeza O (2020) Being Isolated and Protected Is Better Than Just Being Isolated: A Case Study From the Alacranes Reef, Mexico. *Frontiers in Marine Science* 7:583056.

Favoretto F, Sanchez-Ortiz C, Aburto-Oropeza O (2022) Warming and marine heatwaves tropicalize rocky reefs communities in the Gulf of California. *Prog Oceanogr* 206:102838.

Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Ferreira BP, Joyeux JC (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *J Biogeogr* 31:1093–1106.



- Forster J, Hirst AG (2012) The temperature-size rule emerges from ontogenetic differences between growth and development rates. *Funct Ecol* 26:483–492.
- Froese R, Pauly D (2000) FishBase 2000: concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines:344.
- Garrison LP, Link JS (2000) Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. *ICES J Mar Sci* 57:723–730.
- Giakoumi S, McGowan J, Mills M, Beger M, Bustamante RH, Charles A, Christie P, Fox M, Garcia-Borboroglu P, Gelcich S, Guidetti P, Mackelworth P, Maina JM, McCook L, Micheli F, Morgan LE, Mumby PJ, Reyes LM, White A, Grorud-Colvert K, Possingham HP (2018) Revisiting “Success” and “Failure” of Marine Protected Areas: A Conservation Scientist Perspective. *Frontiers in Marine Science* 5:223.
- Giakoumi S, Scianna C, Plass-Johnson J, Micheli F, Grorud-Colvert K, Thiriet P, Claudet J, Carlo GD, Franco AD, Gaines SD, García-Charton JA, Lubchenco J, Reimer J, Sala E, Guidetti P (2017) Ecological effects of full and partial protection in the crowded Mediterranean Sea: a regional meta-analysis. *Scientific Reports* 7:8940.
- Gill DA, Lester SE, Free CM, Pfaff A, Iversen E, Reich BJ, Yang S, Ahmadi G, Andradi-Brown DA, Darling ES, Edgar GJ, Fox HE, Geldmann J, Le DT, Mascia MB, Mesa-Gutiérrez R, Mumby PJ, Veverka L, Warmuth LM (2024) A diverse portfolio of marine protected areas can better advance global conservation and equity. *Proc Natl Acad Sci* 121:e2313205121.
- Graham NAJ, McClanahan TR, MacNeil MA, Wilson SK, Cinner JE, Huchery C, Holmes TH (2017) Human Disruption of Coral Reef Trophic Structure. *Current Biology* 27:231–236.
- Guidetti P, Baiata P, Ballesteros E, Franco AD, Hereu B, Macpherson E, Micheli F, Pais A, Panzalis P, Rosenberg AA, Zabala M, Sala E (2014) Large-Scale Assessment of Mediterranean Marine Protected Areas Effects on Fish Assemblages. *PLoS ONE* 9:e91841.
- Haedrich RL, Barnes SM (1997) Changes over time of the size structure in an exploited shelf fish community. *Fish Res* 31:229–239.
- Hakspiel-Segura C, Martínez-López A, Delgado-Contreras JA, Robinson CJ, Gómez-Gutiérrez J (2022) Temporal variability of satellite chlorophyll-a as an ecological resilience indicator in the central region of the Gulf of California. *Prog Oceanogr* 205:102825.
- Hendrix CS, Koubi V, Selby J, Siddiqi A, Uexkull N von (2023) Climate change and conflict. *Nat Rev Earth Environ* 4:144–148.
- Hsiang SM, Burke M, Miguel E (2013) Quantifying the Influence of Climate on Human Conflict. *Science* 341:1235367.
- Hsiang SM, Meng KC, Cane MA (2011) Civil conflicts are associated with the global climate. *Nature* 476:438–441.
- Jackson JBC (2001) What was natural in the coastal oceans? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:5411–5418.
- Jenkins DG (2015) Estimating ecological production from biomass. *Ecosphere* 6:1–31.
- Kamykowski D (1987) A preliminary biophysical model of the relationship between temperature and plant nutrients in the upper ocean. *Deep Sea Res Part A Oceanogr Res Pap* 34:1067–1079.
- Lenoir J, Bertrand R, Comte L, Bourgeaud L, Hattab T, Murielle J, Grenouillet G (2020) Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nat Ecol Evol* 4:1044–1059.



Lester S, Halpern B, Grorud-Colvert K, Lubchenco J, Ruttenberg B, Gaines S, Airamé S, Warner R (2009) Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Mar Ecol Prog Ser* 384:33–46.

Letessier T, Mouillot D, Mannocci L, Christ H, Elamin E, Elamin S, Friedlander A, Hearn A, Juhel J-B, Kleiven A, Moland E, Mouquet N, Nillos-Kleiven P, Sala E, Thompson C, Velez L, Vigliola L, Meeuwig J (2023) Global human footprint on fish size-spectra across marine ecosystems.

MacNeil MA, Graham NAJ, Cinner JE, Wilson SK, Williams ID, Maina J, Newman S, Friedlander AM, Jupiter S, Polunin NVC, McClanahan TR (2015) Recovery potential of the world's coral reef fishes. *Nature* 520:341–344.

Marinone SG (2012) Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 100:133–141.

Mascareñas-Osorio I, Giron-Nava A, Aburto-Oropeza O (2018) Mexico's national fisheries statistics. In *dataMares: Fisheries UC San Diego Library Digital Collections*.

McCann KS, Gellner G, McMeans BC, Deenik T, Holtgrieve G, Rooney N, Hannah L, Cooperman M, Nam S (2016) Food webs and the sustainability of indiscriminate fisheries. *Can J Fish Aquat Sci* 73:656–665.

McClanahan T, Schroeder R, Friedlander A, Vigliola L, Wantiez L, Caselle J, Graham N, Wilson S, Edgar G, Stuart-Smith R, Oddenyo R, Cinner J (2019) Global baselines and benchmarks for fish biomass: comparing remote reefs and fisheries closures. *Marine Ecology Progress Series* 612:167–192.

McClanahan TR, Muthiga NA (2016) Geographic extent and variation of a coral reef trophic cascade. *Ecology* 97:1862–1872.

Mendenhall E, Hendrix C, Nyman E, Roberts PM, Hoopes JR, Watson JR, Lam VWY, Sumaila UR (2020) Climate change increases the risk of fisheries conflict. *Mar Polic* 117:103954.

Morais RA, Bellwood DR (2019) Pelagic Subsidies Underpin Fish Productivity on a Degraded Coral Reef. *Current Biology* 29:1521-1527.e6.

Morais RA, Bellwood DR (2020) Principles for estimating fish productivity on coral reefs. *Coral Reefs* 39:1221–1231.

Morais RA, Connolly SR, Bellwood DR (2020) Human exploitation shapes productivity–biomass relationships on coral reefs. *Global Change Biology* 26:1295–1305.

Morais RA, Smallhorn-West P, Connolly SR, Ngaluafé PF, Malimali S, Halafhi T, Bellwood DR (2023) Sustained productivity and the persistence of coral reef fisheries. *Nat Sustain*:1–11.

Munro J, Williams D (1985) Assessment and managements of coral reef fishes: biological, environmental and socio-economic aspects. *Proc Fifth Int Coral Reef Symp* 4:544–581.

Naidoo R, Gerkey D, Hole D, Pfaff A, Ellis AM, Golden CD, Herrera D, Johnson K, Mulligan M, Ricketts TH, Fisher B (2019) Evaluating the impacts of protected areas on human well-being across the developing world. *Sci Adv* 5:eaav3006.

Newton K, Côté IM, Pilling GM, Jennings S, Dulvy NK (2007) Current and Future Sustainability of Island Coral Reef Fisheries. *Curr Biol* 17:655–658.

Nowakowski AJ, Canty SWJ, Bennett NJ, Cox CE, Valdivia A, Deichmann JL, Akre TS, Bonilla-Anariba SE, Costedoat S, McField M (2023) Co-benefits of marine protected areas for nature and people. *Nat Sustain*:1–9.

Ohlberger J (2013) Climate warming and ectotherm body size – from individual physiology to community ecology. *Funct Ecol* 27:991–1001.



Páez-Osuna F, Sanchez-Cabeza JA, Ruiz-Fernández AC, Alonso-Rodríguez ACR, Piñón-Gimate A, Cardoso-Mohedano JG, Flores-Verdugo FJ, Carballo JL, Cisneros-Mata MA, Álvarez-Borrego S (2016) Environmental status of the Gulf of California: A review of responses to climate change and climate variability. *Earth-Science Reviews* 162:253–268.

Pauly D (1995) Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends Ecol Evol* 10:430.

Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Jr. FT (1998) Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279:860–863.

Pike EP, MacCarthy JMC, Hameed SO, Harasta N, Grorud-Colvert K, Sullivan-Stack J, Claudet J, Costa BH e, Gonçalves EJ, Villagomez A, Morgan L (2024) Ocean protection quality is lagging behind quantity: Applying a scientific framework to assess real marine protected area progress against the 30 by 30 target. *Conserv Lett* 17.

Pondella DJ, Claisse JT, Williams CM (2022) Theory, practice, and design criteria for utilizing artificial reefs to increase production of marine fishes. *Front Mar Sci* 9:983253.

Present TMC, Conover DO (1992) Physiological Basis of Latitudinal Growth Differences in *Menidia menidia*: Variation in Consumption or Efficiency? *Funct Ecol* 6:23.

Ramírez-Ortiz G, Balart EF, Reyes-Bonilla H, Huato-Soberanis L, Cortés-Fuentes C, Micheli F (2022) Greater resilience of reef fish assemblages in a no-take reserve compared to multi-use areas of the Gulf of California. *Prog Oceanogr* 204:102794.

Ramírez-Ortiz G, Reyes-Bonilla H, Balart EF, Olivier D, Huato-Soberanis L, Micheli F, Edgar GJ (2020) Reduced fish diversity despite increased fish biomass in a Gulf of California Marine Protected Area. *PeerJ* 8:e8885.

Rife AN, Aburto-Oropeza O, Hastings PA, Erisman B, Ballantyne F, Wielgus J, Sala E, Gerber L (2013a) Long-term effectiveness of a multi-use marine protected area on reef fish assemblages and fisheries landings. *Journal of Environmental Management* 117:276–283.

Rife AN, Erisman B, Sanchez A, Aburto-Oropeza O (2013b) When good intentions are not enough . . . Insights on networks of “paper park” marine protected areas. *Conservation Letters* 6:200–212.

Roberts CM, McClean CJ, Veron JEN, Hawkins JP, Allen GR, McAllister DE, Mittermeier CG, Schueler FW, Spalding M, Wells F, Vynne C, Werner TB (2002) Marine Biodiversity Hotspots and Conservation Priorities for Tropical Reefs. *Science* 295:1280–1284.

Rosbach S, Steckbauer A, Klein SG, Arossa S, Gerald NR, Lim KK, Martin C, Rosbach FI, Shellard MJ, Valluzzi L, Duarte CM (2023) A tide of change: What we can learn from stories of marine conservation success. *One Earth* 6:505–518.

Sala E, Aburto-Oropeza O, Reza M, Paredes G, López-Lemus LG (2004) Fishing Down Coastal Food Webs in the Gulf of California. *Fisheries* 29:19–25.

Sala E, Mayorga J, Bradley D, Cabral RB, Atwood TB, Auber A, Cheung W, Costello C, Ferretti F, Friedlander AM, Gaines SD, Garilao C, Goodell W, Halpern BS, Hinson A, Kaschner K, Kesner-Reyes K, Leprieur F, McGowan J, Morgan LE, Mouillot D, Palacios-Abrantes J, Possingham HP, Rechberger KD, Worm B, Lubchenco J (2021) Protecting the global ocean for biodiversity, food and climate. *Nature* 592:1–6.

Salewski V, Watt C (2016) Bergmann’s rule: a biophysiological rule examined in birds. *Oikos* 126.

Scharf F, Juanes F, Rountree R (2000) Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar Ecol Prog Ser* 208:229–248.



- Schmidt DN, Pieraccini M, Evans L (2022) Marine protected areas in the context of climate change: key challenges for coastal social-ecological systems. *Philos Trans R Soc B* 377:20210131.
- Seguin R, Mouillot D, Cinner JE, Smith RDS, Maire E, Graham NAJ, McLean M, Vigliola L, Loiseau N (2023) Towards process-oriented management of tropical reefs in the anthropocene. *Nat Sustain* 6:148–157.
- Thomson DA, Findley LT, Kerstitch AN (2000) Reef Fishes of the Sea of Cortez. i–v.
- Ulate K, Alcoverro T, Arthur R, Aburto-Oropeza O, Sánchez C, Huato-Soberanis L (2018) Conventional MPAs are not as effective as community co-managed areas in conserving top-down control in the Gulf of California. *Biological Conservation* 228:100–109.
- Ulate K, Sánchez C, Sánchez-Rodríguez A, Alonso D, Aburto-Oropeza O, Huato-Soberanis L (2016) Latitudinal regionalization of epibenthic macroinvertebrate communities on rocky reefs in the Gulf of California. *Marine Biology Research* 12:389–401.
- Verberk WCEP, Atkinson D, Hoefnagel KN, Hirst AG, Horne CR, Siepel H (2021) Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen. *Biol Rev Camb Philos Soc* 96:247–268.
- Ware DM, Thomson RE (2005) Bottom-Up Ecosystem Trophic Dynamics Determine Fish Production in the Northeast Pacific. *Science* 308:1280–1284.
- Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar Biol* 92:557–562.
- Warwick RM, Clarke KR (1994) Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/biomass relationships in disturbed benthic communities. *Mar Biol* 118:739–744.
- Warwick RM, Pearson TH, Ruswahyuni (1987) Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method. *Mar Biol* 95:193–200.
- Watson R, Zeller D, Pauly D (2014) Primary productivity demands of global fishing fleets. *Fish and Fisheries* 15:231–241.
- Woodson CB, Schramski JR, Joye SB (2018) A unifying theory for top-heavy ecosystem structure in the ocean. *Nature Communications* 9:23.
- Worm B, Hilborn R, Baum JK, Branch TA, Collie JS, Costello C, Fogarty MJ, Fulton EA, Hutchings JA, Jennings S, Jensen OP, Lotze HK, Mace PM, McClanahan TR, Minto C, Palumbi SR, Parma AM, Ricard D, Rosenberg AA, Watson R, Zeller D (2009) Rebuilding global fisheries. *Sci (N York, NY)* 325:578–85.
- Yan HF, Bellwood DR (2023) Multi-decadal stability of fish productivity despite increasing coral reef degradation. *Funct Ecol* 37:1245–1255.
- Yvon-Durocher G, Allen AP (2012) Linking community size structure and ecosystem functioning using metabolic theory. *Philos Trans R Soc B: Biol Sci* 367:2998–3007.
- Zottoli J, Collie J, Fogarty M (2020) Measuring the balance between fisheries catch and fish production. *Mar Ecol Prog Ser* 643:145–158.



ANEXOS

TABLA A1. Tablas que contienen la información de los sitios, desde las áreas marinas protegidas hasta los arrecifes monitoreados y sus coordenadas.

Area Marina Protegida	Detalles regulaciones AMP	Región/Municipalidad	Nombre del Arrecife	Latitud	Longitud
Parque Nacional Bahía de Loreto	https://map.navigatormap.org/site-detail?site-id=6573	Loreto	Montserrat Galeras	25.74276	-111.0466
		Loreto	Montserrat Reinita	25.74782	-111.0602
		Loreto	Danzante Punta Este	25.78896	-111.2428
		Loreto	Coronado Mono	26.13530	-111.2791
		Loreto	Montserrat Punta Sureste	25.67588	-111.0113
		Loreto	Coronado Lajas	26.12619	-111.2587
		Loreto	Coronado Punta Blanca	26.13781	-111.2653
		Loreto	Danzante Biznaga	25.81520	-111.2601
		Loreto	Danzante Punta Sureste	25.76356	-111.2435
		Loreto	Carmen Tintorera	26.06489	-111.1318
		Loreto	Carmen Punta Lobos	26.06884	-111.0701
		Loreto	Carmen Abismo	25.84198	-111.2330
		Loreto	Carmen Punta Perico	25.96526	-111.0673
		Loreto	Danzante Punta Noroeste	25.80072	-111.2576
		Loreto	Carmen Abismo	25.84199	-111.2330
Parque Nacional Zona Marina Archipiélago Espíritu Santo	https://map.navigatormap.org/site-detail?site-id=6660	La Paz	Espíritu Santo Pailebote	24.50457	-110.3084
		La Paz	Espíritu Santo Punta Lobos	24.47542	-110.2893
		La Paz	Espíritu Santo Partida Noreste	24.56201	-110.3664
		La Paz	Espíritu Santo Islotes Norte	24.59943	-110.4012
		La Paz	Espíritu Santo Ballena	24.48235	-110.3998
		La Paz	Espíritu Santo Islotes Este	24.59890	-110.3998
		La Paz	Espíritu Santo Ballena	24.47928	-110.4095
Parque Nacional Cabo Pulmo	https://map.navigatormap.org/site-detail?site-id=6590	Cabo Pulmo	Bajo Cabo Pulmo	23.45786	-109.4055
		Cabo Pulmo	Morros Cabo Pulmo	23.46194	-109.4072
		Cabo Pulmo	Cantiles Cabo Pulmo	23.43882	-109.4108
		Cabo Pulmo	Cantil Medio	23.43431	-109.4148



ANEXOS

TABLA A2. Resultados estadísticos de los modelos ajustados para extraer la pendiente y probar la significancia de las tendencias en la densidad y biomasa de peces, divididos en especies comerciales y no comerciales.

Region	Commercial Status	Slope (Density)	CI Low (Density)	CI High (Density)	p-value (Density)	Slope (Biomass)	CI Low (Biomass)	CI High (Biomass)	p-value (Biomass)
Cabo Pulmo	Commercial	0.0151	0.0104	0.0198	8.68e-7	0.0190	0.0137	0.0242	3.84e-8
Cabo Pulmo	Non-commercial	-0.0351	-0.0502	-0.0153	3.63e-18	0.00518	-0.00744	0.0178	7.42e-4
La Paz	Commercial	-0.0142	-0.0174	-0.0110	4.46e-11	-0.0374	-0.0441	-0.0305	2.21e-13
La Paz	Non-commercial	-0.0573	-0.0650	-0.0497	1.60e-22	-0.0336	-0.0500	-0.0172	4.69e-1
Loreto	Commercial	0.0170	0.0141	0.0198	3.53e-15	0.000416	-0.00339	0.00423	8.36e-1
Loreto	Non-commercial	-0.0372	-0.0440	-0.0304	3.44e-29	-0.0318	-0.0411	-0.0225	5.60e-15



ANEXOS

Table A3. Tabla de las diez especies principales ordenadas por biomasa, reportando también la frecuencia y el tamaño promedio en cada región. Separa los datos antes y después del año 2007, cuando se implementó el Parque Nacional en Espíritu Santo.

Región	Period	Functional group	Commercial status	Species name	Frequency of sighting	Average size (cm) with standar error	Average biomass (ton/ha) with standard error
Cabo Pulmo	Before	Omnivores schooling	No commercial	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	130	26.7 ±3.33	0.317 ±0.073
		Herbivores schooling	No commercial	<i>Prionurus punctatus</i>	127	28 ±1.82	0.249 ±0.089
		Planktivorous	Commercial	<i>Paranthias colonus</i>	251	23.6 ±2.13	0.187 ±0.104
		Omnivores schooling	Commercial	<i>Lutjanus viridis</i>	55	26.2 ±1.25	0.187 ±0.084
		Herbivores schooling	No commercial	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	12	39.4 ±4.13	0.184 ±0.113
		Omnivores schooling	Commercial	<i>Anisotremus interruptus</i>	18	19.2 ±0.83	0.183 ±0.145
		Herbivores schooling	Commercial	<i>Scarus perrico</i>	6	44.2 ±3	0.124 ±0.051
		Omnivores schooling	No commercial	<i>Anisotremus taeniatus</i>	28	24.2 ±2.2	0.085 ±0.056
		General predators schooling	Commercial	<i>Mycteroperca rosacea</i>	9	44.6 ±4.93	0.08 ±0.025
		General predators schooling	Commercial	<i>Lutjanus argentiventris</i>	4	37.5 ±2.5	0.07 ±0.024
	After	General predators schooling	Commercial	<i>Caranx sexfasciatus</i>	846	49.8 ±3.91	7.344 ±1.57
		General predators solitary	Commercial	<i>Mycteroperca jordani</i>	54	109.6 ±8.07	3.122 ±0.621
		Omnivores schooling	Commercial	<i>Lutjanus inermis</i>	225	32.5 ±2.5	2.53 ±0.406
		General predators schooling	Commercial	<i>Lutjanus argentiventris</i>	5,445	32.6 ±1.31	1.907 ±0.383
		General predators solitary	Commercial	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	140	92.1 ±4.91	1.756 ±0.401
		Omnivores schooling	Commercial	<i>Anisotremus interruptus</i>	155	35 ±1.44	1.342 ±0.815
		Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon sexfasciatum</i>	354	28.1 ±1.8	1.074 ±0.392
		Omnivores schooling	No commercial	<i>Anisotremus taeniatus</i>	603	29.2 ±1.13	0.997 ±0.366
		Herbivores schooling	No commercial	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	1,733	34.9 ±0.76	0.782 ±0.157
		Omnivores schooling	No commercial	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	1,228	23.7 ±1.35	0.412 ±0.148
La Paz	Before	General predators solitary	Commercial	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	318	58.7 ±2.26	1.581 ±0.996
		Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon maculicauda</i>	2,832	24.6 ±1.1	0.681 ±0.208
		Herbivores schooling	No commercial	<i>Prionurus punctatus</i>	2,532	28.5 ±0.54	0.466 ±0.062
		Omnivores schooling	Commercial	<i>Anisotremus interruptus</i>	145	34 ±2.82	0.424 ±0.206
		Herbivores schooling	Commercial	<i>Kyphosus elegans</i>	248	33.6 ±1.83	0.421 ±0.358



ANEXOS

After	Planktivorous	No commercial	<i>Abudefduf troschellii</i>	8,172	16.5 ±0.28	0.413 ±0.052
	Omnivores schooling	No commercial	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	1,924	27 ±0.97	0.405 ±0.118
	Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	57	34.4 ±3.29	0.394 ±0.107
	Herbivores schooling	Commercial	<i>Kyphosus vaigiensis</i>	415	34.1 ±1.55	0.384 ±0.137
	General predators schooling	Commercial	<i>Lutjanus argentiventris</i>	1,404	31 ±0.64	0.338 ±0.088
	General predators schooling	Commercial	<i>Caranx sexfasciatus</i>	37	35 ±5	1.027 ±0.681
	General predators solitary	Commercial	<i>Mycteroperca jordani</i>	2	85 ±35	0.693 ±0.6
	Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon maculicauda</i>	5,976	23 ±0.56	0.598 ±0.103
	Herbivores schooling	No commercial	<i>Prionurus punctatus</i>	2,830	26.7 ±0.4	0.407 ±0.046
	Omnivores schooling	Commercial	<i>Anisotremus interruptus</i>	45	37.2 ±2.29	0.309 ±0.125
	General predators schooling	Commercial	<i>Lutjanus argentiventris</i>	1,689	32.2 ±0.57	0.306 ±0.057
	Planktivorous	No commercial	<i>Abudefduf troschellii</i>	8,977	15.2 ±0.25	0.294 ±0.035
	Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	179	19.4 ±1.81	0.278 ±0.159
	Omnivores schooling	No commercial	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	2,209	25.7 ±0.74	0.276 ±0.048
Herbivores schooling	No commercial	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	14	31.7 ±4.41	0.273 ±0.251	
Before	General predators schooling	Commercial	<i>Caranx sexfasciatus</i>	258	33.8 ±1.25	2.929 ±2.835
	Herbivores schooling	Commercial	<i>Microlepidotus inornatus</i>	6,926	30.7 ±0.67	2.432 ±1.522
	General predators schooling	Commercial	<i>Gnathanodon speciosus</i>	196	32.5 ±3.23	1.931 ±0.739
	Herbivores schooling	No commercial	<i>Prionurus punctatus</i>	4,591	29 ±0.37	0.54 ±0.044
	Planktivorous	No commercial	<i>Abudefduf troschellii</i>	47,732	16.3 ±0.14	0.531 ±0.04
	Herbivores schooling	Commercial	<i>Microlepidotus brevipinnis</i>	102	31.7 ±1.67	0.439 ±0.423
	Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon maculicauda</i>	298	24.7 ±1.58	0.361 ±0.11
	Herbivores schooling	No commercial	<i>Abudefduf declivifrons</i>	91	18.8 ±1.25	0.357 ±0.088
	Omnivores schooling	Commercial	<i>Lutjanus viridis</i>	3,798	25.8 ±0.39	0.323 ±0.046
	Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	67	27.5 ±1.44	0.306 ±0.254
	General predators solitary	Commercial	<i>Mycteroperca jordani</i>	3	111.2 ±51.25	3.293 ±3.131
	Cryptic solitary	No commercial	<i>Oxycirrhites typus</i>	61	26.2 ±16.25	1.981 ±1.979
	Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon steindachneri</i>	535	27.1 ±2.45	1.503 ±0.382

Loreto



ANEXOS

General predators schooling	Commercial	<i>Gnathanodon speciosus</i>	116	41.4 ±1.43	1.154 ±0.561
Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	1,301	21.5 ±1.43	1.024 ±0.258
Herbivores schooling	Commercial	<i>Microlepidotus inornatus</i>	3,236	27 ±0.72	0.654 ±0.187
Omnivores schooling	Commercial	<i>Haemulon maculicauda</i>	4,336	21.6 ±0.82	0.651 ±0.144
Herbivores schooling	Commercial	<i>Mugil cephalus</i>	73	41.7 ±3.33	0.593 ±0.522
Omnivores schooling	No commercial	<i>Anisotremus taeniatus</i>	210	25.8 ±3.26	0.589 ±0.241
Herbivores schooling	No commercial	<i>Prionurus punctatus</i>	6,604	26.9 ±0.33	0.543 ±0.041



ANEXOS

TABLA A4. Resultados estadísticos de las comparaciones de las tasas de crecimiento de los peces entre regiones.

Term	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
Intercept (PNCP)	11.8577	0.4381	27.069	< 2e-16
Region (PNZMAES)	2.2661	0.5255	4.313	1.92e-05
Region (PNBL)	1.8192	0.4766	3.817	0.000151



