

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



**ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE PECES DE LAS BAHÍAS DEL
PARQUE NACIONAL HUATULCO, CON ÉNFASIS EN LOS SISTEMAS DE
ARRECIFES DE CORAL**

T E S I S

**Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Biológicas y de la Salud**

P R E S E N T A

M. en B. Luis Gibran Juárez Hernández

Comité tutorial:

Dr. Margarito Tapia García

Dr. Ramón Andrés López Pérez

Dr. Luis Amado Ayala Pérez

Mayo-2014

“El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93”

El presente estudio se desarrolló en el Laboratorio de Ictiología y Ecología Costera del Departamento de Hidrobiología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa como parte del proyecto de investigación “Diagnóstico ecológico de los sistemas acuáticos de México, como base para su gestión ambiental” CBS 2011-2014 bajo la responsabilidad del Dr. Margarito Tapia García.

*Que es mi barco mi tesoro,
que es mi Dios la libertad;
mi ley, la fuerza y el viento;
mi única patria, la mar.*

Navega, velero mío,
sin temor
que ni enemigo navío,
ni tormenta, ni bonanza
tu rumbo a torcer alcanza,
ni a sujetar tu valor.

Allá muevan feroz guerra
ciegos reyes
por un palmo más de tierra,
que yo tengo aquí por mío
cuanto abarca el mar bravío
a quien nadie impuso leyes.

*Que es mi barco mi tesoro,
que es mi Dios la libertad;
mi ley, la fuerza y el viento;
mi única patria, la mar.*

Y del trueno
al son violento,
y del viento,
al rebramar,
yo me duermo
sosegado,
arrullado
por el mar.

*Que es mi barco mi tesoro,
que es mi Dios la libertad;
mi ley, la fuerza y el viento;
mi única patria, la mar.*

José de Espronceda, 1835

DEDICATORIA

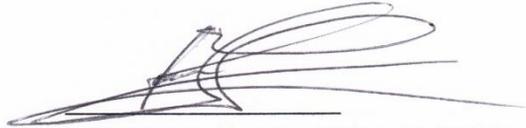
El jurado designado por las
Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud
de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco
aprobó la tesis que presenté

Luis Gibran Juárez Hernández

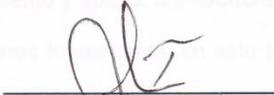
El día 13 de mayo del año 2014

Jurado:

Tutor: Dr. Margarito Tapia García



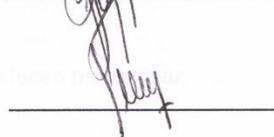
Asesor: Dr. Ramón Andrés López Pérez



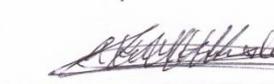
Asesor: Dr. Luis Amado Ayala Pérez



Sinodal: Dr. David Salas de León



Sinodal: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz





Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Unidad Iztapalapa

Fecha : 13/05/2014
Página : 1/1

CONSTANCIA DE PRESENTACION DE EXAMEN DE GRADO

La Universidad Autónoma Metropolitana extiende la presente CONSTANCIA DE PRESENTACION DE DISERTACIÓN PÚBLICA de DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD del alumno LUIS GIBRAN JUAREZ HERNANDEZ, matrícula 209380019, quien cumplió con los 180 créditos correspondientes a las unidades de enseñanza aprendizaje del plan de estudio, 60 créditos de TRABAJO ACEPTADO PARA SU PUBLICACION SOBRE LA MISMA TESIS y 30 créditos de PREEXAMEN DOCTORAL. Con fecha trece de mayo del 2014 presentó la DEFENSA de su DISERTACIÓN PÚBLICA cuya denominación es:

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE PECES DE LAS BAHIAS DEL PARQUE NACIONAL HUATULCO, CON ENFASIS EN LOS SISTEMAS DE ARRECIFES DE CORAL

Cabe mencionar que la aprobación tiene un valor de 90 créditos y el programa consta de 360 créditos.

El jurado del examen ha tenido a bien otorgarle la calificación de:

APROBADO

JURADO

Presidente

DR. MARGARITO TAPIA GARCIA

Secretario

DR. LUIS AMADO AYALA PEREZ

Vocal

DR. ABRAHAM KOBELKOWSKY DIAZ

Vocal

DR. RAMON ANDRES LOPEZ PEREZ

Vocal

DR. DAVID ALBERTO SALAS DE LEON

Coordinación de Sistemas Escolares

Av. San Rafael Atlixco 186. Col. Vicentina, México, D.F. C.P. 09340 Tels. 5804-4880 y 5804-4883 csera@xanum.uam.mx www.izt.uam.mx

DEDICATORIA

Mamá:

Lamentablemente la vida nos separo, tu ausencia aun es incomprendible para mí. Este logro es dedicado a ti, al gran amor que en vida me otorgaste. Como tu nombre, seguirás siendo mi luz.

“La más bella palabra en labios de una persona es la palabra madre, y la llamada más dulce: madre mía”- Khalil Gibran

Lupita:

Amor, gracias por toda la paciencia, entendimiento y apoyo. Me escuchaste y me tendiste la mano cuando me rompí en mil pedazos, eres fundamental en este logro. Gracias por caminar junto a mí. Te amo Gualu!!!!.

Papá:

Sigues vivo en mí día a día. Tus consejos conducen mi caminar.

Tía María:

Ha sido un gran apoyo en los momentos más dolorosos de mi vida. Gracias por demostrarme el verdadero significado de la palabra familia.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Margarito Tapia García por su profesionalismo, amistad, confianza, apoyo, supervisión, asesoría y soporte financiero durante el desarrollo de mis actividades. Le agradezco su paciencia, su don de guía y enseñanzas que me ha proporcionado en el transcurso de mi licenciatura, maestría y doctorado. Usted es un pilar fundamental en mis logros.

Al Dr. Ramón Andrés López Pérez por su profesionalismo, disposición, comprensión y apoyo mostrado. Sus continuos comentarios y sugerencias fueron fundamentales en el presente trabajo.

Al Dr. Luis Amado Ayala Pérez por su disposición, profesionalismo y apoyo. Sus sugerencias y observaciones fueron de gran relevancia en el presente trabajo.

Al Dr. David Salas de León y Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz por su profesionalismo, compromiso y disposición para la revisión de la tesis. Sus comentarios y sugerencias enriquecieron significativamente mi tesis.

Al Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, por haberme permitido realizar mis estudios de posgrado. Especialmente agradezco a la Doctora María de Jesús Ferrara Guerrero, coordinadora del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud por su profesionalismo, gestión y apoyo para la realización de mi examen de grado.

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

Mis más grande agradecimiento a la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa por brindarme la oportunidad de desarrollarme académicamente y laboralmente.

A mis amigos y compañeros de laboratorio David Herrera, Martín, David, Samuel y William por su apoyo en las salidas a campo y por haber generado infinidad de sonrisas.

A Gerardo Parra por su amistad. Hace muchos años la música nos unió y nuestra amistad ha prosperado a través de estos. Hermano, te agradezco por el apoyo y solidaridad brindado.

A mis amigos Rigo, Marina, Nancy, Eugenio, Marisol, Gil, Julieta y Ripio. Les agradezco su hospitalidad y cordialidad en mis visitas a Huatulco.

A las autoridades del Parque Nacional “Bahías de Huatulco”, a través de su directora Denhí Salinas Ordaz por el apoyo y disposición en el desarrollo de los muestreos.



RESUMEN

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE PECES DE LAS BAHÍAS DEL PARQUE NACIONAL HUATULCO, CON ÉNFASIS EN LOS SISTEMAS DE ARRECIFES DE CORAL.

Se determinó la composición y estructura de las comunidades ícticas de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México, y su relación con los atributos del hábitat (rugosidad, diversidad de sustrato, tipo y proporción de sustrato, profundidad). La caracterización de la ictiofauna se realizó con la técnica de censos visuales mediante transecto de una longitud de diez metros. Seis salidas de campo fueron efectuadas entre enero del 2009 y diciembre del 2010, realizando un total de 351 transectos. Se identificaron 88 especies pertenecientes a 66 géneros y 37 familias. La comunidad íctica de Bahías de Huatulco presenta una mayor afinidad con las comunidades ícticas de Panamá y Costa Rica. Pomacentridae, Labridae y Carangidae fueron las familias mejor representadas. Las especies que presentaron la mayor abundancia y frecuencia de ocurrencia espacio-temporal fueron *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes acapulcoensis* y *Microspathodon dorsalis*, por lo que fueron consideradas como dominantes. La composición, número de especies, abundancia, riqueza y diversidad presentan diferencias espacio-temporales. Espacialmente, los valores máximos de estos parámetros comunitarios fueron característicos de Maguey, Órgano, La Entrega y Violín. Temporalmente, estas diferencias corresponden con las condiciones oceanográficas de las épocas climáticas prevalecientes en la región (sequía y lluvias). La mayor abundancia es característica de la época de sequía, resultado del incremento en la representación numérica de especies residentes (*T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *Chromis atrilobata*, *Prionurus punctatus*, *M. dorsalis* y *Abudefduf troschelii*) así como la incidencia de especies cíclicas (*Harengula thrissina* y *Selar crumenophthalmus*), mientras que el mayor número de especies así como la mayor riqueza y diversidad se presentan en la época de lluvias. Al interior de cada localidad, la composición y parámetros comunitarios presentan diferencias, relacionándose con el tipo de sustrato. Los ambientes integrados por más de un sustrato fueron los que presentaron el mayor número de especies, riqueza, abundancia y diversidad. Los valores mínimos de estos, fueron característicos de los sustratos arenosos. La rugosidad y diversidad del sustrato fueron los atributos del hábitat que mostraron una mayor influencia en la composición, abundancia, número de especies, riqueza, abundancia y diversidad íctica. Cambios en el uso de suelo determinaron eventos de disturbio en las comunidades coralinas de Maguey y Violín, influenciando cambios significativos en la comunidad íctica de Maguey.

Palabras clave: Oaxaca, Bahías de Huatulco, composición íctica, Maguey, *Thalassoma lucasanum*, *Selar crumenophthalmus*, diversidad del sustrato, rugosidad, disturbio.

ABSTRACT

STRUCTURE OF FISH COMMUNITIES IN THE BAYS OF HUATULCO NATIONAL PARK, WITH WITH EMPHASIS IN CORAL REEF SYSTEMS

The composition and structure were determined of the fish communities in the Bays of Huatulco in Oaxaca, Mexico and their relationship with habitat characteristics (roughness, substratum diversity, type and proportion of substratum, depth). The ichthyofauna was characterized using visual census and longitudinal transects of 10 meters. Six field surveys were performed between January 2009 and December 2010, with a total of 351 transects. Eighty-eight species were identified, belonging to 66 genres and 37 families. The fish community in the Bays of Huatulco were more similar to those in Panama and Costa Rica. The Pomacentridae, Labridae and Carangidae families were most greatly represented. The species with the most abundance and spatial-temporal frequency of occurrence were *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes acapulcoensis* and *Microspathodon dorsalis*, which were therefore considered dominant. Spatial-temporal differences existed in the composition, number of species, abundance, richness and diversity. Spatially, the highest values for these community parameters were found in Maguey, Órgano, La Entrega and Violín. Temporally, differences were related to the oceanographic conditions corresponding to the climatic periods prevalent in the region (dry and rainy seasons). Greater abundance was characteristic of the dry period, resulting in an increase in the numerical representation of resident species (*T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *Chromis atrilobata*, *Prionurus punctatus*, *M. dorsalis* and *Abudefduf troschelii*) as well as the incidence of cyclical species (*Harengula thrissina* and *Selar crumenophthalmus*). Meanwhile, the largest number of species and greatest richness and diversity occurred during the rainy season. The community composition and parameters presented differences within each locality, which were related to the type of substratum. The environment consisting of more than one substratum had a greater number of species and more richness, abundance and diversity. The lowest values for these characteristics corresponded to sandy substratum. The roughness and diversity of the substratum were the habitat attributes with the greatest influence on fish composition, abundance, number of species, richness and diversity. Changes in land use caused disturbances in the coral communities in Maguey and Violín, resulting in significant changes in the fish community in Maguey.

Key Words: Oaxaca, Bays of Huatulco, fish composition, Maguey, *Thalassoma lucasanum*, *Selar crumenophthalmus*, diversity of substratum, roughness, disturbance.

ÍNDICE

DEDICATORIA	
AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN.....	i
ABSTRACT.....	ii
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	7
JUSTIFICACIÓN.....	14
HIPÓTESIS.....	17
OBJETIVO GENERAL.....	17
Objetivos específicos.....	18
MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
Área de estudio.....	18
Actividades de campo.....	22
Actividades de laboratorio.....	23
RESULTADOS.....	28
Caracterización espacio-temporal por localidad.....	28
San Agustín.....	28
Riscalillo.....	36
Chachacual.....	44
Cacaluta.....	52
Maguey.....	60
Órgano.....	69
Violín.....	77
La Entrega.....	85
Caracterización de la comunidad íctica de las Bahías de Huatulco.....	93
Composición taxonómica.....	93
DISCUSIÓN.....	105
Composición íctica.....	105
Familias y especies dominantes.....	119
Variación de los parámetros comunitarios entre localidades.....	127
Distribución temporal de los parámetros comunitarios.....	144
Distribución espacial de los parámetros comunitarios y su relación con los atributos del hábitat.....	155
Efecto de la mortalidad coralina en la comunidad íctica de Maguey y Violín.....	172
CONCLUSIONES.....	189
LITERATURA CITADA.....	191

Anexo 1.....	235
Juárez-Hernández, L. G., Tapia-García, M. y B. Luna-Monsivais. 2013. Estructura de las comunidades de peces de las bahías Maguey y Cacaluta, Huatulco, Oaxaca. Rev. Mex. Biodiv. 84 (4):1243-1257.	

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos poseen una extensión de alrededor de 600,000 km², lo que representa el 0.17% de los océanos del mundo (Sorokin, 1995; Chiappone, 2001). Se encuentran distribuidos en regiones tropicales y subtropicales de bajas latitudes (30° N y 30° S), y han sido considerados como los de mayor relevancia en el ámbito mundial debido a su gran importancia biológica, ecológica y económica.

Con relación a su importancia económica, estos ecosistemas generan al año más de 30 billones de dólares en beneficios netos como bienes y servicios para las economías mundiales, incluyendo turismo, pesquerías y protección de la costa (Cesar *et al.*, 2003), además de que por lo menos más de 10 millones de personas tienen una dependencia cultural o económica de sus recursos (Bryant *et al.*, 1998; Cesar, 2000; Whittingham *et al.*, 2003). Debido a esta situación existe una gran presión sobre estos sistemas lo cual ha generado una preocupación a nivel mundial sobre su integridad determinada por las demandas directas e indirectas y por impactos humanos y naturales que recaen sobre sus recursos y servicios.

Los arrecifes coralinos, poseen características estructurales y biológicas que los hacen únicos como hábitats marinos. Albergan una gran diversidad, estimaciones recientes indican que alrededor de 600,000 a nueve millones de especies habitan en estos ecosistemas (Reaka-Kudla, 1997; Small *et al.*, 1998; Plaisance *et al.*, 2011), concentrándose la mayor diversidad en el Indo-Pacífico central (Huges *et al.*, 2002). Particularmente destaca el grupo

de los peces como uno de los más diversos (6,000 a 8,000 especies) y conspicuos en estos ecosistemas (McAllister, 1998; Sale, 2002; Moberg y Ronnback, 2003; Mumby *et al.*, 2004).

Los peces que habitan en los arrecifes coralinos se les conoce como peces arrecifales, este término se refiere a aquellos taxones que son característicos de los arrecifes coralinos (Bellwood y Wainwright, 2002). Poseen características estructurales y morfológicas particulares como compresión lateral y cuerpos profundos, desarrollo de una vejiga natatoria fisoclista que ajusta la flotabilidad, modificación de las mandíbulas, migración de las aletas pélvicas a la posición torácica, así como el desarrollo de las aletas pectorales para la locomoción y orientación (Choat y Bellwood, 1991). Las familias mejor representadas a nivel mundial incluyen Acanthuridae, Apogonidae, Blenniidae, Carangidae, Chaetodontidae, Holocentridae, Labridae, Mullidae, Pomacentridae y Scaridae.

Estos peces forman una parte integral de estos ecosistemas, ya que conforman el mayor conducto de movimiento de energía y materiales, y poseen la capacidad de modificar la estructura comunitaria bentónica (Bellwood y Wainwright, 2002). Dentro de los grupos tróficos, resaltan los planctófagos diurnos así como los herbívoros (territoriales y no territoriales), quienes desempeñan un papel determinante en la trofodinámica del ecosistema arrecifal. Los planctófagos diurnos son el mayor eslabón trófico entre los arrecifes coralinos y las comunidades de mar abierto (Davis y Birdsong, 1973), mientras que los peces herbívoros son considerados como reguladores de la estructura comunitaria algal y de la productividad en arrecifes coralinos tropicales (Odgen y Lobel, 1978; Montgomery, 1980a).

Los factores que regulan la comunidad íctica arrecifal, así como el mantenimiento de la alta diversidad han sido explicadas por cuatro teorías principales. El modelo de competencia (Smith y Tyler, 1972; Smith, 1978), hipótesis de lotería (Sale, 1977; Sale, 1978; Sale, 1991b; Sale y Dybdahl, 1975), modelo de limitación por reclutamiento (Doherty, 1981) y el modelo de depredación (Hixon, 1991; Hixon y Beets, 1993). En este sentido, la estructura y complejidad del hábitat arrecifal puede regular el funcionamiento de los procesos de reclutamiento, competencia y depredación (Murdoch y Oaten, 1975; Holt, 1987; Hixon y Menge 1991; Almany, 2004). La complejidad estructural característica de estos hábitats proporciona numerosos microhábitats, refugios y recursos (Bell *et al.*, 1991; Sebens, 1991, Friendlander y Parrish, 1998; Bellwood y Wainwright, 2002), que influyen en la estructuración de las comunidades de peces (Munday, 2002). Esta complejidad está integrada por varios factores, destacando la cobertura de coral vivo, diversidad de especies coralinas, diversidad del sustrato y rugosidad. Varios estudios han demostrado la influencia de la cobertura coralina en la determinación de la riqueza de especies y diversidad (Bell y Galzin, 1984; Sano *et al.*, 1987; Beukers y Jones, 1997; Lewis, 1997a; Lirman, 1999; Garpe y Öhman, 2003), esta relación se debe a que los corales vivos forman un marco complejo de microhábitats, tanto horizontal como verticalmente, dotando de abundantes refugios para peces residentes (Munday, 2000; Nanami *et al.*, 2005), reduce la competencia por el gran número de recursos discretos (alimento y microhábitats) que proporciona (Levin *et al.*, 2000; Nanami y Nishihira, 2001), y disminuye las tasas de depredación (Hixon y Menge, 1991; Hixon y Beets, 1993; Almany, 2004).

Particularmente, durante las tres últimas décadas se han observado diversas áreas con extensa mortalidad de corales pétreos, tanto en áreas cercanas a desarrollos humanos, como en arrecifes remotos y aislados. Se estima que una tercera parte de las especies de coral que construyen arrecifes están en peligro de extinción (Plaisance *et al.*, 2011). Las causas principales de esta mortalidad y deterioro se pueden clasificar en dos categorías, naturales y antropogénicas. Las causas naturales se consideran factores como mareas bajas, ciclones, huracanes, tsunamis e incremento de la temperatura oceánica la cual tiene como efecto el blanqueamiento (Hughes *et al.*, 2003). Los efectos antropogénicos se han considerado como las causas más importantes de la mortalidad y degradación de los arrecifes (Garzón-Ferreira *et al.*, 2005), estos incluyen la explotación no controlada de recursos pesqueros, descarga de aguas negras, desarrollo costero, anclaje de embarcaciones y daño generado por el turismo (buceo libre y autónomo principalmente).

La degradación constante y creciente sobre los arrecifes coralinos se ha manifestado en una pérdida de la biodiversidad (Hawkins *et al.*, 1999; Jameson *et al.*, 1999; Ostrander *et al.*, 2000; Tratalos, 2001), la cual ha tenido una amplia repercusión sobre los peces que habitan y dependen de estos sistemas. En el contexto mundial se ha considerado que alrededor del 31% de las especies de peces se encuentran en peligro de extinción y el 24% se encuentran ubicadas dentro de alguna categoría de amenaza (Hixon, 2009).

La pérdida en la diversidad corresponde a la fuerte relación que presentan estos peces con la integridad y características conspicuas del arrecife coralino, específicamente de la cobertura de coral vivo y complejidad topográfica (Jennings *et al.*, 1996; Öhman *et al.*, 1998; Syms y Jones, 2000; Garpe y Öhman, 2003), y por su alta susceptibilidad a cambios derivados de alteraciones (Booth y Beretta, 2002; Jones *et al.*, 2004; Bellwood *et al.*, 2006a;

Graham *et al.*, 2006). Se ha demostrado que las pérdidas en la cobertura de coral vivo invariablemente conducen a la disminución de la abundancia y diversidad (Kokita y Nakazono, 2001; Halford *et al.*, 2004; Jones *et al.*, 2004; Garpe *et al.*, 2006; Graham *et al.*, 2006), afectando los procesos de colonización y reclutamiento (Booth y Beretta, 2002), reducción de la actividad reproductiva y condición fisiológica (Pratchett *et al.*, 2004), así como en la estructura trófica (Lewis, 1998). Wilson *et al.* (2006), menciona que una pérdida de cobertura coralina del 10% causada por tres años de disturbios conduce a una disminución del 62% en la abundancia de las especies de peces. Experimentalmente, Sano *et al.* (1987) convirtió arrecifes coralinos saludables, diversos y topográficamente complejos en planicies planas y homogéneas de escombros coralinos con lo cual el 76% de los peces desaparecieron, mientras que las especies restantes mostraron descensos significativos en su abundancia.

A esta presión y degradación no escapan los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano, los cuáles son pequeños en comparación con los arrecifes del Caribe y del Indo-Pacífico debido a que no sobrepasan unas decenas de hectáreas, presentan una distribución aislada en formas de parches, poseen una baja diversidad de especies de coral, y son afectados por aguas menos claras, con bajas temperaturas y ricas en nutrientes en áreas de afloramiento, así como una estrecha plataforma continental (Guzmán y Cortés, 1993; Calderón-Aguilera *et al.*, 2009). En este orden, Calderón-Aguilera *et al.* (2009) indican que estos sistemas deben de considerarse como comunidades coralinas y no arrecifes coralinos. Las principales formaciones coralinas se ubican en las Islas Revillagigedo, Bahía Banderas, Cabo Pulmo y Bahías de Huatulco (Calderón-Aguilera *et al.*, 2009). Destacan las comunidades coralinas de Bahías de Huatulco, cuales han sido considerados como de los sistemas más diversos en el Pacífico mexicano, donde la diversidad de especies coralinas no se comporta de manera

homogénea a lo largo de las bahías, sino que varía entre una y 10 especies (López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004). Estas comunidades poseen placas arrecifales de diversas dimensiones y altas coberturas coralinas (Glynn y Wellington, 1983; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998), presentando 16 especies de coral (Glynn y Leyte-Morales, 1997; Leyte-Morales, 1997; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Tapia-García *et al.* 2007c).

Las comunidades coralinas de esta región han sufrido diversas alteraciones por factores naturales y antropogénicos. Se ha observado mortalidad en las colonias coralinas causada por efecto de huracanes (Lirman *et al.*, 2001), así como blanqueamiento y mortalidad por cambios en la temperatura (Glynn y Leyte-Morales, 1997; López-Pérez *et al.*, 2002). En este sentido, estas comunidades han sido consideradas como las de mayor sensibilidad en el Pacífico mexicano por el cambio climático (Hernández-Fonseca, 2010). En los últimos años ha existido un incremento en la urbanización, desarrollo de infraestructura turística y por ende del turismo, lo que se ha manifestado en problemas de calidad ambiental y contaminación (Magaña-Melgoza y Vega-González, 1991; Luna-Vargas, 1993), así como una creciente degradación (López-Pérez *et al.*, 2002; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004) y daño considerable sobre las comunidades coralinas (CONANP, 2003; Gally-Fonseca, 2010), lo que amenaza la integridad y biodiversidad de estas bahías.

Respecto a la biodiversidad presente en estas bahías, destaca la carencia de información de la comunidad íctica en ciertas localidades (El Órgano). Tapia-García *et al.* (2006) así como López-Pérez *et al.* (2010) concluyen que la comunidad íctica de la zona está compuesta por más de 100 especies, manifestando su relevancia frente a otras regiones del Pacífico mexicano. Entre localidades, se ha mencionado una amplia variabilidad en la composición,

abundancia, número de especies y diversidad (López-Pérez *et al.*, 2010; López-Pérez *et al.*, 2012; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), destacando San Agustín, Cacaluta, Maguey y La Entrega como las de mayor riqueza íctica (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez *et al.* 2007; Juárez-Hernández, 2008; López-Pérez *et al.*, 2010; López-Pérez *et al.*, 2012). Temporalmente, se reconoce un patrón de alternancia de la abundancia y diversidad, denotando que la mayor abundancia es característica de la época de sequía, mientras que la mayor riqueza de especies y diversidad son características de la época de lluvias. López-Pérez *et al.* (2012) concluyen que la variabilidad en la composición y estructura, se relaciona con cambios en las variables oceanográficas imperantes en la zona de estudio.

Ante este panorama, surgen las siguientes preguntas: ¿De cuantas especies estará conformada la ictiofauna de las Bahías de Huatulco?, ¿Cuál será el grado de similitud de las comunidades de peces de las diferentes bahías?, y finalmente ¿Cuál de los atributos del hábitat propios de cada bahía (cobertura coralina, rugosidad, diversidad de sustratos, profundidad) tendrá influencia en la determinación del número de especies, abundancia y diversidad de las comunidades ícticas?

ANTECEDENTES

Diversos estudios han abordado los procesos de estructuración de las comunidades de peces coralinos, destacando los realizados por Smith y Tyler (1972), quienes proponen el modelo de competencia, el cual indica que la alta diversidad de peces es resultado de

fuerter interacciones competitivas, las cuales determinan altos niveles de especialización, resultando en nichos ecológicos más estrechos. Sale (1977; 1978) propone el modelo de lotería arrecifal, este modelo sugiere que la alta diversidad y patrones de estructuración de las comunidades de peces son determinados por factores estocásticos debido a que la oportunidad de las larvas de colonizar un hábitat disponible es impredecible. Doherty (1981) indica que los patrones de abundancia en los adultos están determinados por la alta mortalidad de huevos y larvas en el preestablecimiento, por lo cual las poblaciones adultas nunca alcanzarán niveles en los cuales los recursos sean severamente limitados, a esta hipótesis se le denomina de limitación por reclutamiento. Hixon (1991) establece la hipótesis de la depredación, la cual indica que la depredación actúa como un agente modelador de las comunidades de peces, ya que esta opera en nuevos reclutas, juveniles y adultos, aunado a la mortalidad del postestablecimiento, determinando el tamaño de las poblaciones.

Los arrecifes coralinos son hábitats estructuralmente complejos, ante este hecho se ha observado que la estructura de la comunidad de peces varía en pequeñas áreas dentro del mismo arrecife. Esta variabilidad ha sido atribuida a diversos elementos que integran esa alta complejidad, destacando la rugosidad y/o complejidad topográfica, cobertura coralina, diversidad de especies coralinas, diversidad biótica y abiótica del sustrato, profundidad e hidrodinámica. Estos atributos pueden actuar de manera individual o de manera conjunta. De forma individual, la rugosidad ha sido un atributo ampliamente estudiado, destacando los trabajos de Risk (1972) el cual introduce el término complejidad topográfica que refleja la heterogeneidad espacial del hábitat. Evalúa la relación de esta y la diversidad biológica del sustrato, encontrando una relación directa de la primera con la diversidad de la comunidad de peces. Luckhurst y Luckhurst (1978) introducen el término rugosidad el cual es análogo a

la complejidad topográfica, encontrando una relación directa entre la rugosidad y riqueza de especies, finalmente destacan la nula correlación entre la cobertura coralina y el número de especies de peces. Gladfelter *et al.* (1980) destacan que la diversidad de especies de peces se relaciona positivamente con la complejidad topográfica en localidades del Atlántico y Pacífico. En cuanto a la cobertura coralina destacan los trabajos de Bell y Galzin (1984) y Garpe y Öhman (2003) quienes cuantifican una relación directa y positiva de este atributo en la determinación del número de especies y abundancia. Así mismo, detectan variaciones del ensamblaje de peces con relación a la proporción de la cobertura coralina. En este mismo contexto Beukers y Jones (1997), indican la importancia de este atributo en la determinación de la complejidad del hábitat y tasas de mortalidad de un pomacéntrido (*Pomacentrus moluccensis*). Detectan que la menor tasa de mortalidad se registró en sitios donde la complejidad del hábitat era mayor y que esta estaba directamente relacionada con una mayor cobertura coralina. De manera similar Lirman (1999), aborda la relación de la diversidad, abundancia y distribución de la comunidad de peces con relación a la cobertura coralina, complejidad topográfica y diversidad del sustrato; indica que la complejidad topográfica determinada por la alta cobertura coralina fue el principal factor que determinó la diversidad, abundancia y distribución de los peces. Sin embargo, así como Öhman y Rajasuriya (1998) destacan que la cobertura de coral puede ser un factor significativo en la dinámica poblacional de ciertas familias (Chaetontidae y Pomacentridae). Lewis (1997b), evaluó el efecto en la ictiofauna de la reducción de cobertura coralina y complejidad del hábitat en parches coralinos. La reducción en estos atributos resulta en la disminución de la riqueza de especies y abundancia, teniendo un mayor efecto en las familias Chaetodontidae, Pomacentridae, Apogonidae y Scaridae.

De manera conjunta estos atributos han mostrado su influencia en la estructuración de las comunidades de peces. Destacan el trabajo de Friedlander y Parrish (1998) quienes indican que existe una mayor diversidad en zonas de mayor complejidad, la cual es determinada por el número de agujeros, rugosidad y profundidad. Roberts y Ormond (1987), analizaron la influencia del área superficial, diversidad biológica del sustrato, número de agujeros y cobertura coralina en la riqueza de especies y abundancia de la comunidad de peces, encontrando una alta correlación de la diversidad biológica del sustrato con la riqueza y abundancia. Garpe y Öhman (2003) enfatizan las diferencias en cuanto a composición íctica en diversos arrecifes, mismos que fueron determinadas por variaciones de profundidad, hidrodinámica y cobertura coralina. Gratwicke y Speight (2005a) mencionan que los determinantes más importantes de la riqueza de especies son la rugosidad y variedad de formas de crecimiento de las especies coralinas, mientras que para la abundancia fue el peso del arrecife. Finalmente Brokovich *et al.* (2006) indican una notable variación espacial del ensamblaje de peces, la cual fue determinada por la combinación de atributos del hábitat de los que destacan la profundidad, distancia de la costa, relieve vertical y complejidad topográfica.

Para las comunidades coralinas de Bahías de Huatulco, los antecedentes disponibles indican una gran importancia a nivel regional, determinada por la riqueza de especies coralinas. En este orden destacan los trabajos de Reyes-Bonilla y López-Pérez (1998) quienes mencionan que las comunidades coralinas de la costa de Oaxaca son un sitio atípico dentro del Pacífico mexicano debido a la alta diversidad de especies coralinas. De manera similar López-Pérez y Hernández-Ballesteros (2004) indican que el área puede ser considerada como una de las más diversas e importantes por sus altas coberturas coralinas en el Pacífico mexicano. Destacan que a pesar de la proximidad entre las localidades, estas presentan estructuras

significativamente distintas entre sí, ya que la diversidad por localidad es altamente heterogénea, la cual es determinada por la alta variabilidad en el número de especie por localidad. Con relación a estas diferencias entre localidades, Lirman *et al.* (2001) reportan los daños causados al sistema arrecifal por tres huracanes consecutivos en 1997. De manera general mencionan que las especies más abundantes en el área son *Pocillopora verrucosa*, *P. capitata* y *P. damicornis*, siendo este género el que presenta una mayor susceptibilidad al daño causado por tormentas y huracanes. El análisis realizado de la cobertura coralina posterior al paso de los huracanes mostró irregularidades en la distribución espacial y severidad. Destacan que las bahías de Riscalillo, Chachacual, Cacaluta, Maguey, Órgano y La Entrega presentaron pérdidas significativas en la cobertura coralina, mientras que en las localidades Dos Hermanas, San Agustín y La Montosa otras estas pérdidas no fueron significativas. López-Pérez *et al.* (2002) documentaron el cambio en la dominancia en la comunidad coralina de Chachacual. Detectan una mortalidad del 95% de la cobertura coralina, presentando una mayor incidencia sobre la zona somera. Destacan que esta mortalidad no fue selectiva en cuanto a especie y tamaño. Posterior a la mortalidad coralina, se presentó una sucesión de algas verdes filamentosas y finalmente algas coralinas. Estos cambios en la cobertura coralina y algal son características en el área, sin embargo los detectados en esta localidad fueron dramáticos en comparación a otras localidades (San Agustín e Isla Cacaluta), lo cual indica que estas modificaciones o cambios actúan de manera local. En Cacaluta, López-Pérez *et al.* (2008) identifican que la comunidad coralina está compuesta por siete especies, siendo *Pocillopora damicornis*, *P. verrucosa* y *P. capitata* las que presentan una mayor cobertura. Respecto al análisis de tasas de sedimentación encuentran un mayor aporte a la comunidad coralina en época de lluvias, lo cual es determinado por la escorrentía regional característica de esta época. De manera similar, Granja-Fernández y López-Pérez (2008) realizan un análisis de las tasas de sedimentación,

destacan que temporalmente las mayores tasas de sedimentación se presenta durante la época de lluvias, así mismo, detectaron que por localidad existe una amplia variabilidad señalando que las mayores tasas de sedimentación se registraron en las islas de Cacaluta y Montosa. En los últimos años, la zona ha sido sujeta a una creciente presión determinada por la urbanización, desarrollo de la infraestructura turística y actividades turísticas lo cual ya se ha reflejado en problemas de contaminación, sin embargo los estudios de cuantificación del deterioro e identificación de los agentes causales sobre las comunidades coralinas son escasos. Fonseca-Gally (2010) evaluó el grado de deterioro sobre la comunidad coralina en San Agustín, detectando un incremento en la cobertura de coral muerto, así como que el mayor grado de deterioro se presenta en la zona somera, el cual es atribuido principalmente a actividades turísticas. Finalmente, Alejandre-Samaniego (2010) cuantificó el deterioro de la comunidad coralina en Riscalillo e indica un alto deterioro de la placa coralina así como un incremento en la cobertura algal en tan sólo tres meses, sin embargo la identificación de los agentes causales del deterioro permanecen inconclusas.

Respecto a la ictiofauna, la información referente a la cuantificación de la riqueza de especies del conjunto de bahías es escasa, contando únicamente con los trabajos de Tapia-García y Juárez-Hernández (2006), López-Pérez *et al.* (2010), López-Pérez *et al.* (2012), destacando que localidades como El Órgano no cuentan con información referente a su composición y estructura. Estos trabajos indican que la ictiofauna está compuesta por más de 100 especies, condición que manifiesta su relevancia respecto a otras zonas del Pacífico mexicano. Con relación a la riqueza de especies por localidad se ha observado una amplia variabilidad, siendo las localidades de Cacaluta (López-Pérez *et al.*, 2008, 2010), San Agustín (Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; López-Pérez *et al.*, 2010), La Entrega (Ramos-Santiago, 2004; López-Pérez *et al.*, 2008) y Maguey (Juárez-Hernández, 2008) las que

poseen un mayor número de especies. López-Pérez *et al.* (2012) destacan amplias variaciones en la riqueza, abundancia y diversidad íctica entre localidades, similar a lo reportado por Juárez-Hernández *et al.* (2013) quienes destacan diferencias entre localidades respecto a su composición y estructura. El conjunto de estudios realizados en estas bahías coincide en diversos puntos, siendo los de mayor relevancia la constante dominancia de *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *C. atrilobata*. La detección del patrón característico de alternancia de la abundancia y diversidad respecto a la época climática, indicando que la mayor abundancia se presenta al final de la época de sequía, mientras que la mayor riqueza de especies y diversidad es característica de la época de lluvias, así como la influencia de la surgencia proveniente del Golfo de Tehuantepec en la dinámica de las comunidades de peces y la asociación de *S. crumenophthalmus* y *H. thrissina* a las condiciones impuestas por este evento. Finalmente, mencionan la variación espacial del ensamblaje de peces respecto a los diferentes tipos de sustrato. Respecto a esta variabilidad espacial, un número escaso de trabajos han cuantificado la influencia de las características del hábitat en la estructuración de las comunidades ícticas. En este orden, Juárez-Hernández (2008) identificó que la mayor abundancia fue característica de los ambientes con una mayor acción del oleaje y profundidad mientras que la mayor riqueza de especies y diversidad se presenta en los ambientes con una mayor cobertura coralina. Por el contrario, Ramírez-Gutiérrez (2010) encuentra una relación negativa entre la riqueza de especies y diversidad con la cobertura coralina, la cual está determinada por la nula complejidad topográfica existente en el parche coralino analizado. Ambos estudios coinciden en un continuo deterioro sobre las comunidades coralinas causado principalmente por las actividades turísticas así como el posible efecto negativo en las comunidades de peces. Finalmente, López-Pérez *et al.* (2012) sugieren que la mayor abundancia es característica de

localidades con una mayor representación del sustrato rocoso, mientras que la mayor diversidad se presenta en localidades con una mayor proporción de escombros coralinos.

JUSTIFICACIÓN

Las Bahías de Huatulco han tenido un crecimiento socioeconómico acelerado a partir de que el Fondo Nacional de Turismo describió su potencial turístico a través de un estudio integral de la región (FONATUR, 1985). En esta región se desarrollan importantes actividades económicas que incluyen la explotación de recursos naturales y un desarrollo turístico de gran importancia en el ámbito nacional, lo que puede traer consigo un deterioro de los ecosistemas debido a la intensidad del uso turístico y a la capacidad de resiliencia del sistema. En 1998, parte de las bahías de Huatulco fueron decretadas como Parque Nacional por el gobierno Mexicano, considerando como importantes los bancos arrecifales presentes en las bahías de Cacaluta, Chachacual, Riscalillo y San Agustín, donde se permite la realización de actividades relacionadas con la preservación de los ecosistemas acuáticos, investigación, recreación, turismo y aprovechamiento de los recursos naturales conforme a lo determinado en el programa de manejo (CONANP, 2003). Sin embargo, es importante señalar que solo algunas bahías conforman la poligonal del Parque Nacional, dentro de las cuales no fue considerada La Entrega a pesar de poseer uno de los arrecifes más grandes de la región y tener un alto valor como atractivo turístico. Posiblemente este sea uno de los arrecifes más dañados del complejo turístico debido a su relativa facilidad de acceso, ya que cuenta con una infraestructura turística bien desarrollada en comparación con otras localidades, además de una nula cultura ecológica por parte de los prestadores de servicios turísticos y turismo para proteger y conservar los sistemas arrecifales en la región. A esta

problemática no escapan las bahías incluidas dentro del parque, particularmente destacan las bahías San Agustín y Maguey, en las cuales se ha cuantificado y observado un deterioro creciente en la comunidad coralina (Fonseca-Gally, 2010) e íctica (Juárez-Hernández, 2008; Ramírez Gutiérrez, 2010) determinado principalmente por actividades turísticas.

Las áreas marinas protegidas (AMP) son establecidas con el principal objetivo de conservación o preservación, pero su designación multiusos a menudo incorpora componentes recreacionales y turísticos. A través de este uso se beneficia la economía local y regional, la participación recreacional y turística; sin embargo, la interacción de estos componentes supone diversas y serias amenazas para los recursos marinos, especialmente a ecosistemas frágiles como los arrecifes coralinos.

Actualmente existe un incremento en la preocupación que estas actividades tienen en los sistemas coralinos. Estas incluyen impactos próximos, tales como daño sobre el coral (abrasión y fragmentación), o bien impactos indirectos como resuspensión de sedimentos (Hawkins y Rogers, 1992). También los impactos de los buzos pueden ser acumulativos, no solo afectando la cobertura de coral sino también la estructura y diversidad de especies de estos ecosistemas (Rogers *et al.*, 1993).

El Parque Nacional Huatulco (PNH) tiene una diversidad animal y vegetal alta, en donde se encuentra representada el 21.1% de la diversidad a nivel nacional. El PNH posee una extensión de 11,890 ha de las cuales 6,734 son terrestres y 5,156 marinas (CONANP, 2003), lo que hace del parque un área de conservación de especies muy importante. Este parque encuentra en una región zoogeográfica relevante, ya que representa el límite norte para

muchas especies de origen neotropical y el límite sur para aquellas de origen neártico, además de presentar especies endémicas, lo que hace del lugar una de las zonas con mayor riqueza faunística del país (CODE, 2000).

Debido a la proyección que se le ha dado al PNH, el número de turistas, internacionales y nacionales que visita a las Bahías de Huatulco ha aumentado considerablemente año con año, repercutiendo desfavorablemente en la calidad ambiental de la región debido a la sobreexplotación de los recursos y contaminación (Magaña-Melgoza y Vega-González, 1991; Luna-Vargas, 1993), lo que se ha manifestado en daño en las comunidades coralinas (López-Pérez *et al.*, 2002; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004; Fonseca-Gally, 2010) y por lo tanto en la ictiofauna (Juárez-Hernández, 2008; Ramírez-Gutiérrez, 2010).

Ante esta situación, este estudio pretende generar información actual sobre la riqueza, composición y la variación espacio-temporal de las comunidades de peces de las Bahías de Huatulco. Zapata y Robertson (2006) indican que esta información es de vital importancia ya que cumple con dos objetivos, el primero de ellos es proporcionar fundamentos sólidos para el entendimiento de las fuerzas ecológicas y evolutivas que determinan su estructuración, dinámica y persistencia. El segundo objetivo es que la integración de esta información sea útil para el desarrollo de políticas efectivas de manejo, gestión y conservación.

HIPÓTESIS

La ictiofauna de Bahías de Huatulco presentará variaciones espacio-temporales. Espacialmente, las características de cada localidad (tamaño, área coralina, comunidad coralina), así como por ambiente (proporción de los diferentes sustratos, rugosidad, profundidad) influirán en la composición y estructura íctica. Las localidades con una mayor área coralina y los ambientes con una mayor representación del sustrato coralino presentarán una mayor abundancia y riqueza íctica. Temporalmente, las condiciones oceanográficas características de las estaciones climáticas en la zona de estudio influirán en la abundancia, riqueza de especies y diversidad íctica, determinando un patrón de alternancia, en el que la mayor abundancia será característica de la época de sequía, mientras que la mayor riqueza de especies y diversidad se presentarán en la época de lluvias.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la variación espacio-temporal de la comunidad íctica en Bahías de Huatulco, Oaxaca, México (San Agustín, Riscalillo, Chachacual, Cacaluta, Maguey, Órgano, Violín y La Entrega) y su relación con los atributos del hábitat.

Objetivos específicos

1. Establecer la composición íctica de Bahías de Huatulco.
2. Determinar las similitudes y/o diferencias en las comunidades de peces de las diferentes localidades.
3. Determinar la variación espacio temporal de la ictiofauna por localidad.
4. Establecer la relación que existe entre el patrón multivariado de la comunidad de peces y sus parámetros (abundancia, número de especies, riqueza, diversidad, equidad y dominancia) con relación a los atributos del hábitat.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las Bahías de Huatulco ocupan un polígono cuyos límites extremos son: 15°54' - 15°42' latitud norte y 96°11'24" - 95°45' longitud oeste; presentan una topografía accidentada con una superficie aproximada de 166 km², incluyendo montañas, valles y laderas, zona de acantilados con playas, bahías, lagunas y arrecifes. Abarcan 35 km. de costa, entre las desembocaduras de los ríos Copalita (15° 45' 48" latitud norte y 96° 04' 56" longitud oeste) y Coyula (15° 41' 09" latitud norte y 96° 14' 45" longitud oeste) (Fig. 1).

El clima en la región es de tipo cálido sub-húmedo con lluvias en verano, correspondiente al tipo Aw (w) ig según Köppen y modificado por García (1973). Se observan dos épocas climáticas bien marcadas, correspondientes a la época de sequía (noviembre a abril) y la época de lluvias (mayo-octubre). La temperatura media anual del aire es de 28 °C con una precipitación media de 817.7 mm y un porcentaje de lluvia invernal menor al 5% (García, 1981), se ha reportado que el volumen de escurrimiento mensual mínimo se registra en abril mientras que el máximo en septiembre (CONANP, 2003).

Las características oceanográficas de la zona de estudio durante el verano y otoño están determinadas por la Corriente Costera de Costa Rica, la cual llega al Golfo de Tehuantepec con aguas superficiales de temperatura mayor a 25° C y una salinidad menor a los 34 ppm (Trasviña, 1991; Fiedler, 1992), mientras que en invierno y primavera la Corriente de California es predominante con temperaturas que oscilan entre 12 y 18° C, y una salinidad menor a 34 ppm (Wyrcki, 1967; Fiedler, 1992). Durante el invierno las características oceanográficas están influenciadas por eventos locales de viento, calentamiento solar y lluvia (Trasviña, 1991). A este respecto, de noviembre a abril se presentan vientos “nortes” provenientes del Golfo de México denominados “Tehuano”, como resultado de fenómenos meteorológicos a gran escala y características topográficas locales (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998; Trasviña-Castro *et al.*, 1999; Tapia-García *et al.*, 2007a). El forzamiento atmosférico causado por estos vientos en conjunto con la somera termoclina en el Golfo de Tehuantepec (entre los 20 y 50 m), provoca que aguas ricas en nutrientes alcancen la superficie, denominando a este fenómeno como “surgencia”. La influencia de este fenómeno provoca en una alteración en la circulación oceanográfica local (Lavín *et al.*, 1992; Monreal-Gómez y Salas de León, 1998; Tapia-García *et al.*, 2007a), que se manifiesta en el

transporte de agua rica en nutrientes hacia la zona de estudio, así como la disminución de la temperatura superficial del agua de mar y la formación de franjas de agua fría que se extienden hasta 500 km afuera de la costa (Trasviña-Castro y Barton, 1997). Rodríguez-Sánchez (2006) indica que este conjunto de condiciones determina que la temperatura superficial del agua de mar en la zona de estudio sea ampliamente variable a lo largo del año (20 a 34 °C), con un promedio anual de 25 °C. De acuerdo a Fiedler y Talley (2006), la fuente más importante de variabilidad oceanográfica interanual es el desarrollo del fenómeno “El Niño” (ENSO) cada 4 a 5 años. Este fenómeno se caracteriza por la profundización de la termoclina y nutriclina, que impacta negativamente la productividad primaria. Cuando el fenómeno de El Niño cambia a la fase fría se reduce la profundidad de la termoclina, por consiguiente aguas ricas en nutrientes pueden alcanzar la superficie del océano, incrementando la productividad regional.

La cobertura coralina de estas bahías es de aproximadamente de 45.9 hectáreas, está compuesta de 17 arrecifes bordeantes y se reportan 16 especies de corales hermatípicos (Glynn y Leyte-Morales, 1997; Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004; Tapia-García *et al.*, 2007b). Todas las formaciones coralinas corresponden a la clasificación de arrecifes bordeantes o de franja.

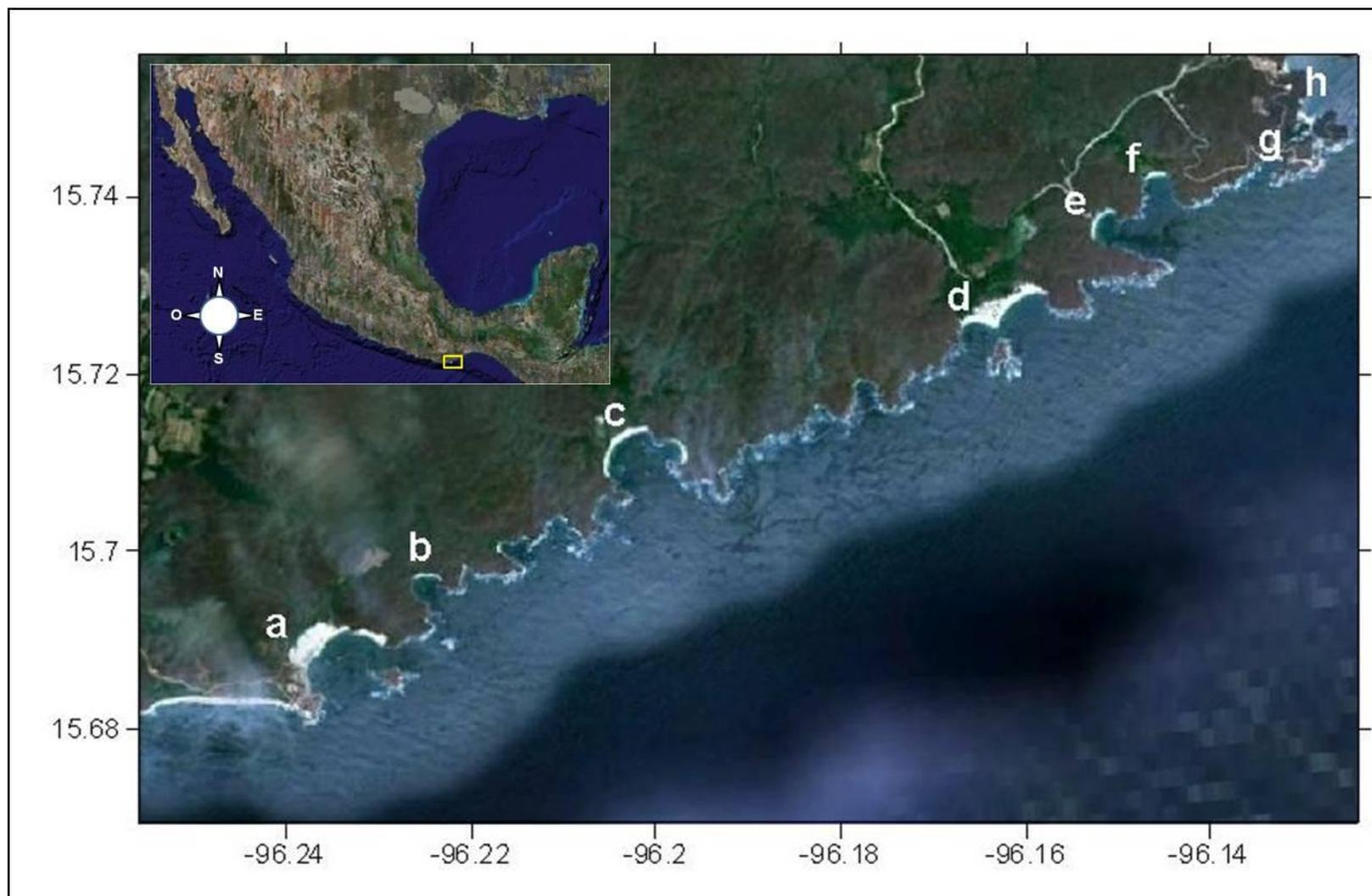


Figura 1. Ubicación del área de estudio. Bahías de Huatulco. a) San Agustín, b) Riscalillo, c) Chachacual, d) Cacaluta, e) Maguey, f) Órgano, g) Violín y h) La Entrega. Imagen Satelital: Google Maps.

Actividades de campo

Se realizaron un total de seis salidas de campo entre enero del 2009 y diciembre del 2010, cubriendo la época de sequía (noviembre-mayo) y lluvias (junio-octubre), con el objeto de obtener un panorama general de las variaciones climáticas en un ciclo anual. Es importante resaltar que el periodo de muestreo comprendido en el presente estudio se caracterizó por ser año “El Niño” (ENSO), abarcando los meses de mayo del 2009 a marzo del 2010 y su intensidad fue considerada como moderada con anomalías positivas de la temperatura superficial del mar (NOAA, 2010).

La identificación y determinación de los puntos de muestreo se efectuó mediante inspección submarina utilizando buceo libre. La caracterización de la comunidad de peces se realizó a través de la técnica de censos visuales (Sale, 1980; Brock, 1982; Buckley y Hueckel, 1989) por medio de transectos de una longitud de diez metros; esta longitud fue elegida para poder realizar comparaciones con los antecedentes existentes sobre la ictiofauna de las bahías de Huatulco. El número de puntos de muestreo (transectos) en cada localidad fue determinado por sus dimensiones, mientras que la distribución de estos correspondió con la representación de los ambientes observados (arenoso, rocoso, coralino y mixtos, ya establecidos se procedió a obtener su ubicación geográfica mediante la utilización de un geoposicionador satelital (GPS). Posterior a la colocación del transecto se colocaron dos buzos, uno de cada lado del transecto a una distancia de 2.5 m entre transecto y buzo, y aproximadamente se consideró un campo de visión de otros 2.5 m de distancia del lado opuesto del transecto, cubriendo un total de 100 m². En total se realizaron 351 transectos, de los cuales 51 se efectuaron en San Agustín, 39 en Riscalillo, 30 en Chachacual, 27 en Cacaluta, 72 en Maguey, 22 en Órgano, 46 en Violín y 66 en La Entrega. Todos los muestreos se realizaron por las mismas personas para minimizar errores de identificación (Sale, 1980; Brock, 1982; Buckley y Hueckel, 1989). Las especies

censadas fueron identificadas de acuerdo a los trabajos de Allen y Robertson (1994), Fischer *et al.* (1995) y Amezcua-Linares (1996), para lo cual se requirió un entrenamiento intensivo en el reconocimiento de las especies.

Las características del hábitat se determinaron posterior a la realización de los censos visuales. Para determinar la complejidad del sustrato o rugosidad se empleó la metodología propuesta por Luckhurst y Luckhurst (1978) y McCormick (1994) así como la modificación a esta metodología propuesta por Cheney y Cote (2003). Se usó una cadena de 10 metros de largo, graduada cada metro, así como una cinta métrica. El procedimiento para obtener el valor de este índice es dividir la distancia lineal entre la distancia del contorno del sustrato medido con la cadena. Del tal forma, en una zona plana el valor de la rugosidad sería de uno, mientras que en ambientes que posean una complejidad topográfica mayor el valor de la rugosidad será mayor a uno. Adicionalmente, se utilizó el criterio propuesto por Gratwicke y Speight (2005a) para la determinación de la rugosidad visualmente. La diversidad del sustrato fue estimada visualmente a través de la inspección de elementos (roca, coral, arena y escombros) presentes dentro del transecto, así mismo la cobertura de coral, roca, arena y escombros se estimaron visualmente. Con esta información se realizó la caracterización respecto a la representación de cada sustrato por localidad.

Actividades de laboratorio

Para el análisis de la diversidad en transectos, meses, épocas climáticas y localidades, se determinó el número de especies S , número de individuos N , riqueza de especies D_a (Margalef, 1958), diversidad $H'n$ (Shannon y Wiener, 1963), equidad J' (Pielou, 1975,

1977) y dominancia D' (Simpson, 1968) de la comunidad de peces. Se eligieron estos índices en el afán de poder comparar los datos respecto con los antecedentes de la zona de estudio.

Por localidad, el análisis temporal (épocas climáticas) de estos parámetros, se realizó mediante pruebas de t , cuando los datos cumplieron el supuesto de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk, $p > 0.05$) y homocedasticidad (prueba de Levene, $p > 0.05$). Si este supuesto no era comprobable, se aplicó la prueba U de Mann-Whitney. Adicionalmente, estos análisis se efectuaron para cuantificar el efecto de la mortalidad coralina registrada en Maguey (abril del 2009) y Violín (julio del 2010). Estos análisis se realizaron mediante el paquete estadístico PAST v 2.15 (Hammer *et al.*, 2001). El análisis entre localidades de estos parámetros, se efectuó mediante análisis de varianza de una vía de efectos fijos con el objeto de detectar diferencias significativas. Si la diferenciación era significativa ($p < 0.05$), se efectuaban pruebas de comparación múltiple (Tukey) con el afán de identificar el origen específico de esta. En este sentido, si los datos no cumplían con los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk, $p > 0.05$) y homocedasticidad (prueba de Levene, $p > 0.05$), se efectuó la transformación más adecuada. Al respecto, Parrish y Boland (2004) mencionan que la variabilidad en la estimación de la abundancia mediante el método de censos visuales generalmente es muy alta y la distribución es no-normal lo que trae como consecuencia una disminución en el poder de análisis para detectar diferencias significativas mediante análisis paramétricos. Si aún con la transformación los datos no satisfacían los supuestos de normalidad ($p < 0.05$) y homocedasticidad ($p < 0.05$), se efectuó la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis de una vía, así como la prueba de comparación múltiple de Dunn para identificar diferencias específicas.

La evaluación del grado de similitud de la ictiofauna respecto a transectos-meses por localidad y entre localidades, se realizó mediante el índice de Bray-Curtis (Clarke y Warwick, 1994), previa transformación logarítmica de la abundancia de las especies. La representación gráfica de la similitud se efectuó a través de dos técnicas. La primera técnica empleada consistió en un análisis de clasificación (dendrograma) realizado a través del algoritmo de ligamiento promedio no-ponderado (UPGMA). La segunda consistió en una ordenación (escalamiento multidimensional no métrico) de transectos y meses. Al respecto, Clarke y Warwick (2001) realizaron un análisis de la técnica de escalamiento multidimensional no métrico, destacando que es generalmente aplicable ya que realiza pocos supuestos acerca de la naturaleza y calidad de los datos, así como la alta y precisa representación de relaciones complejas en un espacio de bajas dimensiones. Finalmente, mencionan que con un valor de estrés bajo (<0.1), esta ordenación es más real que la relación entre elementos desplegado en un análisis de conglomerados. A la par del análisis de los dendrogramas generados, se realizaron análisis de similitud (ANOSIM) (Clarke, 1993) para la identificación de diferencias significativas en términos de composición y abundancia íctica entre localidades, transectos, meses, épocas climáticas, años y mortalidad coralina (Maguey y Violín). Este análisis arroja dos parámetros, cuales son R global (Global R) y el valor de significancia (p). El valor de R global, refleja el grado de separación de los grupos comparados respecto a su composición de especies. Su valor oscila entre 1 y -1, indicando que valores cercanos a uno denota que los grupos son completamente diferentes, mientras que valores cercanos a cero indican que los grupos son similares (Clarke y Warwick, 1993). El valor de significancia se calcula mediante permutaciones de los sitios entre grupos. En Maguey y Violín se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) en el afán de identificar las especies responsables de la diferenciación en respuesta a los eventos de

mortalidad coralina. Estos análisis se realizaron con el paquete estadístico PRIMER v5 (Clarke y Gorley, 2001).

La evaluación de las relaciones de la comunidad de peces y atributos del hábitat se efectuó mediante dos procedimientos. El primer procedimiento consistió en evaluar el grado de correlación, y su significancia entre la matriz de abundancia de especies y la matriz de atributos del hábitat mediante el procedimiento RELATE (Clarke, 1993). Posteriormente se empleó el procedimiento BIOENV (Clarke y Ainsworth, 1993), el cual identificó el o los atributos del hábitat que poseen una mayor correlación con el patrón multivariado de la comunidad íctica. Finalmente, se revaluó y se determinó la significancia de esta correlación con el procedimiento RELATE en el cual la matriz de atributos del hábitat se redujo a aquellos atributos que mostraron una alta correlación de acuerdo al procedimiento BIOENV. Ambos análisis se realizaron en el paquete Primer v5 (Clarke y Gorley, 2001).

El segundo procedimiento consistió en un análisis de correlación entre la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad ($H'n$) respecto a la diversidad del sustrato (DS), rugosidad (R), profundidad (Z), cobertura de coral vivo (CCV), cobertura rocosa (RO), cobertura arenosa (ARE) y escombros (ESC) mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman. Estos análisis se realizaron mediante el paquete estadístico PAST v 2.15 (Hammer *et al.*, 2001).

En el afán de obtener una aproximación del número de especies que se pueden encontrar en el complejo “Bahías de Huatulco”, se construyeron curvas de acumulación de especies (Colwell y Coddington, 1994), mediante los estimadores de riqueza no paramétricos

(Chao1, Jackknife1, Jackknife2, Bootstrap). Se eligieron estos estimadores ya que estos han sido llamados de distribución libre porque los datos no asumen un tipo de distribución particular ni una serie de supuestos *a priori* que los ajusten a un modelo determinado. Las curvas se construyeron con 10,000 aleatorizaciones con el programa EstimateS v8.2 (Colwell, 2006). Con los valores máximos calculados de riqueza, se determinó el porcentaje de representatividad del estudio (Soberón y Llorente, 1993).

Se analizó la similitud de la ictiofauna de Bahías de Huatulco respecto a otras localidades del Pacífico central mexicano y Centroamericano. Para realizar este análisis se consultaron diversas fuentes (Dominici-Arosemena *et al.*, 2005; Espinoza y Salas, 2005; Palacios-Salgado, 2005; Chávez-Comparan y Macías-Zamora, 2006; Solís-Gil y Jiménez-Quiroz, 2006; López-Ortiz, 2007; Dominici-Arosemena y Wolff, 2006; Benfield *et al.*, 2008; Chávez-Comparan *et al.*, 2010; Galván-Villa *et al.*, 2010; López-Pérez *et al.*, 2010; Galván-Villa *et al.*, 2011; Palacios y Zapata, 2011). Con los datos de presencia y ausencia de las diferentes especies se construyó una matriz, la cual se analizó con el índice de similitud de Bray-Curtis (Clarke y Warwick, 1994) y su representación gráfica se generó mediante análisis de clasificación (dendrograma) con el algoritmo de ligamiento promedio no-ponderado (UPGMA).

La relación entre esfuerzo de muestreo y número de especies, así como la relación del área coralina respecto a la abundancia y número de especies se realizó mediante análisis de correlación lineal (r). Estos análisis se realizaron con el paquete estadístico PAST v 2.15 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Caracterización espacio-temporal por localidad

San Agustín

Como resultado de la prospección visual, se distribuyeron un total de ocho transectos tratando de representar los diferentes subsistemas en la bahía (Fig. 2). La distribución fue la siguiente: ambiente coralino (T1, T2, T3 y T6), ambiente coralino-rocoso (T4), ambiente rocoso-coralino (T5), ambiente rocoso-arenoso (T7) y ambiente coralino-arenoso (T8).

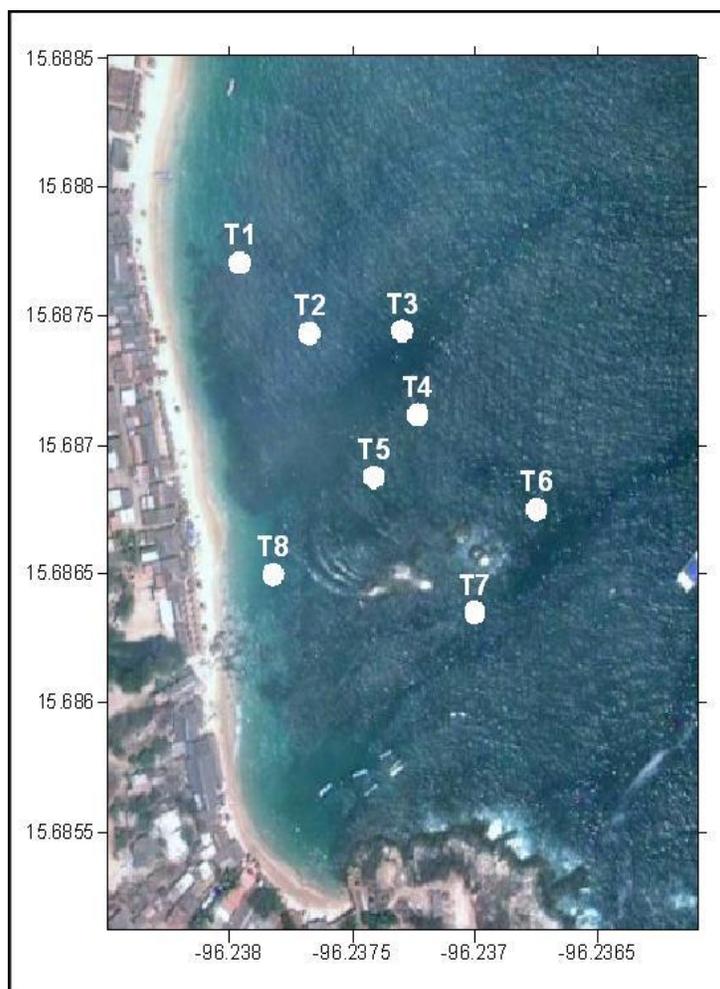


Figura 2. Distribución de los puntos de muestreo (transectos) en San Agustín.

Se identificaron 46 especies que aportaron un total de 3495 individuos. Temporalmente, la mayor abundancia se registró en marzo (2010) y la mínima en septiembre (Fig. 3). Los valores máximos de número de especies, riqueza de especies y diversidad fueron característicos de julio y los mínimos en enero (Fig. 3). La menor equidad se registró en marzo (2010), y la mayor en diciembre. La mayor dominancia se presentó en enero y la mínima en julio.

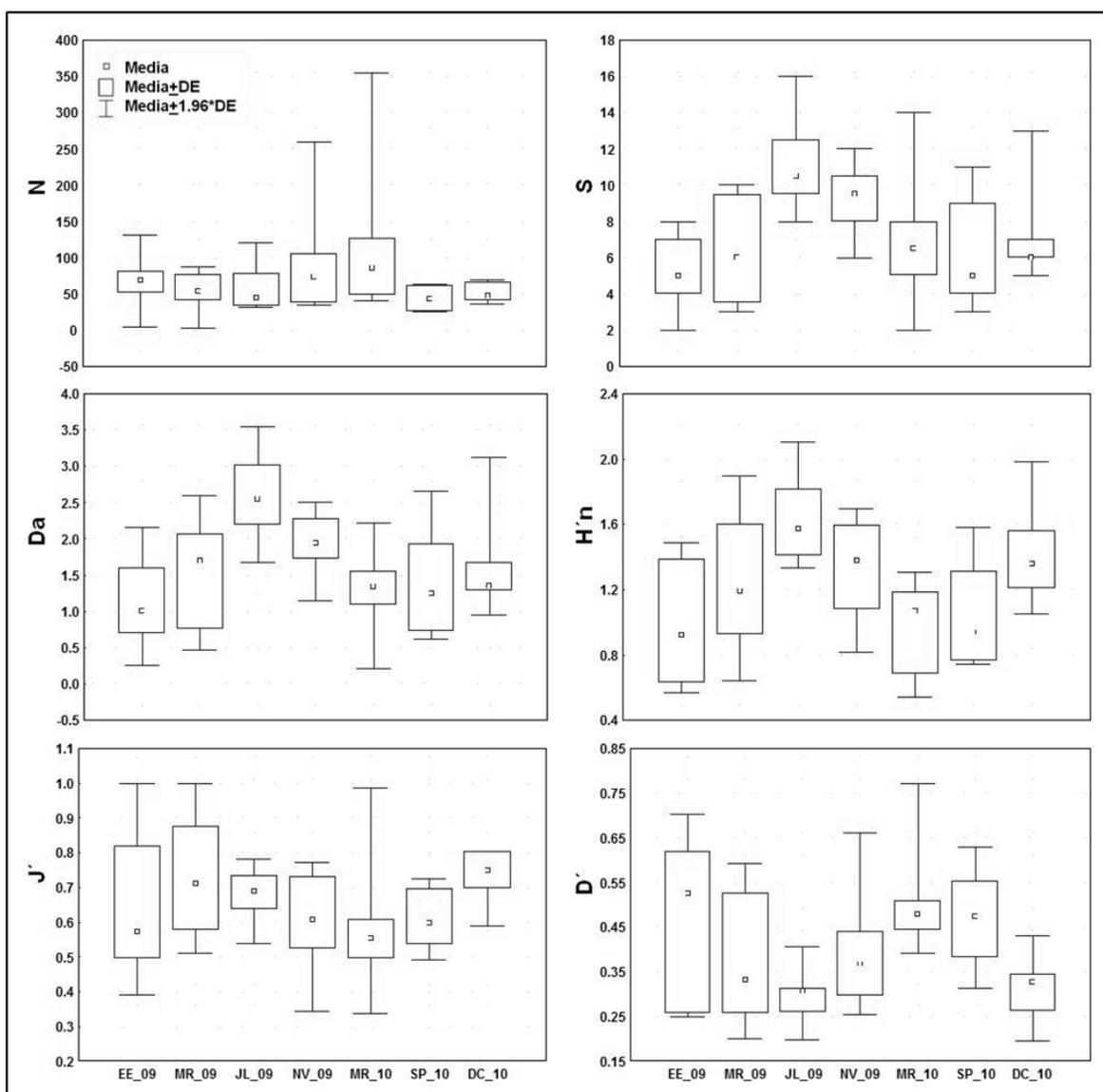


Figura 3. Variación temporal de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los meses: EE_09= Enero 2009, MR_09= Marzo 2009, JL_09= Julio 2009, NV_09= Noviembre 2009, MR_10= Marzo 2010, SP_10= Septiembre 2010, DC_10= Diciembre 2010.

El mayor número de especies ($\bar{X}=9$ especies), la mayor riqueza de especies ($\bar{X}=2.017$), diversidad ($\bar{X}=1.36$) y equidad ($\bar{X}=0.6639$) fueron características de la época de lluvias, mientras que en la época de sequía se registró la mayor abundancia (2721 individuos) y dominancia ($\bar{X}=0.4125$). Estadísticamente, la abundancia presentó diferencias significativas entre épocas climáticas ($t=-2.1906$, $gl=49$, $p=0.033$).

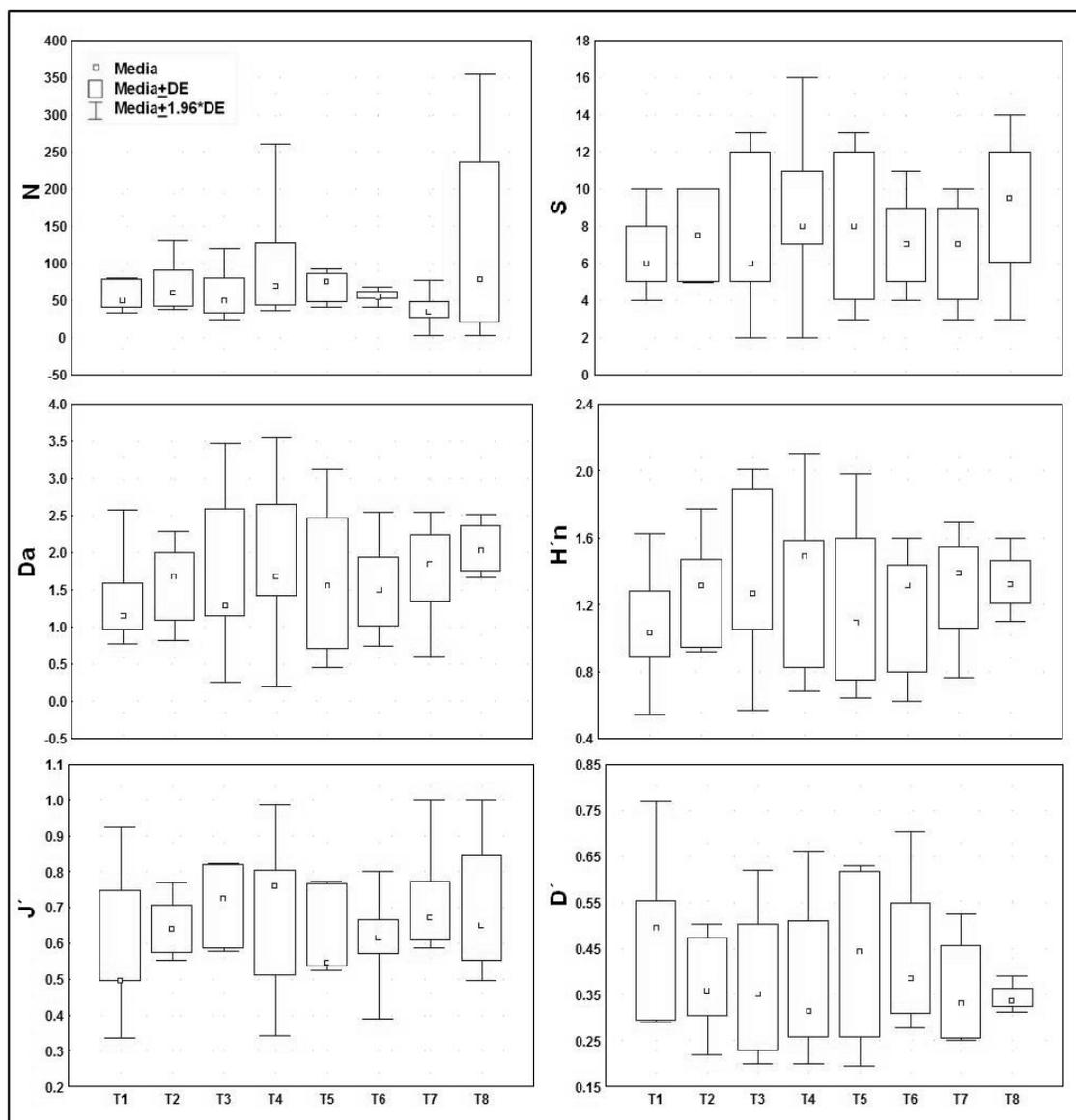


Figura 4. Variación espacial de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los transectos: T1= coralino, T2= coralino, T3= coralino, T4= coralino-rocoso, T5=rocoso-coralino, T6= coralino, T7=rocoso-arenoso, T8= coralino arenoso.

Espacialmente, los valores máximos de abundancia se registraron en los ambientes coralino-rocoso, rocoso-coralino, coralino-arenoso (T4, T5 y T8) y los mínimos en el ambiente rocoso-arenoso (T7) (Fig. 4). El mayor número de especies y la mayor riqueza de especies se registró en el ambiente coralino-arenoso (T8) y los menores en el ambiente coralino (T1); la mayor diversidad y equidad se registró en el ambiente coralino-rocoso (T4) y la menor en el ambiente coralino (T1) (Fig. 4). La menor dominancia se presentó en el ambiente coralino-rocoso (T4), y la mayor en el ambiente coralino (T1) (Fig. 4).

Seis especies presentaron una abundancia relativa acumulada superior al 85% de la abundancia relativa total: *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *P. punctatus*, *M. dorsalis*, *S. crumenophthalmus* y *O. steindachneri*, mientras que *S. acapulcoensis* y *T. lucasanum* presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%.

La clasificación de los meses de muestreo mostró la formación de dos grupos de alta similitud (Fig.5). El primer grupo fue constituido por septiembre, julio y diciembre destacando la alta similitud entre los dos primeros. El segundo grupo fue integrado por marzo (2009 y 2010), noviembre y enero. La ordenación de los diferentes meses de muestreo presentó un valor de stress de 0.03, e indicó la alta similitud de marzo (2009 y 2010) y noviembre, así como la baja similitud de diciembre (Fig. 5).

La clasificación de los ambientes mostró la formación de dos grupos, el primero fue integrado por dos subgrupos (Fig. 5). El primer subgrupo fue integrado por los ambientes coralino-rocoso, coralino, rocoso-coralino y coralino-arenoso (T4, T3, T5 y T8), destacando por su máxima similitud los dos primeros, el segundo subgrupo fue conformado por los ambientes coralinos (T6 y T2), finalmente los ambientes rocoso-

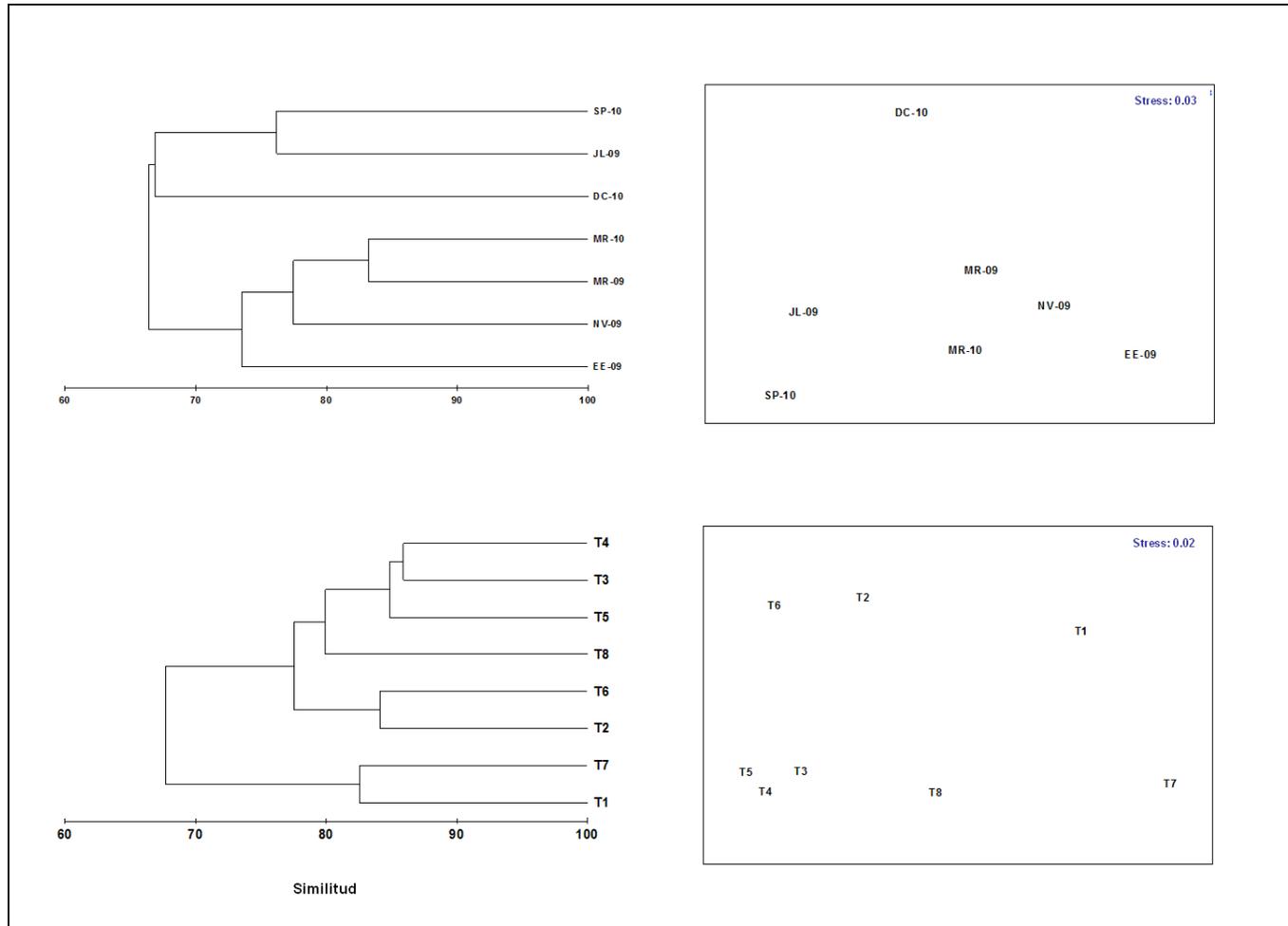


Figura 5. Diagramas de clasificación y ordenación de los meses de muestreo y unidades de muestreo (trasectos). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE-09= Enero 2009, MR-09= Marzo 2009, JL-09= Julio 2009, NV-09= Noviembre 2009, MR-10= Marzo 2010, SP-10= Septiembre 2010, DC-10= Diciembre 2010. Abreviaturas de los transectos: T1, T2 y T3= coralino, T4= coralino-rocoso, T5=rocoso-coralino, T6= coralino, T7=rocoso-arenoso, T8= coralino arenoso.

arenoso y coralino (T7 y T1) conformaron el segundo grupo. La ordenación de los ambientes presentó un valor de stress de 0.02, e indicó alta similitud de los ambientes rocoso-coralino, coralino-rocoso y coralino (T5, T4 y T3) así como la nula similitud de los ambientes rocoso-arenoso y coralino (T7 y T1) respecto a los demás ambientes (Fig. 5).

El análisis de similitud indicó que la composición y abundancia de la ictiofauna presentó una ligera diferenciación entre meses ($R=0.139$, $p=0.002$), no siendo así entre época climática, años y unidades de muestreo ($R<0.1$).

La clasificación de las especies mostró la formación de diez grupos, determinados por la abundancia y distribución de las especies que los integraron (Fig. 6). El grupo integrado por *S. verres*, *D. hystrix* y *H. passer* destacó por su máxima similitud determinada por la baja abundancia así como una reducida distribución. La asociación de *H. sexfaciatum*, *A. hispidus* y *H. maculicauda* destacó por su máxima similitud determinada por su baja abundancia y distribución restringida a un solo ambiente. Otra asociación que destacó por su máxima similitud, determinada por la baja abundancia y una distribución restringida, fue la conformada por *A. restrosella* y *G. speciosus*. *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *O. steindachneri* estuvieron integradas a uno de los grupos más numerosos, este grupo fue integrado por las especies de mayor distribución y de mayor abundancia. *Acanthurus xanthopterus* presentó una nula similitud con relación a las demás especies.

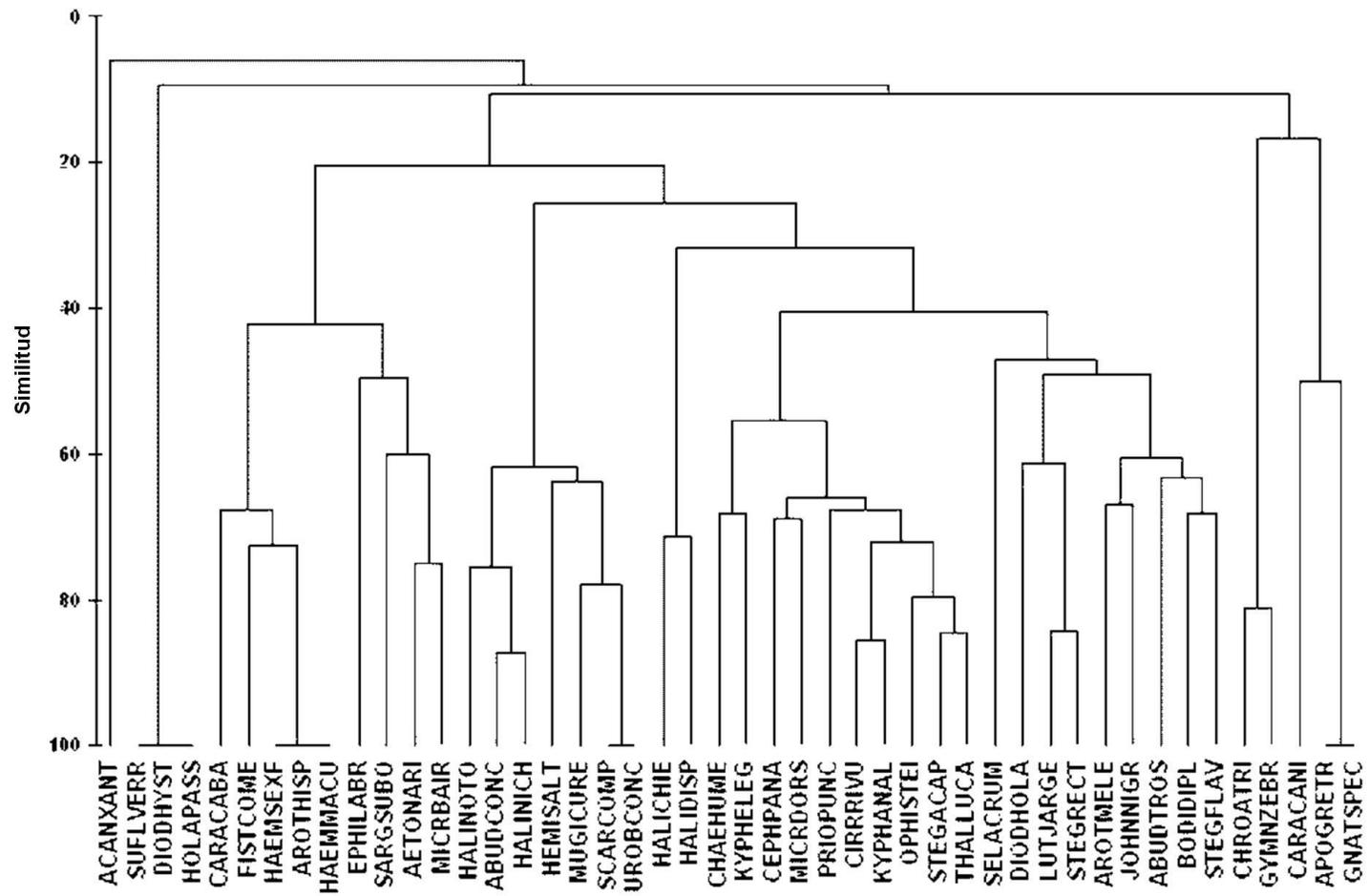


Figura 6. Diagrama de clasificación de las especies de peces de San Agustín.

De acuerdo a la prueba RELATE existió, una correlación significativa entre la matriz de abundancia y la matriz de atributos del hábitat ($\rho=0.476$; $p=0.047$). El análisis BIOENV indicó que la diversidad del sustrato (DS) y rugosidad (R) fueron los atributos que mejor explicaron el arreglo íctico obtenido en los análisis de clasificación y ordenación. ($\rho=0.534$; $p=0.017$). El análisis de correlación mostró que el número de especies (S), abundancia (N) y riqueza (Da) presentaron una fuerte relación con la rugosidad (R), así mismo la riqueza de especies (Da) se relacionó con la diversidad del sustrato (DS), finalmente la diversidad ($H'n$) se relacionó con la profundidad (Z) (Tabla 1).

Tabla 1. Coeficientes de correlación (ρ) entre los parámetros comunitarios y atributos del hábitat (* $p<0.05$). Parámetros comunitarios: S= número de especies, N= abundancia, Da= riqueza de especies, $H'n$ = diversidad, J' = equidad, D' = dominancia. Atributos del hábitat: DS= diversidad del sustrato, R= rugosidad, Z= profundidad, CCV= cobertura de coral vivo, ROC= cobertura rocosa, ARE= cobertura arenosa.

	DS	R	Z	CCV	ROC	ARE
S	0,65688	0,76434*	0,44243	0,089319	-0,28813	0,039202
N	0,7698	0,79067*	0,44582	-0,038051	-0,21822	0,10911
Da	0,82479*	0,90185*	0,44582	-0,64687	0,43644	0,29615
$H'n$	0,23369	0,46946	0,78319*	-0,076102	0,3546	-0,51437
J'	0,10997	0,23473	-0,14459	-0,34246	0,21822	0,4832
D'	-0,19245	-0,21002	0,45786	0,34246	-0,027277	-0,76376

Riscalillo

Como resultado de la prospección visual, un total de seis transectos fueron distribuidos tratando de representar los diferentes subsistemas en la bahía (Fig. 7). La distribución fue la siguiente: ambiente coralino (T3, T4 y T5), ambiente escombro-coralino (T1), ambiente coralino-arenoso (T2) y finalmente ambiente arenoso (T6).

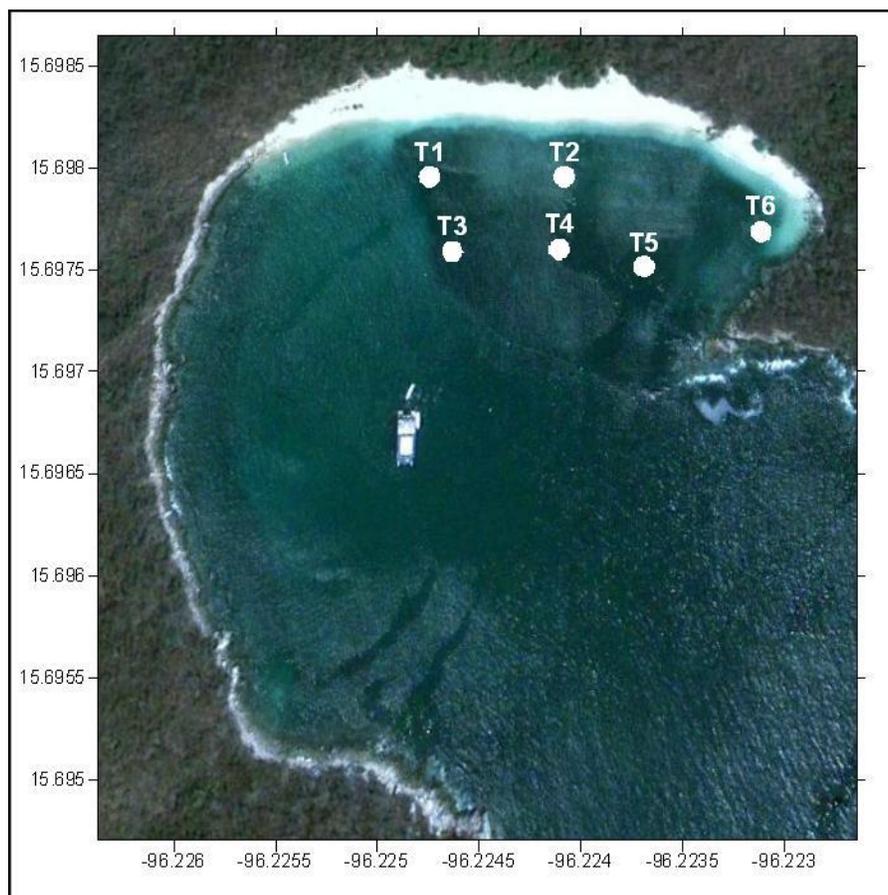


Figura 7. Distribución de las unidades de muestreo (transectos) en Riscalillo.

Se identificaron 48 especies que aportaron un total de 2339 individuos. Temporalmente, el valor mínimo de abundancia se presentó en septiembre y el máximo en marzo (2010) (Fig. 8). El mayor número de especies y la mayor riqueza de especies se presentaron en julio y los valores mínimos de número de especies en septiembre y la menor riqueza de

especies en enero (Fig. 8). La mayor diversidad y equidad fueron características de noviembre y las menores de marzo (2009) (Fig. 8). La menor dominancia se registró en noviembre y la mayor en marzo (2009) (Fig. 8).

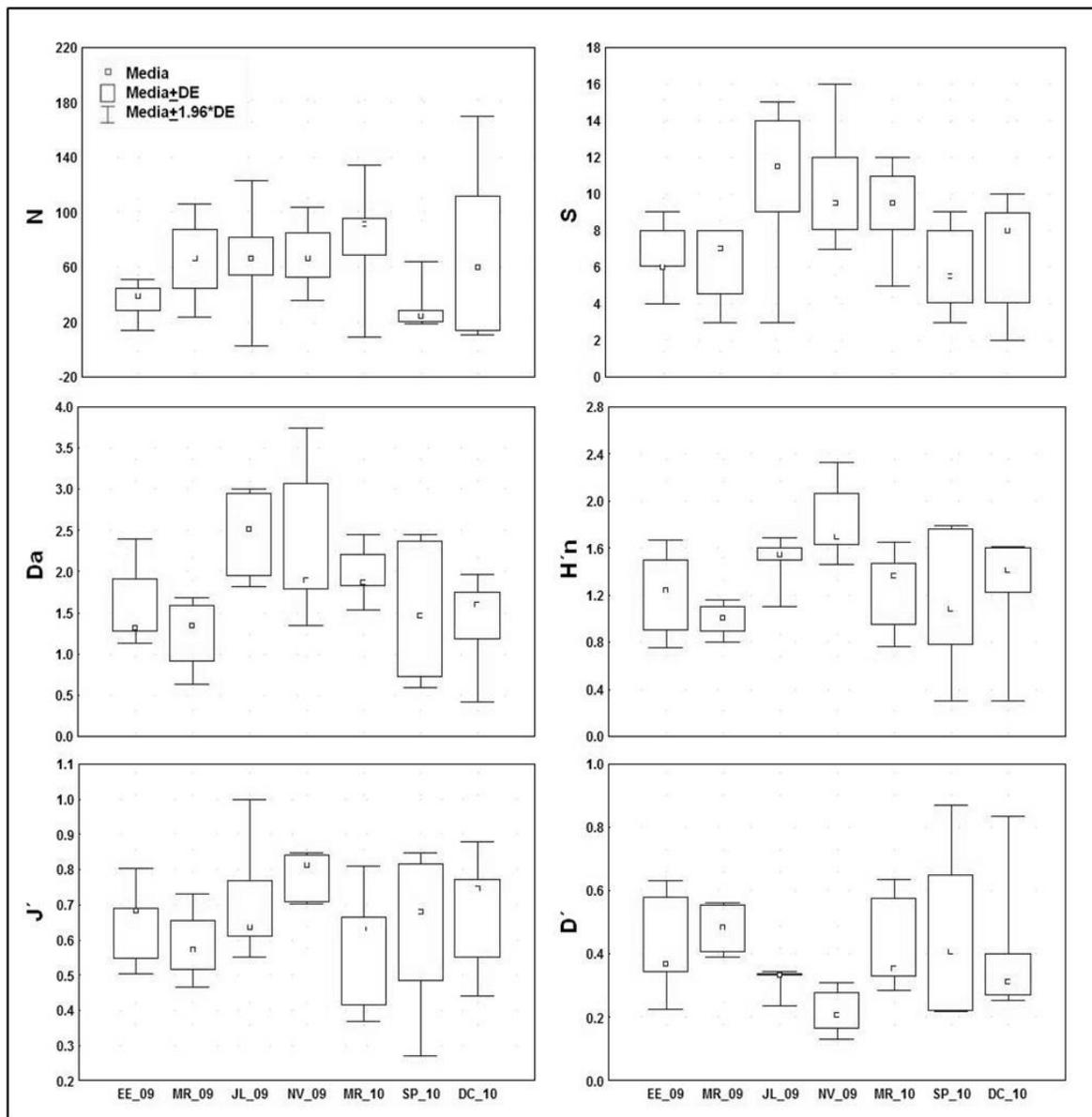


Figura 8. Variación temporal de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los meses: EE_09= Enero 2009, MR_09= Marzo 2009, JL_09= Julio 2009, NV_09= Noviembre 2009, MR_10= Marzo 2010, SP_10= Septiembre 2010, DC_10= Diciembre 2010.

El mayor número de especies ($\bar{X}=9$ especies), la mayor riqueza de especies ($\bar{X}=1.9851$), diversidad ($\bar{X}=1.3352$), equidad ($\bar{X}=0.6644$) y dominancia ($\bar{X}=0.3903$) fueron características de la época de lluvias, mientras que en la época de sequía se registró la mayor abundancia (1764 individuos). Estadísticamente, estos parámetros no presentaron diferencias significativas entre épocas climáticas.

Espacialmente, el ambiente coralino (T3) registró la mayor abundancia y el mayor número de especies, mientras que el ambiente arenoso (T6) presentó los valores mínimos de estos parámetros. La mayor riqueza de especies se presentó en el ambiente escombros coralino (T1) y la menor en el ambiente arenoso (T6) (Fig. 9). La mayor diversidad y equidad se registraron en el ambiente coralino-arenoso (T2) y la menor en los ambientes coralino y arenoso (T3 y T6), la dominancia presentó un comportamiento inverso a la diversidad, ya que la menor dominancia se registró en el ambiente coralino-arenoso (T2) (Fig. 9).

Thalassoma lucasanum, *S. acapulcoensis*, *S. crumenophthalmus*, *A. troschellii*, *C. atrilobata*, *M. dorsalis*, *C. caballus*, *H. maculicauda*, *P. punctatus* y *L. argentiventris* fueron las especies que presentaron una abundancia relativa acumulada superior al 85% de la abundancia relativa total. *S. acapulcoensis* y *T. lucasanum* presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%.

La clasificación de los meses de muestreo mostró dos grupos (Fig. 10), el primero y de mayor similitud fue el integrado por julio, marzo (2009), septiembre, enero y noviembre destacando los dos primeros por su alta similitud. El segundo grupo fue conformado por marzo (2010) y diciembre. La ordenación de los meses de muestreo presentó un valor de

stress de 0.00, e indicó alta similitud entre julio, marzo (2009) y septiembre, así como la baja similitud de diciembre (Fig. 10).

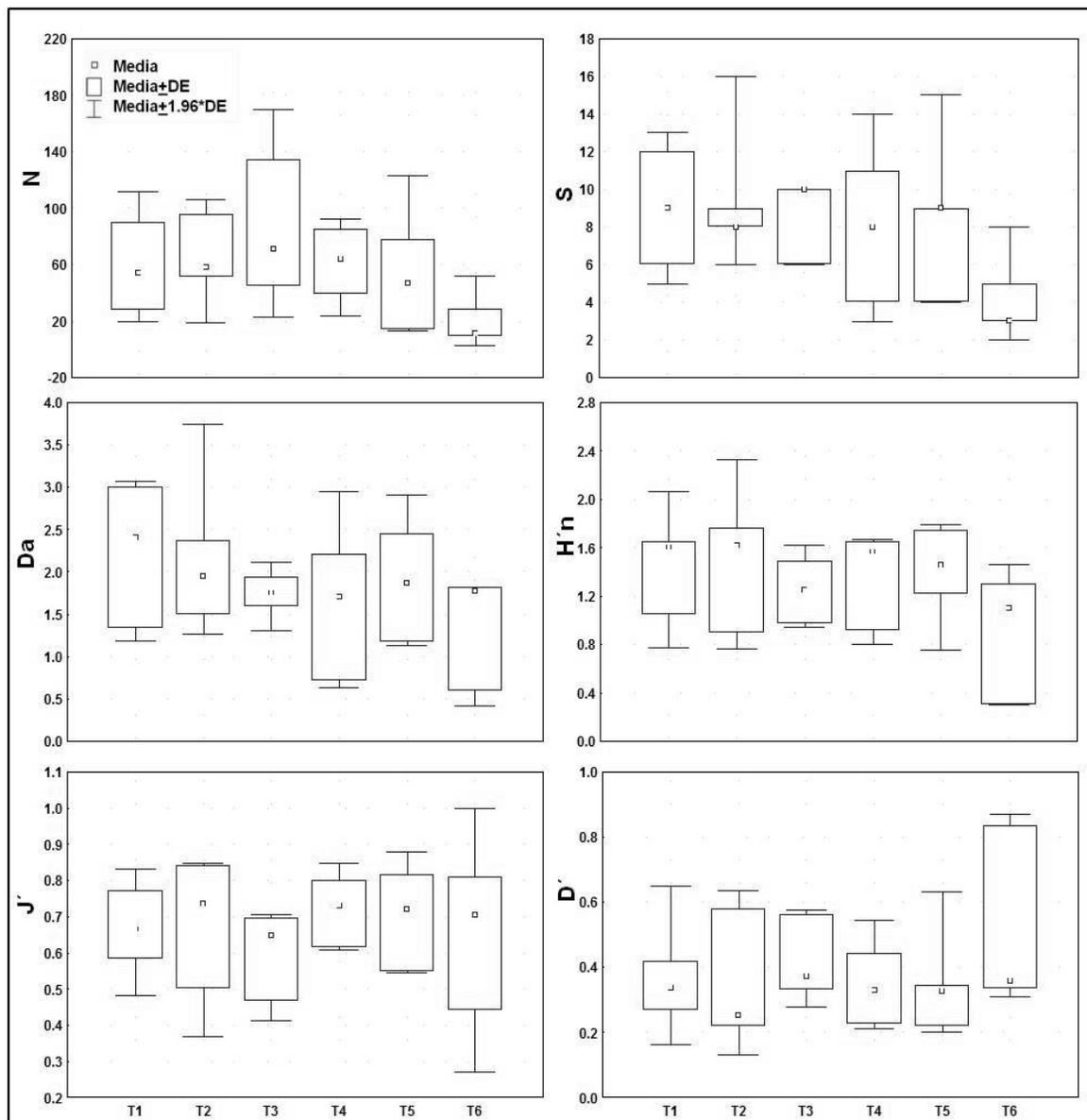


Figura 9. Variación espacial de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los transectos: T1= escombros coralino, T2= coralino-arenoso, T3, T4 y T5= coralino, T6= arenoso.

La clasificación de los ambientes mostró la formación de dos grupos (Fig. 10), el primero fue conformado por los ambientes arenoso, coralino-rocoso, escombros-coralino y coralino-

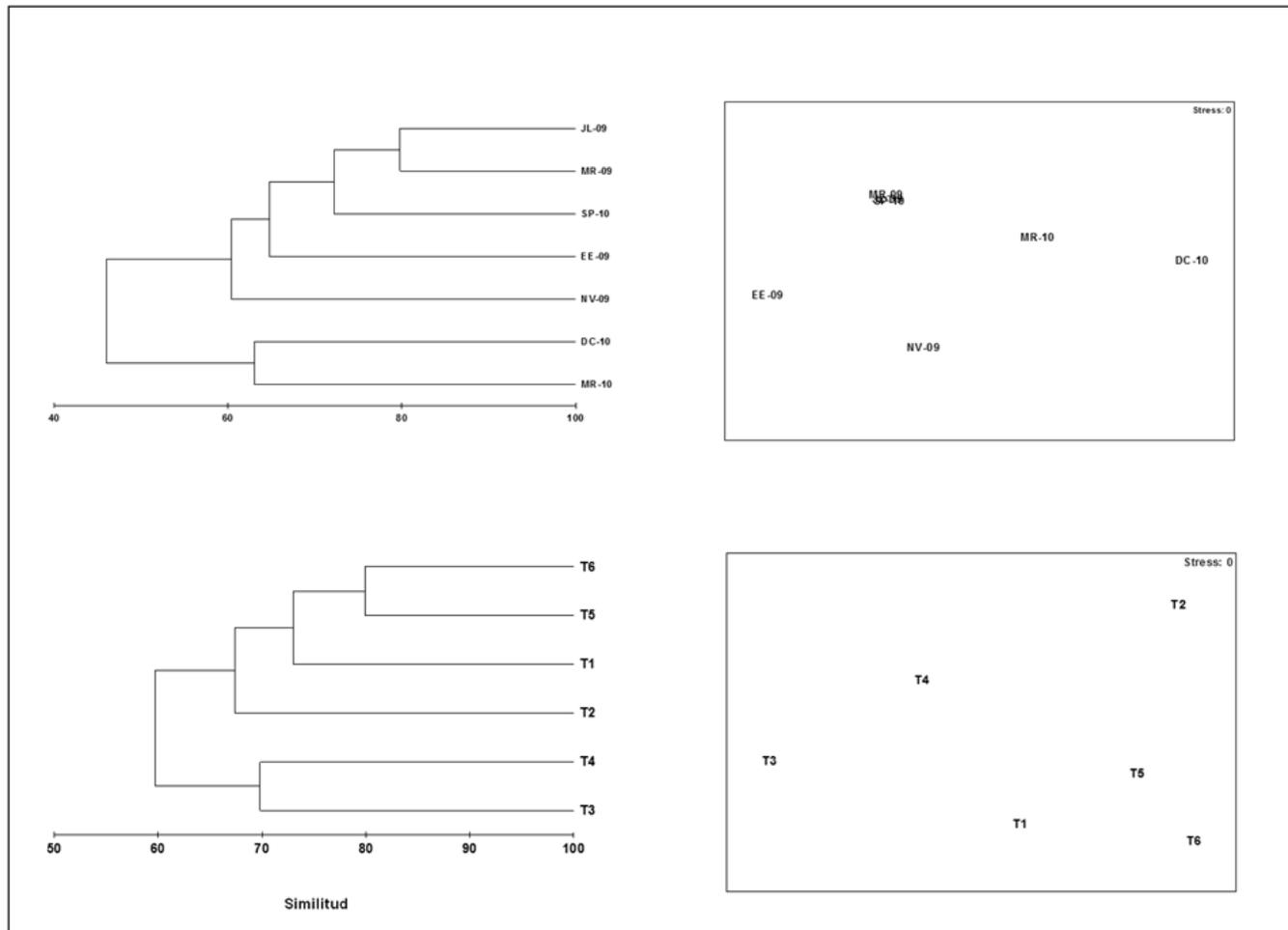


Figura 10. Diagramas de clasificación y ordenación de los meses de muestreo y unidades de muestreo (transectos). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE-09= Enero 2009, MR-09= Marzo 2009, JL-09= Julio 2009, NV-09= Noviembre 2009, MR-10= Marzo 2010, SP-10= Septiembre 2010, DC-10= Diciembre 2010. Abreviaturas de los transectos: T1= escombros coralinos, T2= coralino-arenoso, T3, T4 y T5= coralino, T6= arenoso.

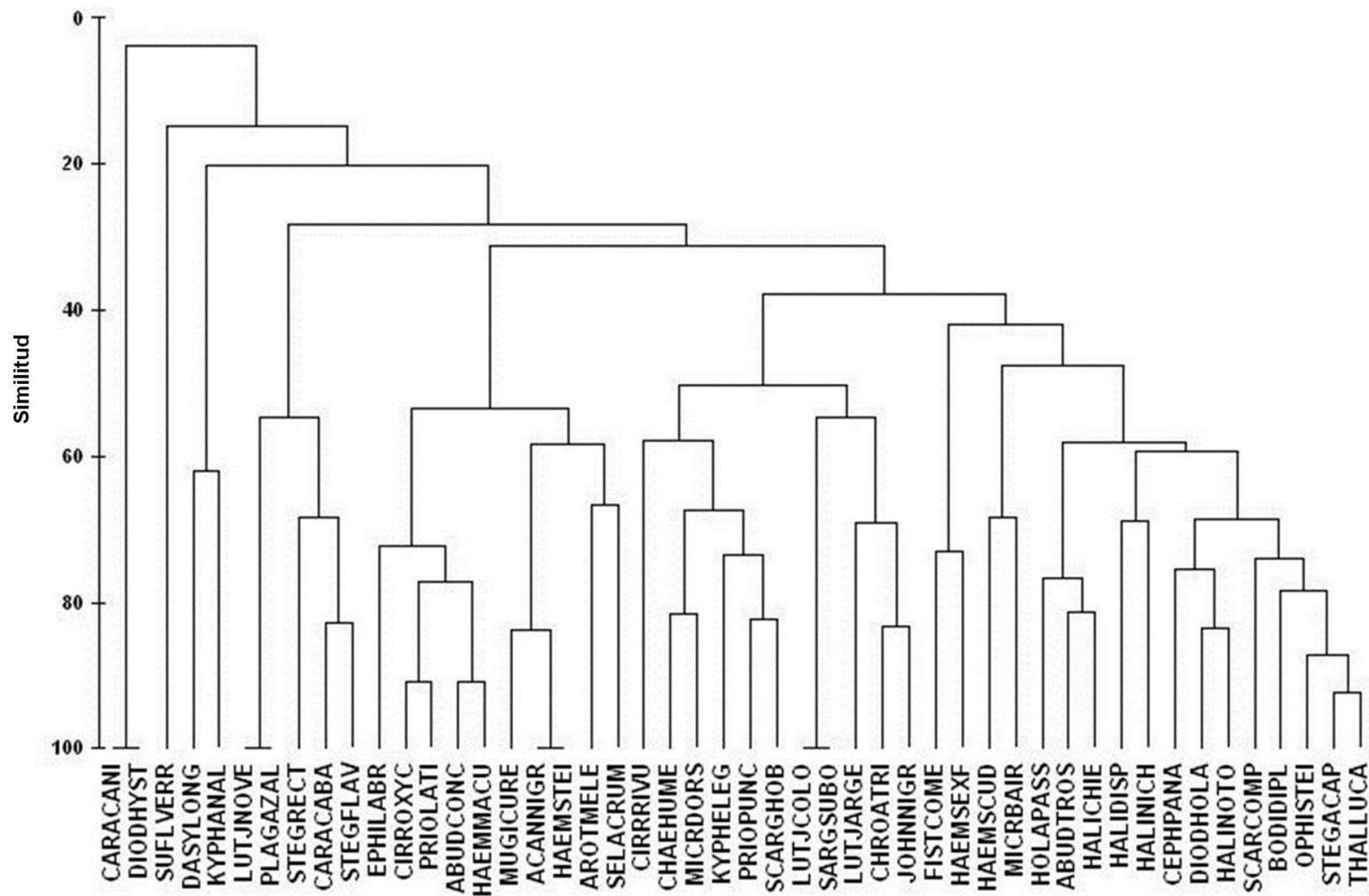


Figura 11. Diagrama de clasificación de las especies de peces de Riscalillo.

arenoso (T6, T5, T1 y T2) destacando los dos primeros por su alta similitud. Los ambientes coralinos (T3 y T4) integraron el segundo grupo. La ordenación de los ambientes presentó un valor de stress de 0.00, e indicó alta similitud del ambiente arenoso y coralino-rocoso (T6 y T5) (Fig. 10).

El análisis de similitud indicó que la composición y abundancia de la ictiofauna no fue diferente entre unidades de muestreo, meses, época climática y años ($R < 0.1$).

La clasificación de las especies mostró la formación de nueve grupos, determinados por la abundancia y distribución de las especies que los integraron (Fig. 11). El grupo integrado *C. caninus* y *D. hystrix* destacó por su máxima similitud determinada por su baja abundancia así como por su reducida distribución, esta asociación presentó nula similitud en relación a los demás grupos. Otra asociación que destacó por su máxima similitud determinada por su baja abundancia y distribución restringida a un solo ambiente fue la integrada por *L. novemfasciatus* y *P. azaleus*. *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *O. steindachneri*, quienes estuvieron integradas a uno de los grupos más números y integrado por especies de mayor distribución y abundancia.

De acuerdo a la prueba RELATE no existió correlación entre la matriz de abundancia y la matriz de atributos del hábitat ($\rho = 0.168$; $p = 0.080$). El análisis BIOENV no reveló la influencia de algún atributo del hábitat en el patrón multivariado de la comunidad de peces. El análisis de correlación mostró que la abundancia (N) presentó una fuerte relación con la rugosidad (R) y cobertura de coral vivo (CCV), mientras que la dominancia (D') se relacionó de manera negativa con la profundidad (Z) (Tabla 2).

Tabla 2. Coeficientes de correlación (ρ) entre los parámetros comunitarios y atributos del hábitat (* $p < 0.05$). Parámetros comunitarios: S= número de especies, N= abundancia, Da= riqueza de especies, H'n= diversidad, J'= equidad, D'= dominancia. Atributos del hábitat: DS= diversidad del sustrato, R= rugosidad, Z= profundidad, CCV= cobertura de coral vivo, ROC= cobertura rocosa, ARE= cobertura arenosa.

	DS	R	Z	CCV	ROC	ARE	ESC
S	0,20702	0,091077	-0,085714	-0,11595	-0,39279	-0,33806	0,65465
N	0,10502	0,80085*	0,31887	0,75567*	0,26568	-0,42875	-0,13284
Da	-0,20702	-0,5161	-0,028571	-0,31887	-0,39279	0,30426	0,13093
H'n	0,1056	0,21251	0,54286	0,40584	0,13093	-0,16903	-0,13093
J'	0,62106	0,33395	0,54286	0,49281	0,65465	-0,43948	0,13093
D'	-0,20702	-0,39466	-0,82857*	-0,66674	-0,39279	0,50709	0,13093

Chachacual

Resultado de la prospección visual, se distribuyeron un total de seis transectos tratando de representar los diferentes subsistemas de la bahía (Fig. 12). La distribución fue la siguiente: ambiente coralino (T1, T2, T4), ambiente rocoso-coralino (T3), ambiente rocoso-arenoso (T5) y finalmente ambiente arenoso (T6).

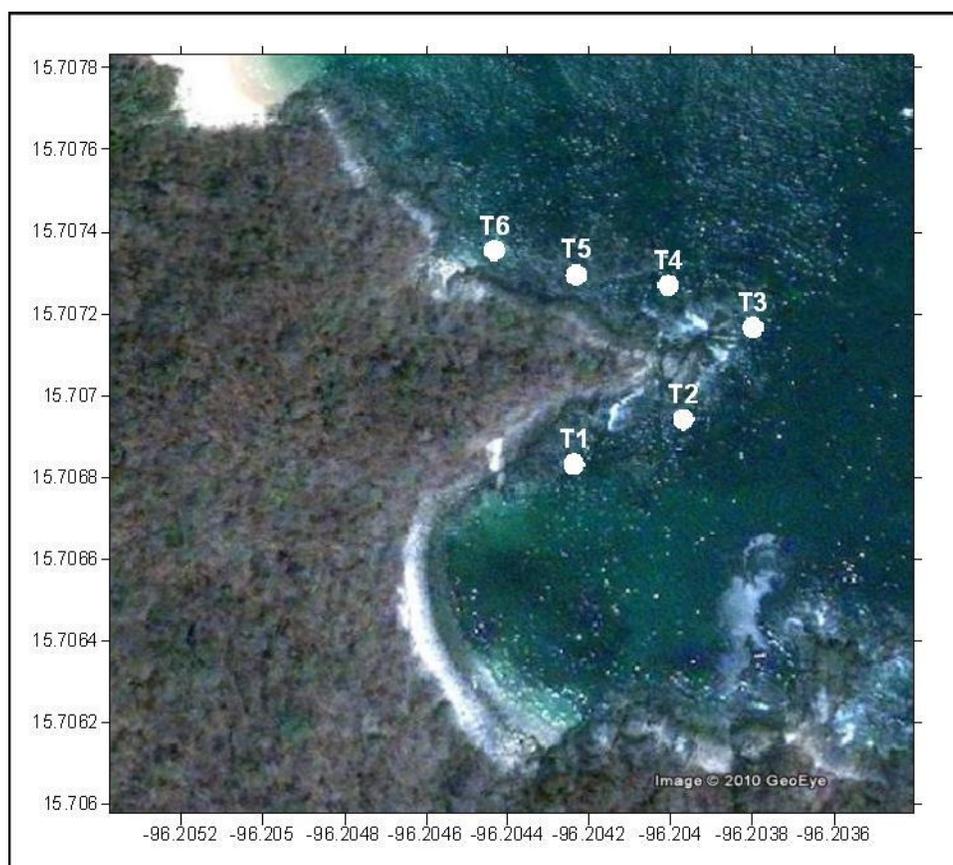


Figura 12. Distribución de las unidades de muestreo (transectos) en Chachacual.

Se identificaron 44 especies que aportaron un total de 1781 individuos. Temporalmente, el valor mínimo de abundancia se presentó en septiembre y el máximo en marzo (2010) (Fig. 13). Los valores máximos de número de especies, riqueza de especies y diversidad se registraron en noviembre y los mínimos en enero (Fig. 13), la dominancia presentó un comportamiento inverso al de estos parámetros, ya que esta fue mayor en enero y menor

en noviembre. La mayor equidad se registró en enero y la menor en marzo (2009) (Fig. 13).

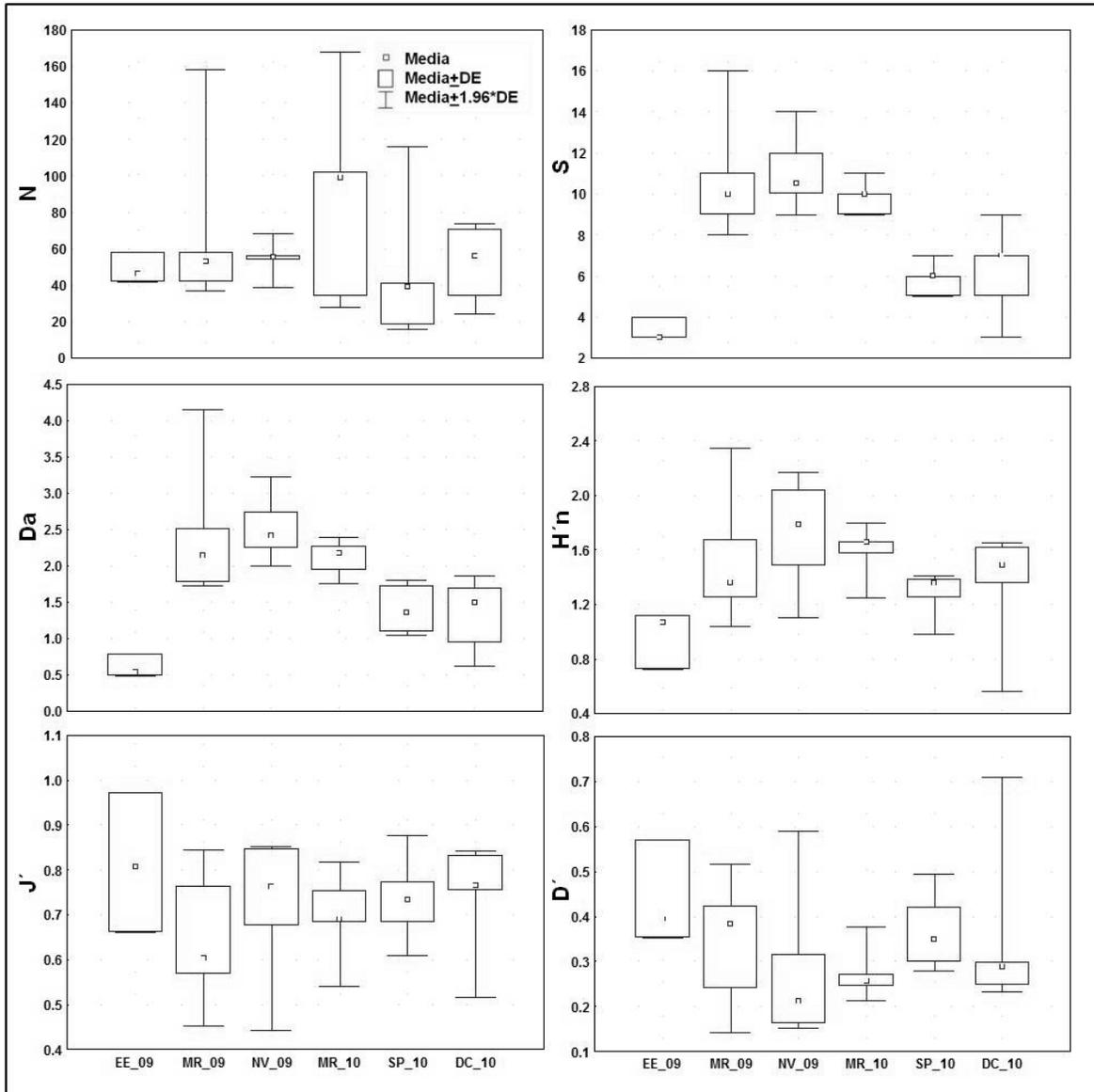


Figura 13. Variación temporal de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE_09= Enero 2009, MR_09= Marzo 2009, NV_09= Noviembre 2009, MR_10= Marzo 2010, SP_10= Septiembre 2010, DC_10= Diciembre 2010.

Entre épocas climáticas, la mayor abundancia (1512 individuos), el mayor número de especies (\bar{X} =9 especies), la mayor riqueza de especies (\bar{X} =1.9307) y diversidad (\bar{X} =1.4825) fueron características de la época de sequía, mientras que la mayor equidad

($\bar{X}=0.7347$) y dominancia ($\bar{X}=0.3651$) se registraron en la época de lluvias. La abundancia presentó diferencias significativas entre época climáticas ($U=30$, $p=0.031$).

Espacialmente, la mayor abundancia se registró en el ambiente rocoso-coralino (T3) y la menor en el ambiente arenoso (T6) (Fig. 14). El mayor número de especies, la mayor

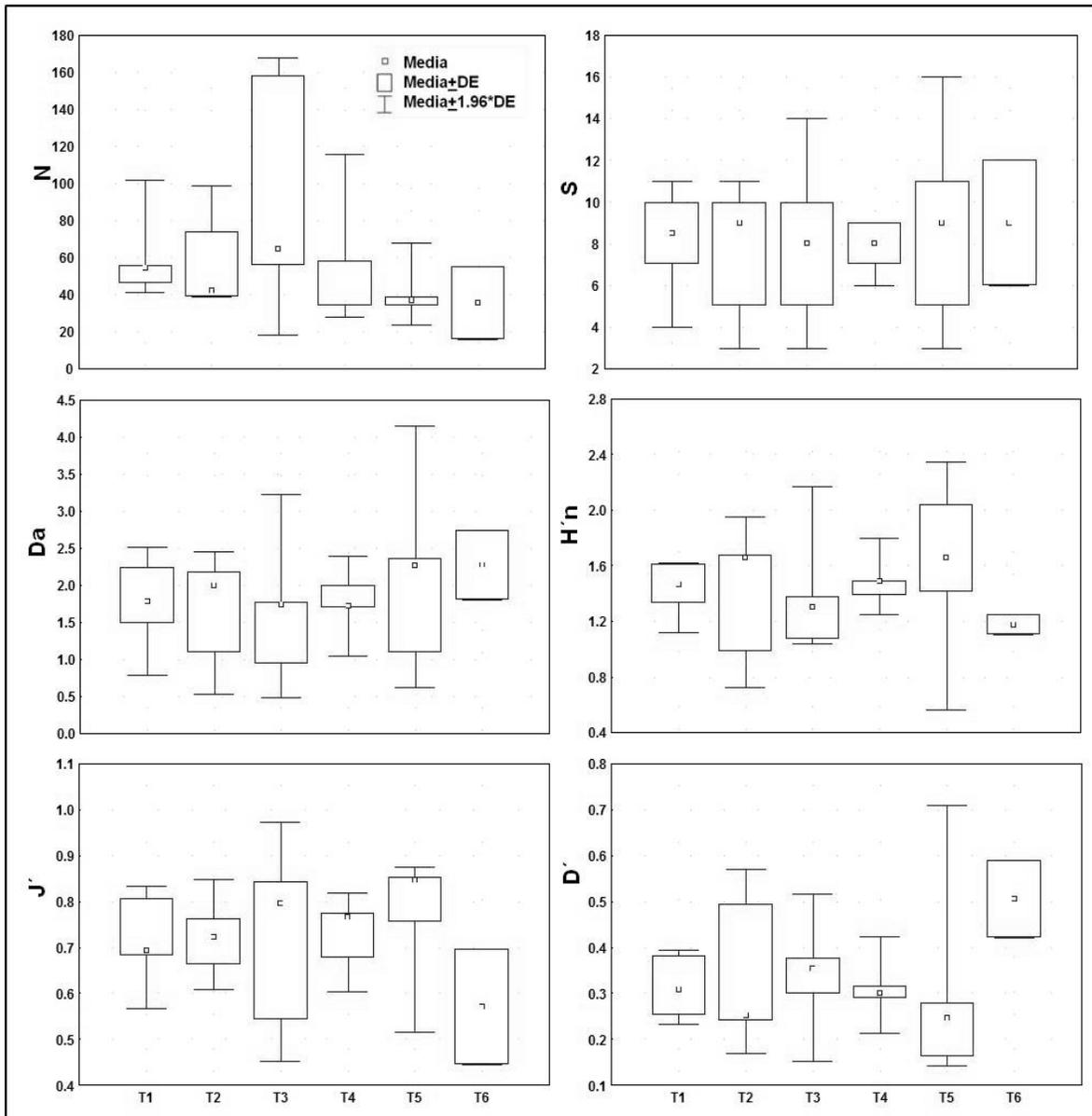


Figura 14. Variación espacial de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad ($H'n$), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los transectos: T1, T2 y T4= coralino, T3= rocoso-coralino, T5= rocoso-arenoso, T6= arenoso.

riqueza de especies y diversidad se registraron en el ambiente rocoso-arenoso y arenoso (T5 y T6) mientras que los mínimos en el ambiente rocoso-coralino (T3). La mayor equidad fue característica del ambiente rocoso-arenoso (T5) y la menor en equidad en el ambiente arenoso (T6) (Fig. 14). El ambiente que registró una mayor dominancia fue el ambiente arenoso (T6) y la menor en el ambiente rocoso-arenoso (T5) (Fig. 14).

Stegastes acapulcoensis, *T. lucasanum*, *M. dorsalis*, *C. atrilobata*, *S. crumenophthalmus*, *P. punctatus*, *A. troschellii*, *M. baidii*, *H. sexfaciatum* y *B. diplotaenia* fueron las especies que presentaron una abundancia relativa acumulada superior al 85% de la abundancia total. Tres especies presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%, estas fueron *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *T. lucasanum*.

La clasificación de los meses de muestreo mostró dos grupos (Fig. 15), el primero y de mayor similitud fue constituido por diciembre y marzo (2010). El segundo grupo fue conformado por septiembre, noviembre y enero destacando los dos primeros por su alta similitud. Marzo (2009) no se asoció con ningún ambiente mostrando su nula similitud. La ordenación de los meses de muestreo presentó un valor de stress de 0.01, e indicó alta similitud entre marzo (2010) y diciembre (Fig. 15).

La clasificación de los ambientes indicó la formación de dos grupos (Fig. 15), el primero de ellos fue integrado por el ambiente coralino, rocoso-arenoso y coralino (T1, T5 y T4) destacando los dos primeros por su alta similitud. El segundo grupo fue conformado por los ambientes rocoso-coralino y coralino (T3 y T2). La ordenación de los ambientes presentó un valor de stress de 0.01, y reiteró la menor similitud del ambiente arenoso (T6) (Fig. 15).

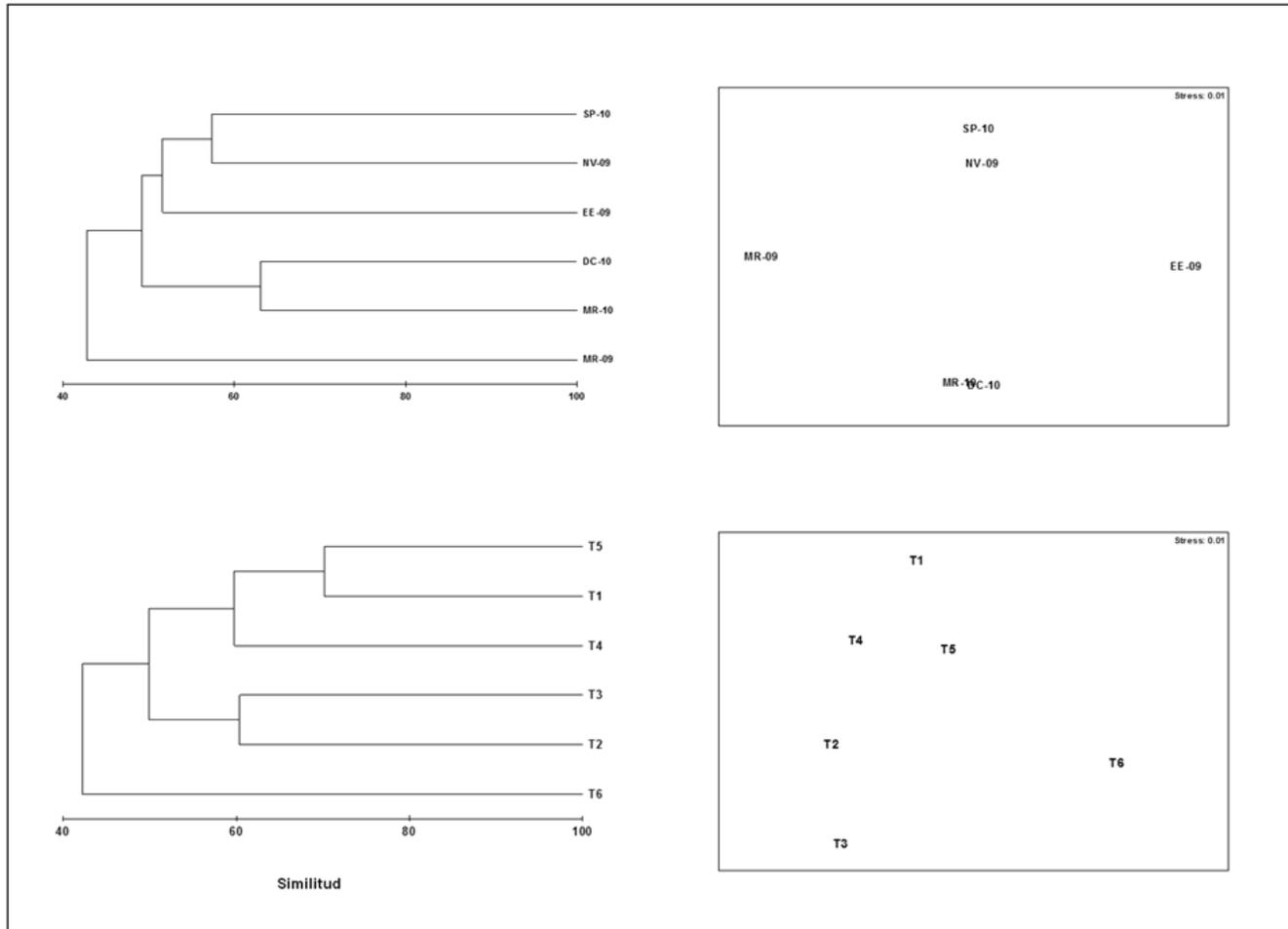


Figura 15. Diagramas de clasificación y ordenación de los meses de muestreo y unidades de muestreo (trasenctos). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE-09= Enero 2009, MR-09= Marzo 2009, JL-09= Julio 2009, NV-09= Noviembre 2009, MR-10= Marzo 2010, SP-10= Septiembre 2010, DC= Diciembre 2010. Abreviaturas de los transectos: T1, T2 y T4= coralino, T3= rocoso-coralino, T5= rocoso-arenoso, T6= arenoso.

El análisis de similitud indicó que la composición y abundancia de la ictiofauna no fue diferente entre épocas climáticas, unidades de muestreo, meses y años ($R < 0.1$).

La clasificación de las especies mostró la formación de ocho grupos, determinados por la abundancia y distribución de las especies que los integraron (Fig. 16). El grupo integrado *E. labriiformes*, *A. pacificus*, *C. caballus* destacó por su máxima similitud, la cual fue determinada por la reducida distribución, destacando que este grupo presentó nula similitud en relación a los demás grupos. Otro grupo que destacó por su máxima similitud, determinada por su baja abundancia y distribución restringida a un solo ambiente fue la integrada por *B. polylepis*, *D. holocanthus*, *H. chierchiae* y *U. concentricus*. *Thalassoma lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* estuvieron integradas a uno de los grupos más numerosos, el cual fue integrado por las especies de mayor distribución y abundancia.

De acuerdo a la prueba RELATE, existió una correlación entre la matriz de abundancia y la matriz de atributos del hábitat ($\rho = 0.45$; $p = 0.048$). El análisis BIOENV indicó que la diversidad del sustrato (DS) y la cobertura arenosa (ARE) fueron los atributos que mejor explicaron el arreglo íctico obtenido en los análisis de clasificación y ordenación ($\rho = 0.797$; $p = 0.032$). El análisis de correlación mostró que la equidad (J') se relacionó con la cobertura rocosa (ROC) (Tabla 3).

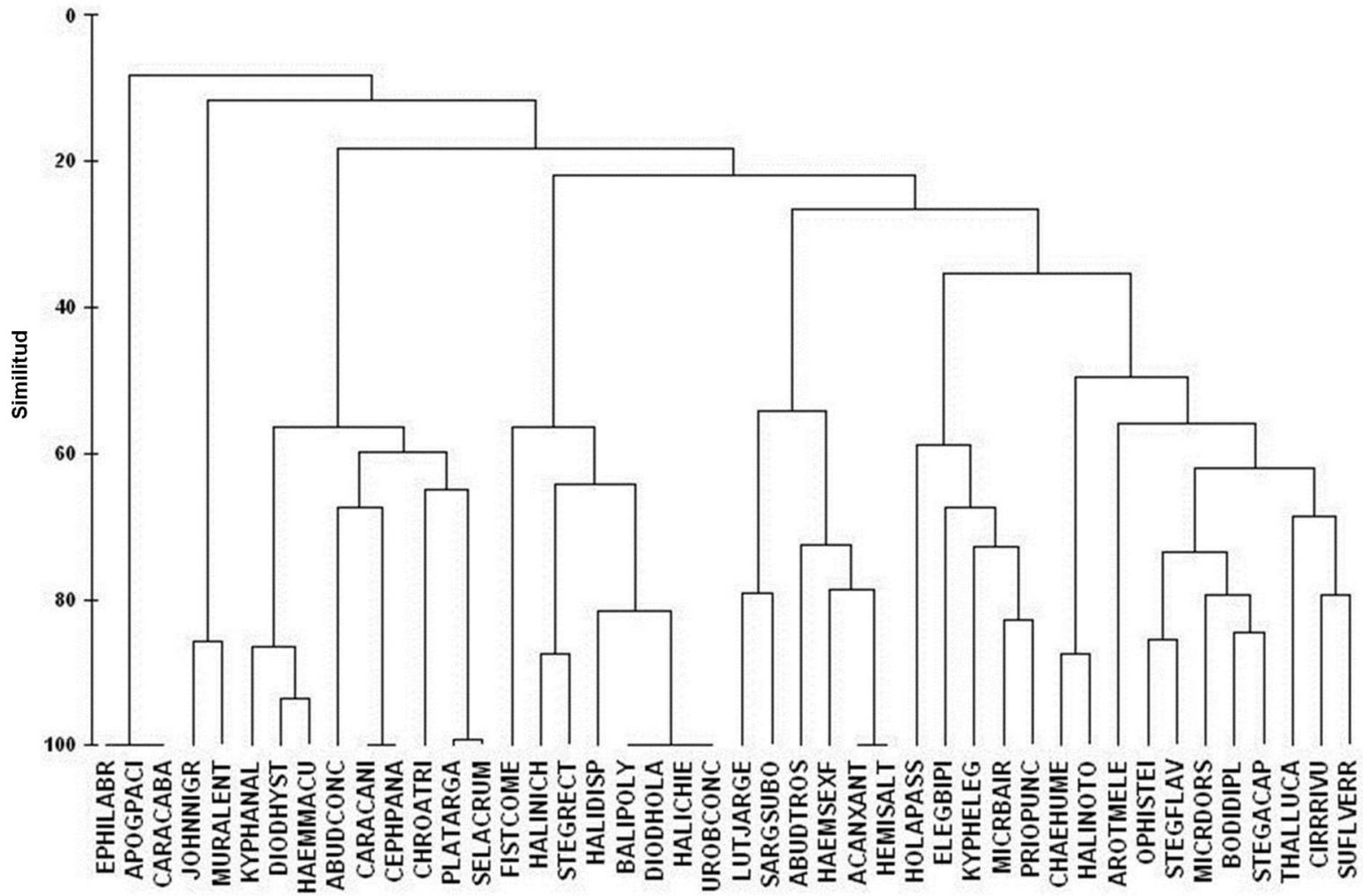


Figura 16. Diagrama de clasificación de las especies de peces de Chachacual.

Tabla 3. Coeficientes de correlación (ρ) entre los parámetros comunitarios y atributos del hábitat (* $p < 0.05$). Parámetros comunitarios: S= número de especies, N= abundancia, Da= riqueza de especies, H'n= diversidad, J'= equidad, D'= dominancia. Atributos del hábitat: DS= diversidad del sustrato, R= rugosidad, Z= profundidad, CCV= cobertura de coral vivo, ROC= cobertura rocosa, ARE= cobertura arenosa.

	DS	R	Z	CCV	ROC	ARE
S	-0,42008	-0,30802	-0,088235	-0,58215	-0,34786	0,85749
N	0.01	0,33395	0,2609	0,64734	0,42857	-0,84515
Da	-0,62106	-0,15179	-0,23191	-0,44137	-0,37143	0,77754
H'n	-0,62106	0,63754	0,17393	0,20597	0,37143	-0,16903
J'	-0,20702	0,69825	0,40584	-0,26482	0,88571*	-0,16903
D'	0,62106	-0,27323	0,28989	-0,029424	-0,25714	0,16903

Cacaluta

Resultado de la prospección visual, un total de seis transectos fueron distribuidos en la bahía tratando de representar los diferentes subsistemas (Fig. 17). La distribución fue la siguiente: ambiente coralino (T3, T4, T5 y T6), ambiente arenoso-rocoso (T1) y finalmente ambiente rocoso-coralino (T2).

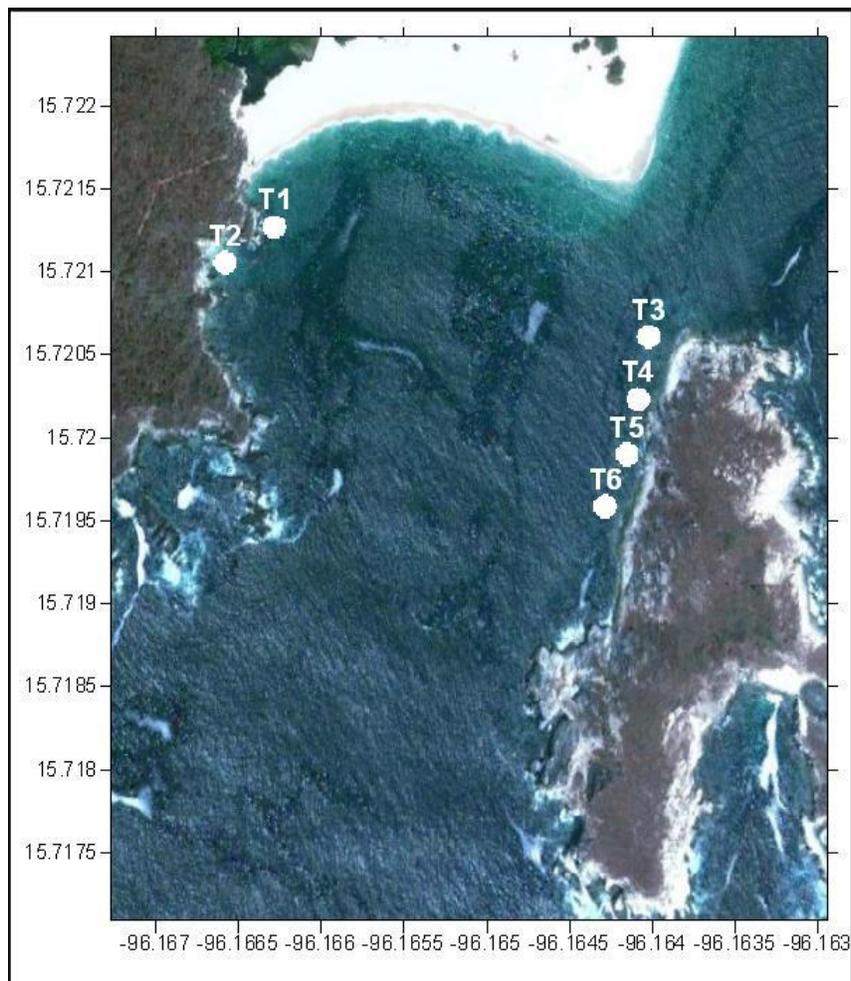


Figura 17. Distribución de las unidades de muestreo (transectos) en Cacaluta.

Se identificaron 49 especies que aportaron un total de 1609 individuos. Temporalmente, el valor mínimo de abundancia se presentó en septiembre y el máximo en noviembre, contrario a la equidad ya que esta fue mayor en noviembre y menor en septiembre (Fig.

18). El mayor número de especies, la mayor riqueza de especies y la mayor diversidad se registró en marzo (2010) y los valores mínimos de estos parámetros se registraron en enero (Fig. 18). La menor dominancia se registró en marzo (2009) y la mayor en enero (Fig. 18).

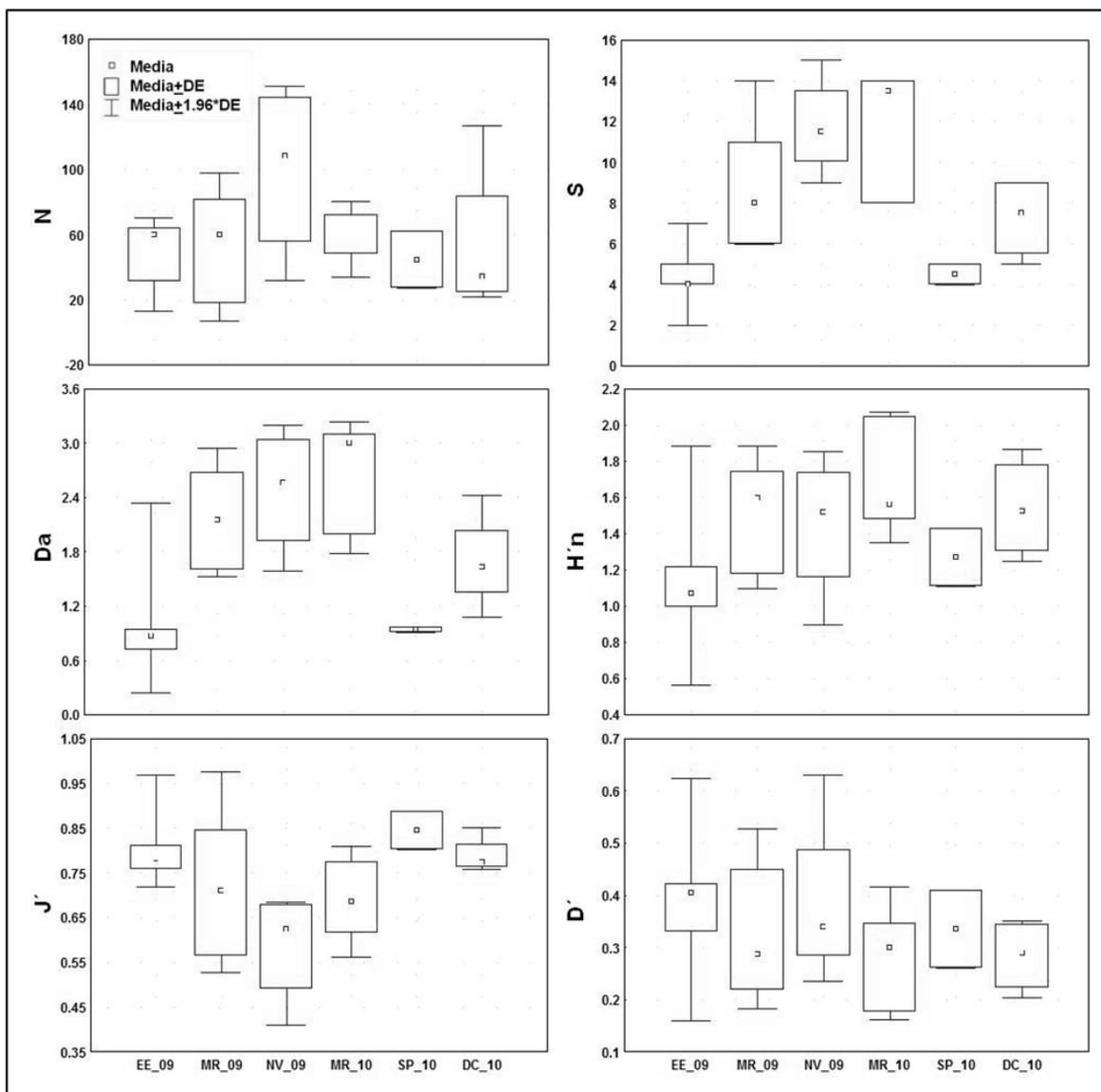


Figura 18. Variación temporal de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE_09= Enero 2009, MR_09= Marzo 2009, NV_09= Noviembre 2009, MR_10= Marzo 2010, SP_10= Septiembre 2010, DC= Diciembre 2010.

Entre épocas climáticas, la mayor abundancia ($\bar{X}=1520$), el mayor número de especies ($\bar{X}=9$ especies), la mayor riqueza de especies ($\bar{X}=2.038$) y diversidad ($\bar{X}=1.4745$) fueron

características de la época de sequía, mientras que la mayor equidad ($\bar{X}=0.8446$) y dominancia ($\bar{X}=0.3357$) se registraron en la época de lluvias. Estadísticamente, estos parámetros no presentaron diferencias significativas entre época climáticas.

Espacialmente, la mayor abundancia se registró en el ambiente coralino (T5) y la mínima en el ambiente arenoso-rocoso (T1) (Fig. 19). El mayor número de especies y riqueza de

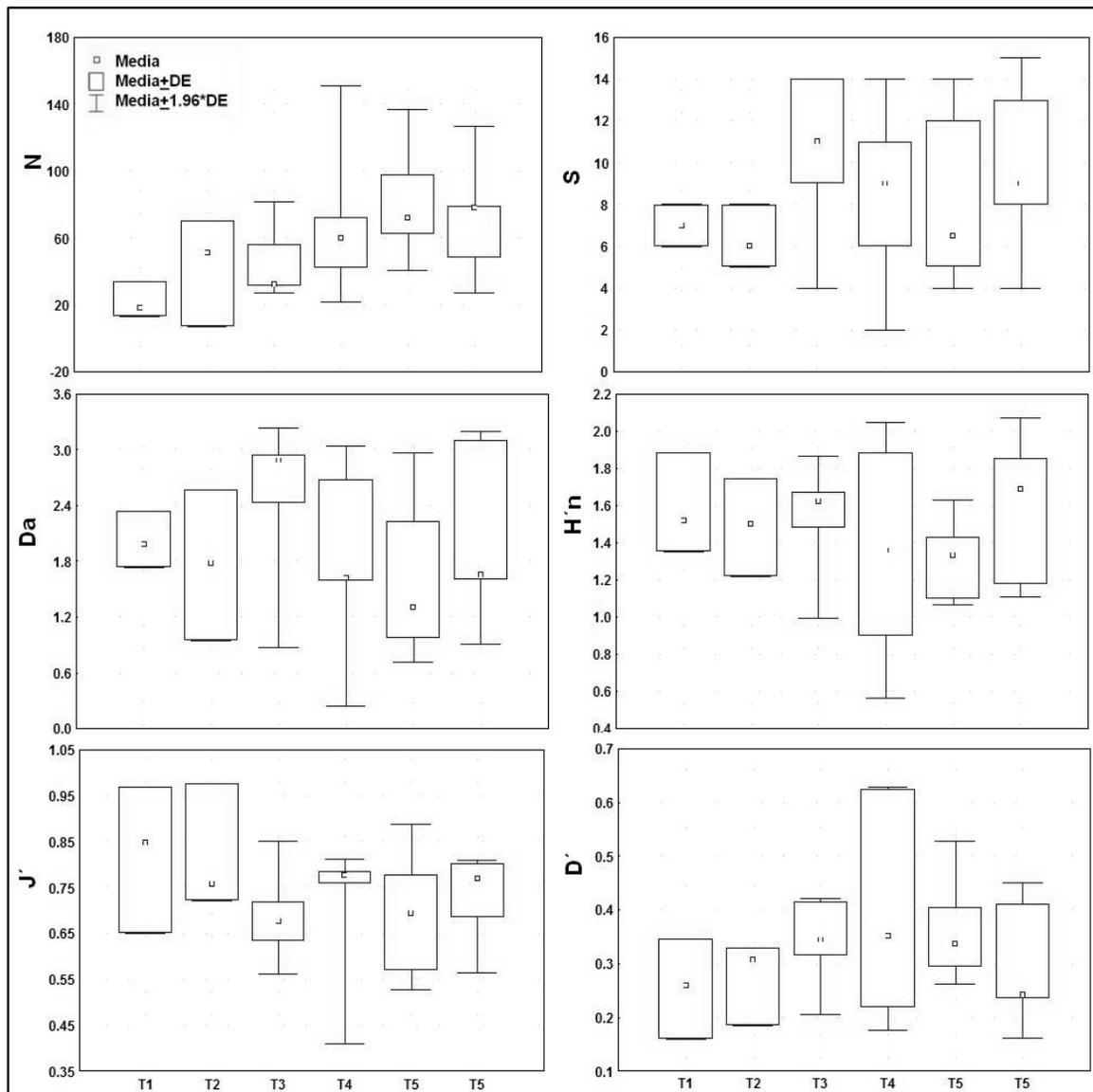


Figura 19. Variación espacial de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los transectos: T1= arenoso-rocoso, T2= rocoso-coralino, T3, T4, T5 y T6= coralino.

especies se registraron en el ambiente coralino (T3) y las menores en el ambiente coralino (T5), mientras que la mayor diversidad en el ambiente coralino (T6) y la menor en el ambiente coralino (T5) (Fig. 19). Los valores máximos de equidad se presentaron en el ambiente arenoso-rocoso (T1) y los mínimos en el ambiente coralino (T3) (Fig. 19). La mayor dominancia se registró ambientes coralinos (T3 y T4) y la menor en el ambiente coralino (T6) (Fig. 19).

Nueve especies presentaron una abundancia relativa acumulada superior al 85% de la abundancia total: *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis*, *S. crumenophthalmus*, *C. atrilobata*, *H. maculicauda*, *H. dispilus*, *A. meleagris* y *O. steindachneri*, mientras que tres presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%: *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *T. lucasanum*.

La clasificación de los meses de muestreo mostró un solo grupo (Fig. 20), constituido por marzo (2010), noviembre, marzo (2009) y enero, destacando los dos primeros meses por su alta similitud. Septiembre y diciembre presentaron nula similitud. La ordenación de los diferentes meses de muestreo presentó un valor de stress de 0.01 (Fig. 20), e indicó la alta similitud entre marzo (2009, 2010), noviembre y enero, así como la baja similitud de diciembre y septiembre.

La clasificación de los ambientes indicó la formación de un grupo (Fig. 20), el cual fue integrado por dos subgrupos, de estos subgrupos destacó por su alta similitud la asociación de los ambientes coralinos (T6 y T3). El segundo subgrupo fue integrado por los ambientes coralinos (T5 y T4). El ambiente arenoso-rocoso (T1) presentó baja similitud. La ordenación de los ambientes presentó un valor de stress de 0.01, e indicó la

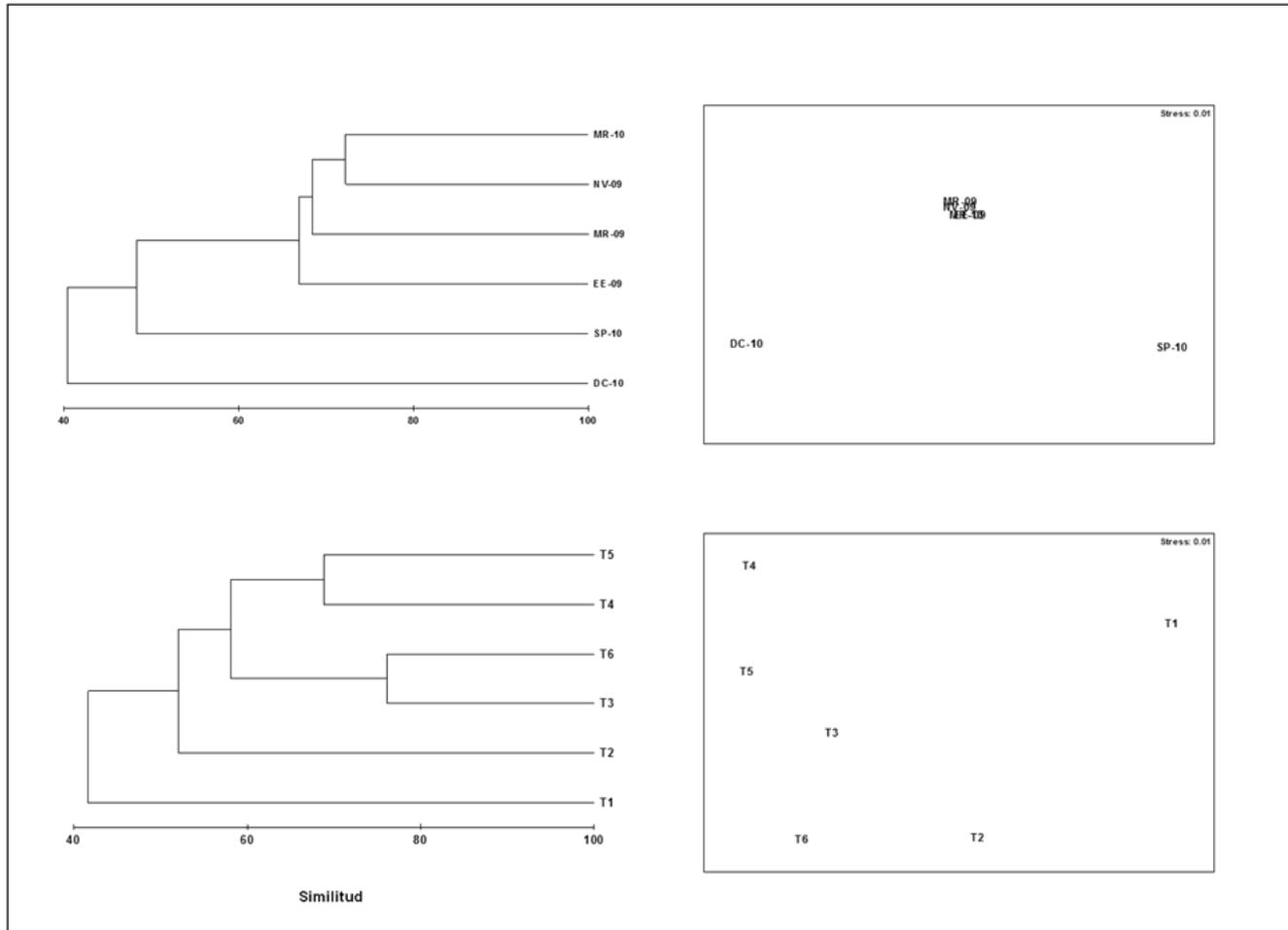


Figura 20. Diagramas de clasificación y ordenación de los meses de muestreo y unidades de muestreo (trasectos). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE-09= Enero 2009, MR-09= Marzo 2009, NV-09= Noviembre 2009, MR-10= Marzo 2010, SP-10= Septiembre 2010, DC-10= Diciembre 2010. Abreviaturas de los transectos: T1= arenoso-rocoso, T2= rocoso-coralino, T3, T4, T5 y T6= coralino.

baja similitud del ambiente arenoso-rocoso (T1) con relación a los demás ambientes (Fig. 20).

El análisis de similitud indicó que la composición y abundancia de la ictiofauna presentó una ligera diferenciación entre unidades de muestreo ($R=0.212$; $p=0.003$) y meses ($R=0.137$; $p=0.032$), no siendo así por época climática y años ($R<0.1$).

La clasificación de las especies mostró la formación de ocho grupos, determinados por la abundancia y distribución de las especies que los integraron (Fig. 21). El grupo integrado por *A. hispidus*, *A. concolor*, *Z. cornutus*, *M. lentiginosa* y *K. analogus* destacó por su máxima similitud determinada por su baja abundancia y reducida distribución. Otro grupo que destacó por su máxima similitud determinada por su baja abundancia y distribución restringida a un solo ambiente fue la integrada por *D. holocanthus*, *A. xanthopterus*, *H. flaviguttatum* y *H. maculicauda*. *C. caballus*, *A. pacificus* y *C. oxycephalus* conformaron un grupo de máxima similitud determinada por reducida distribución, este grupo presentó nula similitud en relación a los demás grupos. Finalmente, *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* estuvieron integradas a uno de los grupos más numerosos, este grupo fue integrado por las especies de mayor distribución y abundancia.

De acuerdo a la prueba RELATE existió una correlación significativa entre la matriz de abundancia y la matriz de atributos del hábitat ($p=0.661$; $p=0.048$). El análisis BIOENV indicó que la cobertura de coral vivo (CCV) y cobertura arenosa (ARE) fueron los atributos que mejor explicaron el arreglo íctico obtenido en los análisis de clasificación y ordenación ($p=0.939$; $p=0.01$). El análisis de correlación mostró que el número de especies (S) se relacionó con la profundidad (Z). La equidad se relacionó con la cobertura rocosa (ROC) y negativamente con la cobertura de coral vivo (CCV) y profundidad (Z) (Tabla 4).

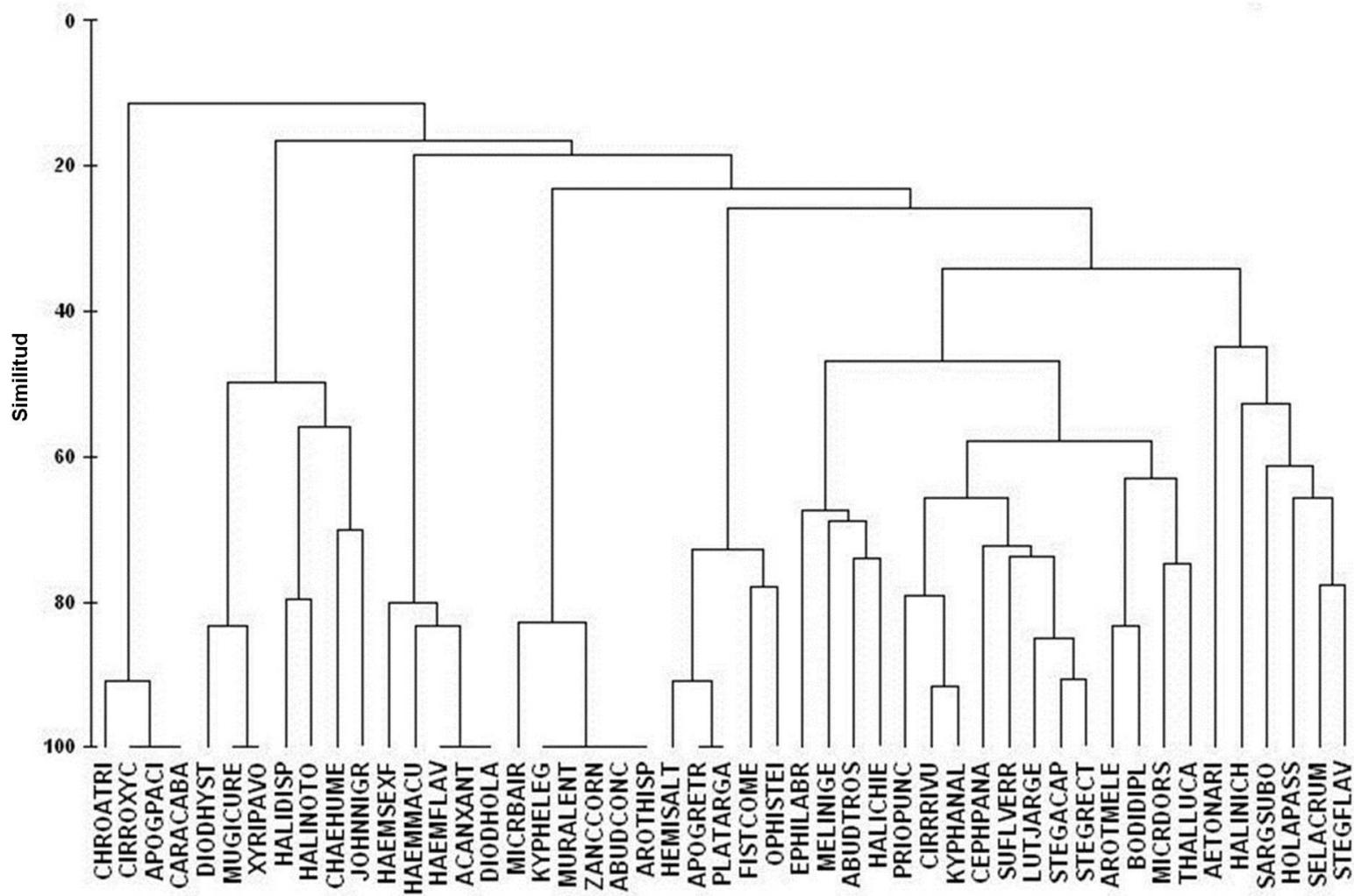


Figura 21. Diagrama de clasificación de las especies de peces de Cacaluta.

Tabla 4. Coeficientes de correlación (ρ) entre los parámetros comunitarios y atributos del hábitat (* $p < 0.05$). Parámetros comunitarios: S= número de especies, N= abundancia, Da= riqueza de especies, H'n= diversidad, J'= equidad, D'= dominancia. Atributos del hábitat: DS= diversidad del sustrato, R= rugosidad, Z= profundidad, CCV= cobertura de coral vivo, ROC= cobertura rocosa, ARE= cobertura arenosa.

	DS	R	Z	CCV	ROC	ARE
S	-0,65465	0,14286	0,88571*	0,63754	-0,61721	-0,39279
N	-0,39279	0,65714	0,6	0,69825	-0,52463	-0,65465
Da	0,39279	-0,77143	0,085714	-0,33395	0,37033	0,13093
H'n	-0,39279	-0,42857	0,25714	0,21251	-0,37033	0,13093
J'	0,39279	-0,085714	-0,82857*	-0,94112*	0,83324*	0,65465
D'	-0,39279	0,2	0,48571	0,94112*	-0,83324*	-0,65465

Maguey

Como resultado de la prospección visual, un total de 9 transectos se distribuyeron en los diferentes subsistemas de la bahía (Fig. 22). La distribución fue la siguiente: ambiente coralino (T7), ambiente coralino-rocoso (T3 y T8), ambiente rocoso-coralino (T2 y T9), ambiente rocoso (T1), ambiente rocoso-arenoso-coralino (T6) y finalmente ambiente arenoso (T4 y T5).

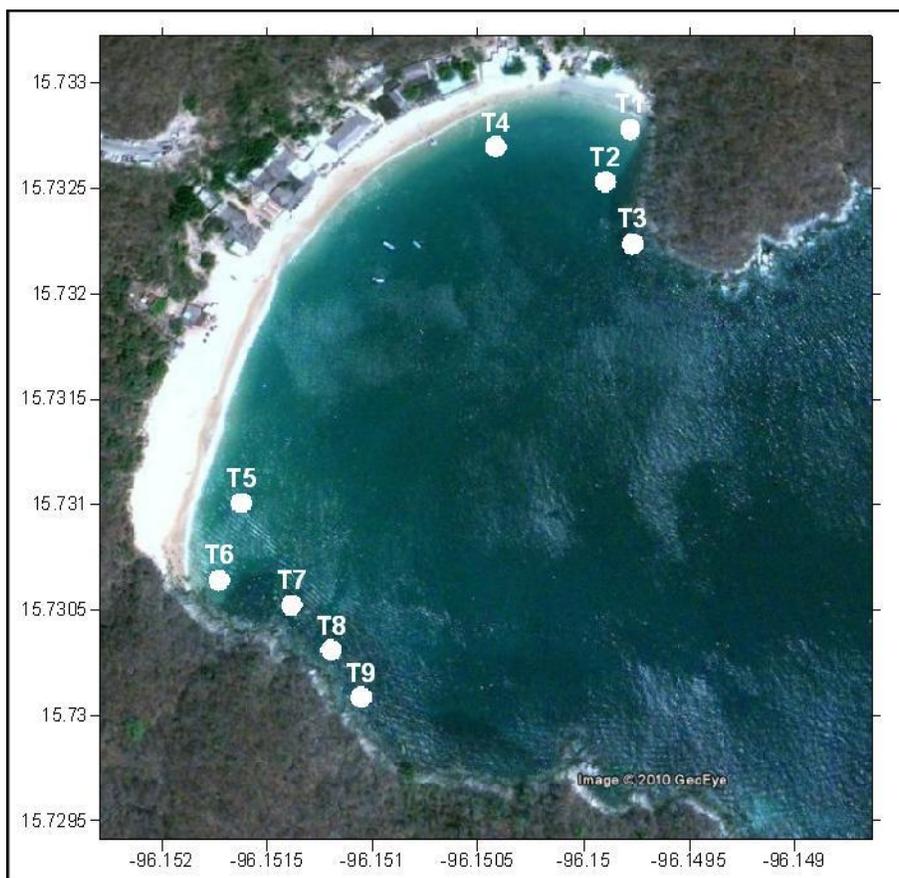


Figura 22. Distribución de las unidades de muestreo (transectos) en Maguey.

Se identificaron 69 especies que aportaron un total de 4387 individuos. Temporalmente, la mayor abundancia se presentó en marzo (2010) y la mínima en septiembre (Fig. 23). El mayor número de especies, la mayor riqueza de especies y diversidad se registraron en marzo (2009) y los menores en enero (Fig. 23). La mayor equidad se registró en enero y

la menor en noviembre (Fig. 23). La menor dominancia se registró en marzo (2009) y julio mientras que la mayor en marzo (2010) (Fig. 23).

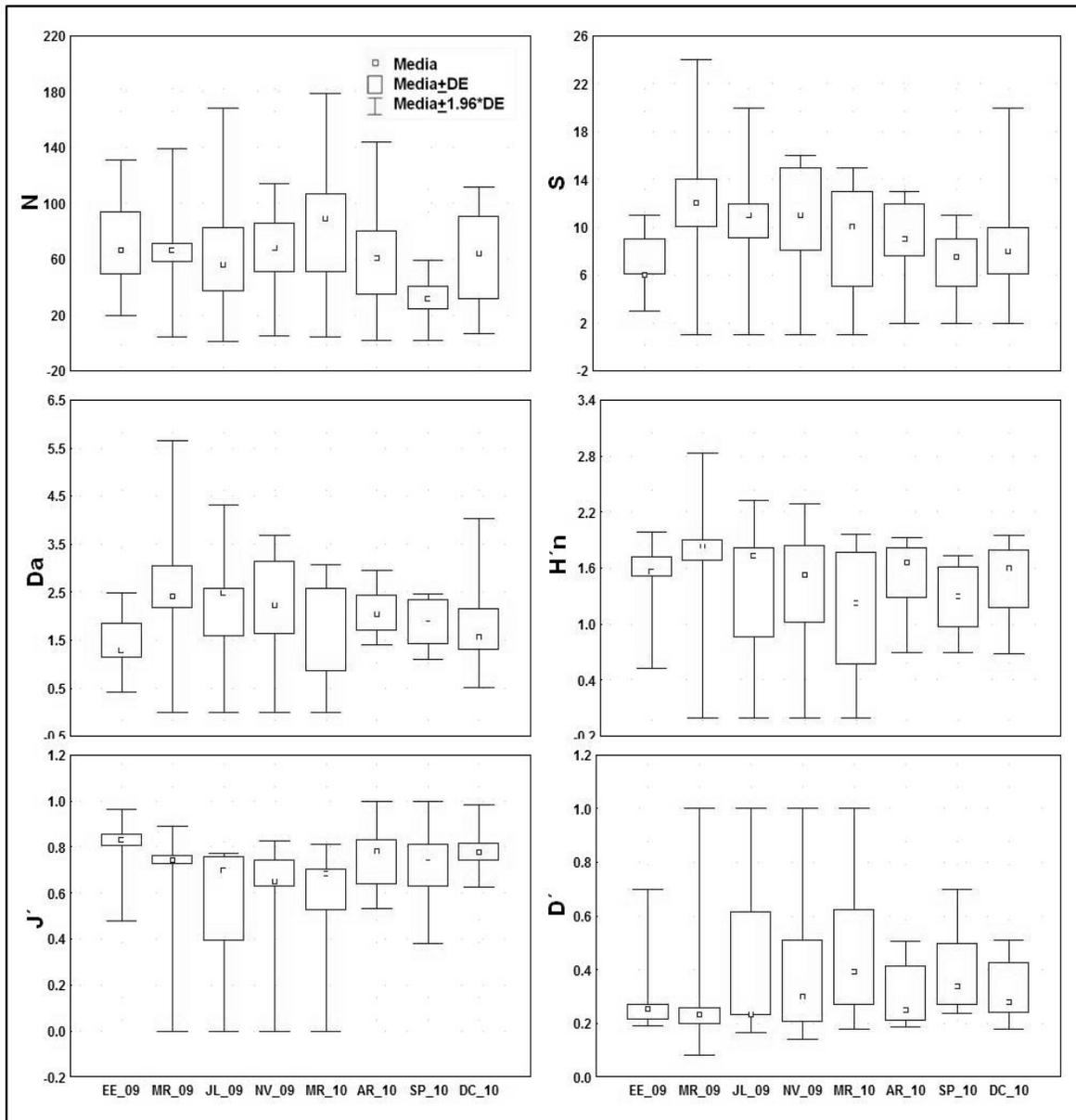


Figura 23. Variación temporal de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE_09= Enero 2009, MR_09= Marzo 2009, JL_09= Julio 2009, NV_09= Noviembre 2009, MR_10= Marzo 2010, AR_10= Abril 2010, SP_10= Septiembre 2010, DC= Diciembre 2010.

Entre épocas climáticas, la mayor abundancia (3549 individuos), número de especies (\bar{X} =9 especies), diversidad (\bar{X} =1.5284) y equidad (\bar{X} =0.6929) fueron características de la

época de sequía, mientras que en la época de lluvias se registró la mayor riqueza de especies ($\bar{X}=2.211$) y la mayor dominancia ($\bar{X}=0.4279$).

Estadísticamente, la abundancia presentó diferencias significativas entre época climáticas ($U=315$, $p=0.026$). La equidad ($U=28$, $p=0.0401$) y dominancia ($U=24$, $p=0.0472$) fue significativamente diferente antes y después de la mortalidad coralina, en este sentido la mayor equidad se registró antes de la mortalidad ($\bar{X}=0.7923$), mientras que la dominancia ($\bar{X}=0.2985$) se incrementa posterior a este disturbio.

Espacialmente, la mayor abundancia se registró en el ambiente rocoso-coralino (T2) y la menor en los ambientes arenosos (T4 y T5) (Fig. 24). Los valores máximos de número de especies, riqueza de especies y diversidad se presentaron en el ambiente rocoso-arenoso-coralino (T6) y los menores en los ambientes arenosos (T4 y T5), contrario a la dominancia, ya que esta fue mayor en los ambientes arenosos (T4 y T5) y menor en el ambiente rocoso-arenoso-coralino (T6) (Fig. 24). Los valores máximos de equidad se registraron en el ambiente coralino-rocoso y rocoso-arenoso-coralino (T3 y T6) y los mínimos en el ambiente rocoso (T1) (Fig. 24).

15 especies presentaron una abundancia relativa acumulada superior al 85% de la abundancia total: *S. acapulcoensis*, *T. lucasanum*, *C. atrilobata*, *H. maculicauda*, *M. dorsalis*, *P. punctatus*, *C. caballus*, *A. troschellii*, *S. crumenophthalmus*, *C. oxycephalus*, *O. steindachneri*, *B. diplotaenia*, *F. commersonii*, *H. notospilus* y *S. flavilatus*, mientras que dos especies presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%, estas fueron *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis*.

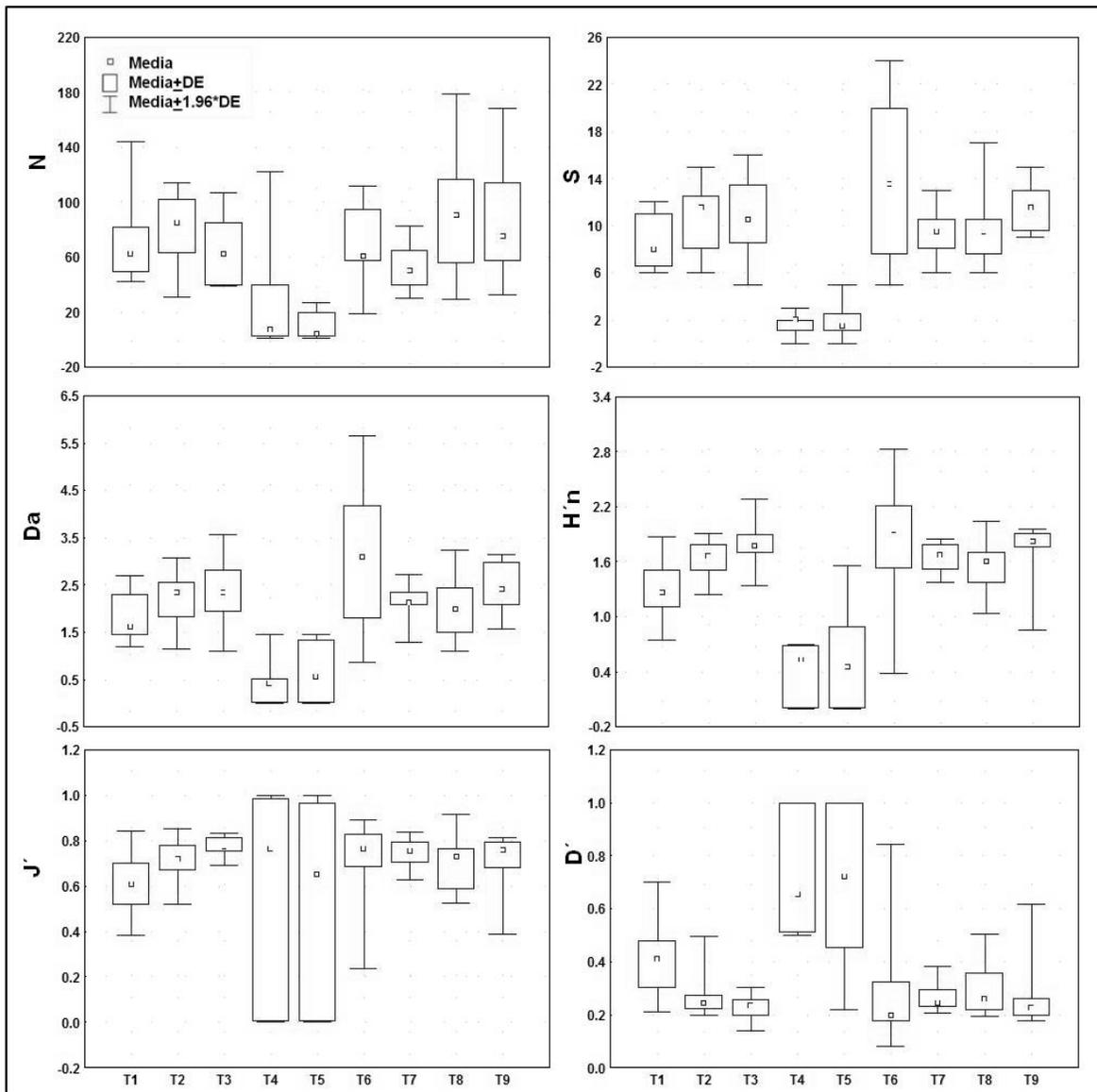


Figura 24. Variación espacial de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los transectos: T1= rocoso, T2=rocoso-coralino, T3= coralino-rocoso, T4= arenoso, T5=arenoso, T6=rocoso-arenoso-coralino, T7=coralino, T8= coralino-rocoso, T9= rocoso-coralino.

La clasificación de los meses de muestreo mostró tres grupos (Fig. 25), el primero y de mayor similitud fue constituido por septiembre y noviembre, el segundo grupo fue integrado por abril y marzo (2010), enero y diciembre destacando los dos primeros por su alta similitud. El tercer grupo fue conformado por julio y marzo (2009). La ordenación de los diferentes meses de muestreo presentó un valor de stress de 0.07, e indicó alta

similitud entre marzo (2010), abril y enero, así como baja similitud de julio y marzo (2010) (Fig. 25).

La clasificación de los ambientes mostró la formación de tres grupos (Fig. 25), el primero y de mayor similitud fue constituido por dos subgrupos, el primer subgrupo integro a los ambientes coralino-rocoso y rocoso-coralino (T8 y T9), el segundo subgrupo fue conformado por rocoso-coralino, coralino-rocoso y coralino (T2, T3 y T7). El segundo grupo fue formado por los ambientes rocoso-arenoso-coralino y rocoso (T6 y T1), los ambientes arenosos (T5 y T4) integraron el tercer grupo destacando por la baja similitud entre ellos y el resto de los ambientes. La ordenación de los ambientes presentó un valor de stress de 0.00, e indicó la baja similitud de los ambientes arenosos (T5 y T4), así como con los demás ambientes. Los ambientes coralino, coralino-rocoso, coralino-rocoso y rocoso-coralino (T7, T3, T8 y T9) presentaron alta similitud (Fig. 25).

El análisis de similitud indicó que la composición y abundancia íctica fue diferente entre unidades de muestreo ($R=0.420$, $p=0.001$), así como antes y después de la mortalidad coralina ($R=0.35$, $p=0.009$), no siendo así por meses, época climática y años ($R<0.1$). En la tabla cinco se muestran las especies responsables de la diferenciación respecto al evento de mortalidad coralina.

La clasificación de las especies mostró la formación de 12 grupos, determinados por la abundancia y distribución de las especies que los integraron (Fig. 26). El grupo integrado por *L. colorado*, *H. flaviguttatum*, *G. speciosus*, *E. bipinnulata*, *O. meleagris*, *N. taeniourus* y *H. sexfaciatum*, destacó por su máxima similitud determinada por su baja abundancia y distribución reducida a un solo ambiente. Otro grupo que destacó por su máxima similitud determinada por su baja abundancia y distribución restringida, fue la integrada por *A.*

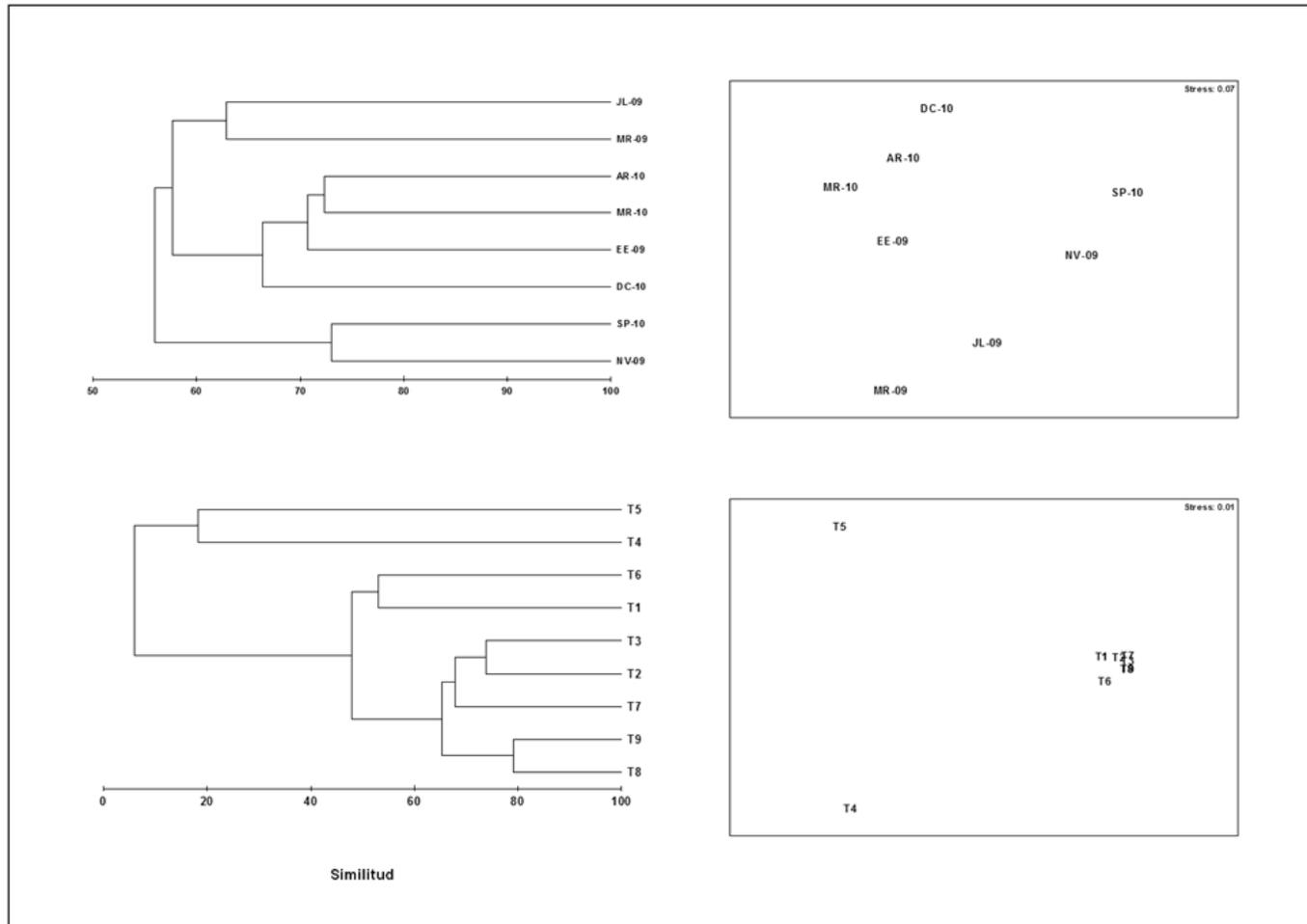


Figura 25. Diagramas de clasificación y ordenación de los meses de muestreo y unidades de muestreo (trasectos). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE-09= Enero 2009, MR-09= Marzo 2009, JL-09= Julio 2009, NV-09= Noviembre 2009, MR-10= Marzo 2010, AR-10= Abril 2010, SP-10= Septiembre 2010, DC-10= Diciembre 2010. Abreviaturas transectos: T1= rocoso, T2=rocoso-coralino, T3= coralino-rocoso, T4= arenoso, T5=arenoso, T6=rocoso-arenoso-coralino, T7=coralino, T8= coralino-rocoso, T9= rocoso-coralino.

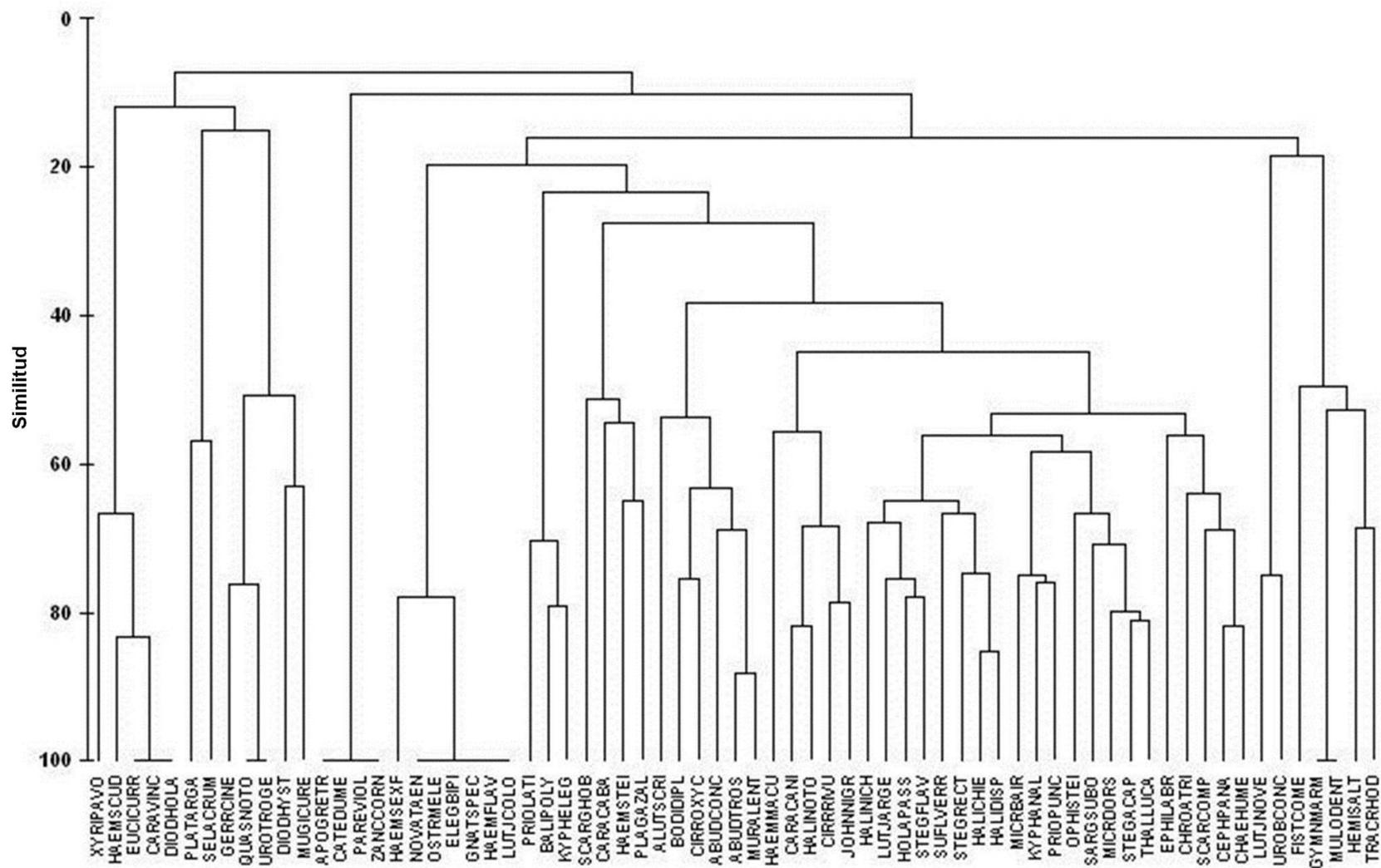


Figura 26. Diagrama de clasificación de las especies de peces de Maguay.

restrosella, *C. dumerilli*, *P. viola* y *Z. cornutus*. *Diodon holocanthus*, *C. vinctus*, *E. currani*, *H. scudderii* y *I. pavo* integraron un grupo de alta similitud destacando por su baja similitud. Finalmente, *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* estuvieron integradas a uno de los grupos más números, este grupo fue integrado por las especies de mayor distribución y abundancia.

Tabla 5. Resultados del análisis de porcentajes de similitud (SIMPER). AP1= abundancia promedio anterior al disturbio; AP2= abundancia promedio posterior al disturbio, DIP= disimilitud promedio; Dis= disimilitud; DS= desviación estándar; CTB= contribución porcentual; ACM= porcentaje acumulativo

Especies	AP 1	AP 2	DIP	Dis/DS	CTB%	ACM%
MICRBAIR	1.33	0.22	2.98	1.14	5.22	5.22
HALIDISP	1.17	0.94	2.89	1.1	5.07	10.29
BODIDIPL	0.33	0.72	2.88	1.06	5.04	15.33
PRIOPUNC	8.67	0.61	2.62	0.99	4.6	19.92
CHROATRI	17.5	18.83	2.56	0.96	4.49	24.41
HALINOTO	0.33	0.72	2.22	0.9	3.89	28.3
CIRROXYC	2.5	0	2.2	0.82	3.85	32.15
KYPHELEG	1.5	0.5	2.17	0.98	3.8	35.95
OPHISTEI	0.33	0.89	2.13	0.86	3.73	39.68
CEPHPANA	0.33	0.28	2.02	0.83	3.54	43.22
JOHNNIGR	0.5	0.11	1.88	0.73	3.3	46.52
STEGFLAV	0.83	0.83	1.73	0.72	3.03	49.55
HALICHIE	0	0.39	1.64	0.68	2.86	52.41
LUTJARGE	0.67	0.22	1.6	0.66	2.79	55.2
HOLAPASS	0.5	0.28	1.6	0.66	2.79	57.99
FISTCOME	1	0.89	1.59	0.7	2.79	60.78
LUTJNOVE	0.5	0	1.59	0.7	2.79	63.57
EPHILABR	0.33	0.17	1.56	0.6	2.72	66.29
SELACRUM	10.83	0	1.38	0.69	2.41	68.7
CARACABA	0.5	1	1.36	0.6	2.39	71.09
KYPHANAL	0.33	0.17	1.33	0.61	2.34	73.43
CIRRRIVU	0.17	0.11	1.17	0.55	2.05	75.48
SARGSUBO	0	0.22	1.13	0.52	1.98	77.46
THALLUCA	12.83	15.44	1.05	0.44	1.83	79.29
PRIOLATI	0.33	0	1.05	0.44	1.8	81.09
STEGRECT	0	0.33	1.03	0.52	1.8	82.89

Continuación Tabla 5

Especies	AP 1	AP 2	DIP	Dis/DS	CTB%	ACM%
SCARCOMP	0	0.61	1.02	0.52	1.78	84.67
CHAEHUME	0.5	0.11	0.98	0.55	1.72	86.39
ABUDCONC	0.17	0.06	0.8	0.5	1.4	87.79
HALINICH	0	0.44	0.79	0.43	1.38	89.17
UROBCONC	0.17	0	0.76	0.44	1.33	90.5

De acuerdo a la prueba RELATE existió una correlación significativa entre la matriz de abundancia y la matriz de atributos del hábitat ($\rho=0.658$; $p=0.003$). El análisis BIOENV indicó que la diversidad de sustrato (DS), rugosidad (R) y la cobertura arenosa (ARE) fueron los atributos que mejor explicaron el arreglo íctico obtenido en los análisis de clasificación y ordenación ($\rho=0.633$; $p=0.004$). El análisis de correlación mostró que el número de especies (S), abundancia (N) y diversidad ($H'n$) presentaron una fuerte relación con la diversidad del sustrato (DS) y rugosidad (R), mientras que la riqueza (Da) únicamente se relacionó con la diversidad del sustrato (DS). Destacó la serie de relaciones negativas de la cobertura arenosa (ARE) respecto a la abundancia (N), diversidad ($H'n$) y equidad (J') (Tabla 6).

Tabla 6. Coeficientes de correlación (ρ) entre los parámetros comunitarios y atributos del hábitat (* $p<0.05$). Parámetros comunitarios: S= número de especies, N= abundancia, Da= riqueza de especies, $H'n$ = diversidad, J' = equidad, D' = dominancia. Atributos del hábitat: DS= diversidad del sustrato, R= rugosidad, Z= profundidad, CCV= cobertura de coral vivo, ROC= cobertura rocosa, ARE= cobertura arenosa.

	DS	R	Z	CCV	ROC	ARE
S	0,77745*	0,69349*	0,52891	0,35306	0,41441	-0,60983
N	0,60305*	0,83697*	0,40461	0,40644	0,57012	-0,77384*
Da	0,78035*	0,60888	0,48771	0,26318	0,35181	-0,48769
$H'n$	0,71102*	0,67877*	0,57637	0,46726	0,40249	-0,69445*
J'	0,57129	0,4211	0,48558	0,66495	0,19773	-0,69885*
D'	-0,60368	-0,64182*	-0,57804	-0,60938	-0,37045	0,78648*

Órgano

Resultado de la prospección visual, se distribuyeron un total de cinco transectos tratando de representar los diferentes subsistemas de la bahía (Fig. 27). La distribución fue la siguiente: ambiente coralino (T2, T3 y T4), ambiente rocoso-arenoso (T1) y finalmente ambiente rocoso-coralino (T5).

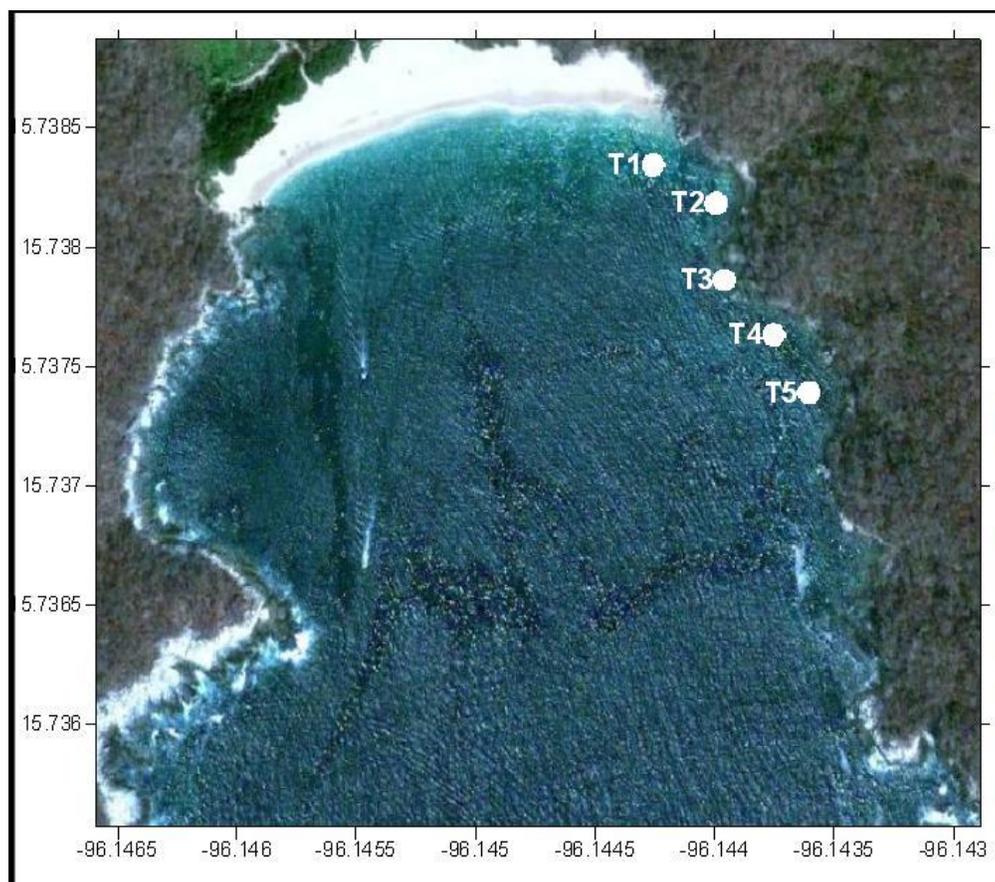


Figura 27.- Distribución de las unidades de muestreo (transectos) en Órgano.

Se identificaron 56 especies que aportaron un total de 1755 individuos. Temporalmente, el valor mínimo de abundancia se presentó en septiembre y el máximo en enero (Fig. 28). El mayor número de especies, la mayor riqueza de especies y diversidad se registraron en

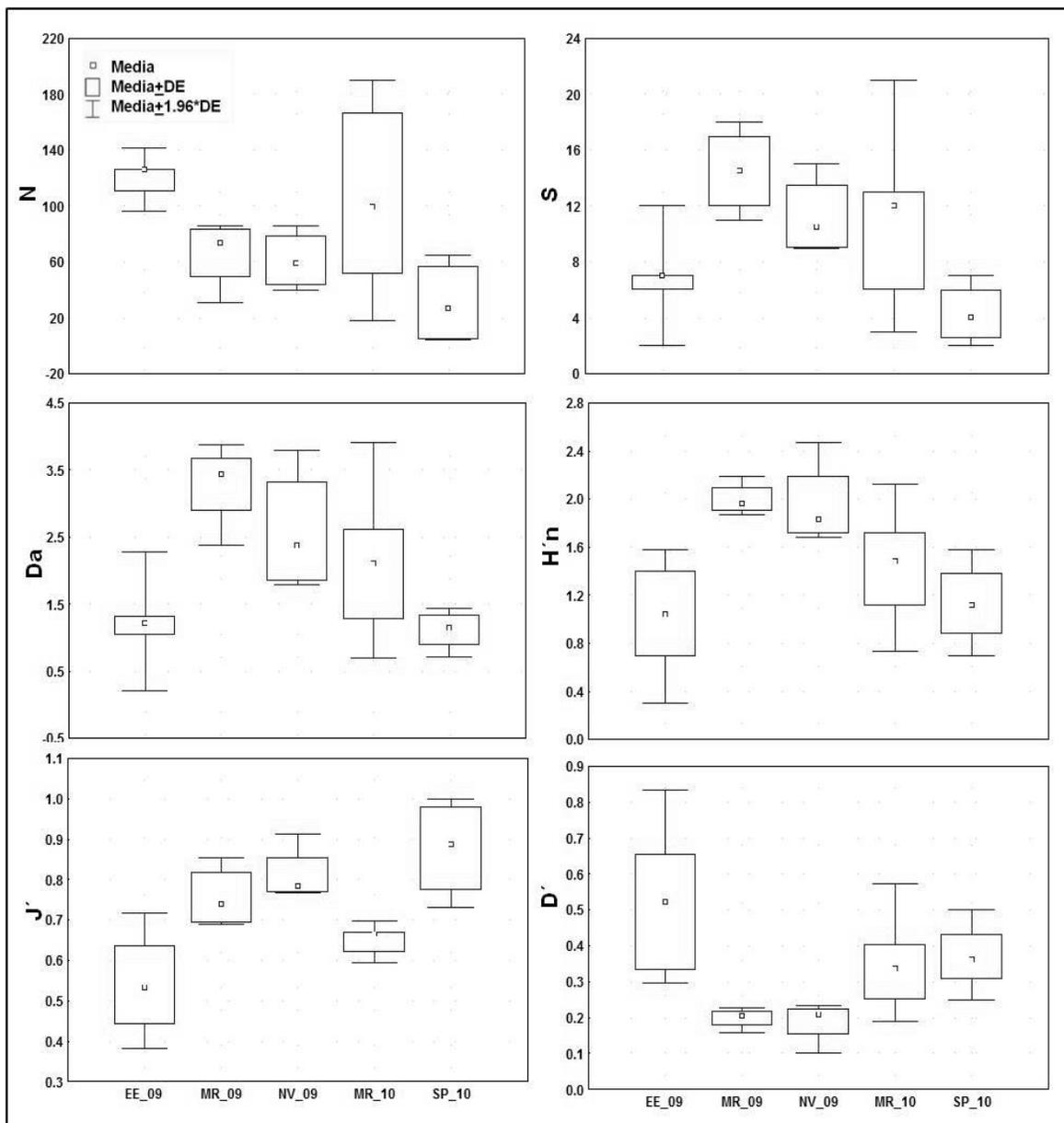


Figura 28. Variación temporal de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE_09= Enero 2009, MR_09= Marzo 2009, NV_09= Noviembre 2009, MR_10= Marzo 2010, SP_10= Septiembre 2010.

marzo (2009), mientras que el menor número de especies en septiembre y en enero la menor riqueza de especies y diversidad (Fig. 28). La mayor equidad se registró en septiembre y la menor en enero (Fig. 28). La menor dominancia se registró en marzo (2009) y noviembre y la mayor en enero (Fig. 28).

Entre épocas climáticas, la mayor abundancia (1633 individuos), el mayor número de especies ($\bar{X}=10$ especies), la mayor riqueza de especies ($\bar{X}=2.225$) y diversidad ($\bar{X}=1.553$) fueron características de la época de sequía, mientras que en la época de lluvias se registró la mayor equidad ($\bar{X}=0.8765$) y la mayor dominancia ($\bar{X}=0.3672$). La abundancia ($t=2.4311$, $gl=30$, $p=0.024$), el número de especies ($t=2.4506$, $gl=30$, $p=0.023$) y equidad ($t= -2.68$, $gl=30$, $p=0.014$) fueron diferentes entre épocas climáticas.

Espacialmente, el ambiente rocoso-coralino (T5) registró la mayor abundancia y la mínima en el ambiente rocoso-arenoso (T1) (Fig. 29). El mayor número de especies y la mayor riqueza de especies se presentaron en el ambiente rocoso-arenoso (T1) y los menores en el ambiente rocoso-coralino (T5) (Fig. 29). Los valores máximos de diversidad y equidad se presentan en el ambiente coralino (T4) y los menores en el ambiente rocoso-coralino (T5) (Fig. 29). El ambiente que registró la mayor dominancia fue el ambiente rocoso-coralino (T5) y la menor en el ambiente coralino (T2) (Fig. 29).

Las especies *C. atrilobata*, *S. acapulcoensis*, *H. thrissina*, *T. lucasanum*, *A. pacificus*, *H. sexfaciatum*, *M. dorsalis*, *S. crumenophthalmus*, *C. oxycephalus*, *A. troschellii*, *H. maculicauda*, *F. commersonii* y *H. saltator* presentaron una abundancia acumulada superior al 85% de la abundancia total, mientras que *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%.

La clasificación de los meses de muestreo mostró un grupo (Fig. 30), cual fue constituido por noviembre, marzo (2009) y septiembre, destacando los dos primeros por su alta similitud. Enero, fue el mes que presentó nula similitud respecto a los demás meses. La

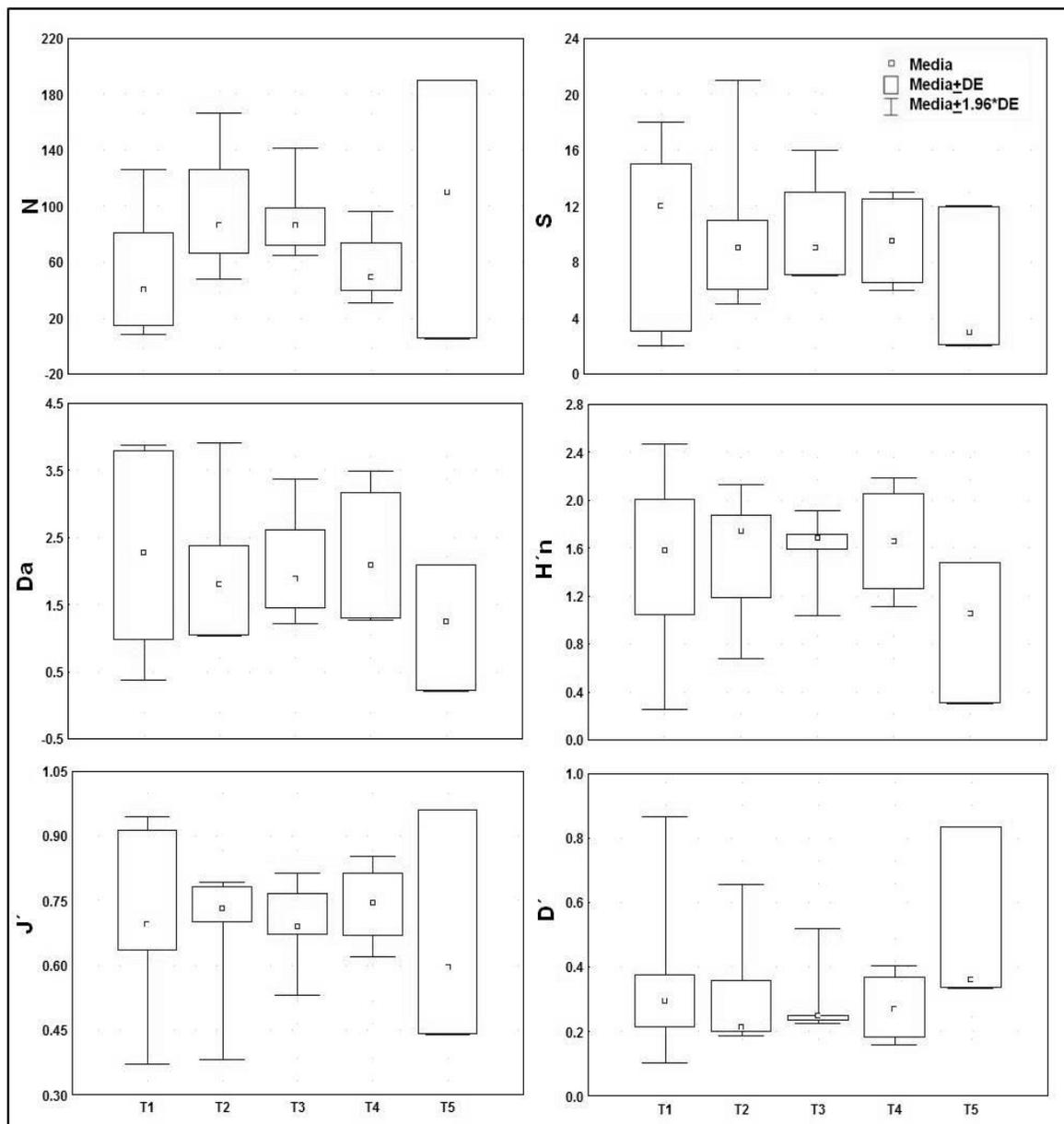


Figura 29. Variación espacial de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los transectos: T1= rocoso-arenoso, T2, T3 y T4= coralino, T5= rocoso-coralino.

ordenación de los diferentes meses de muestreo presentó un valor de stress de 0.00, e indicó la alta similitud entre marzo (2009) y noviembre, así como la baja similitud de enero (Fig. 30).

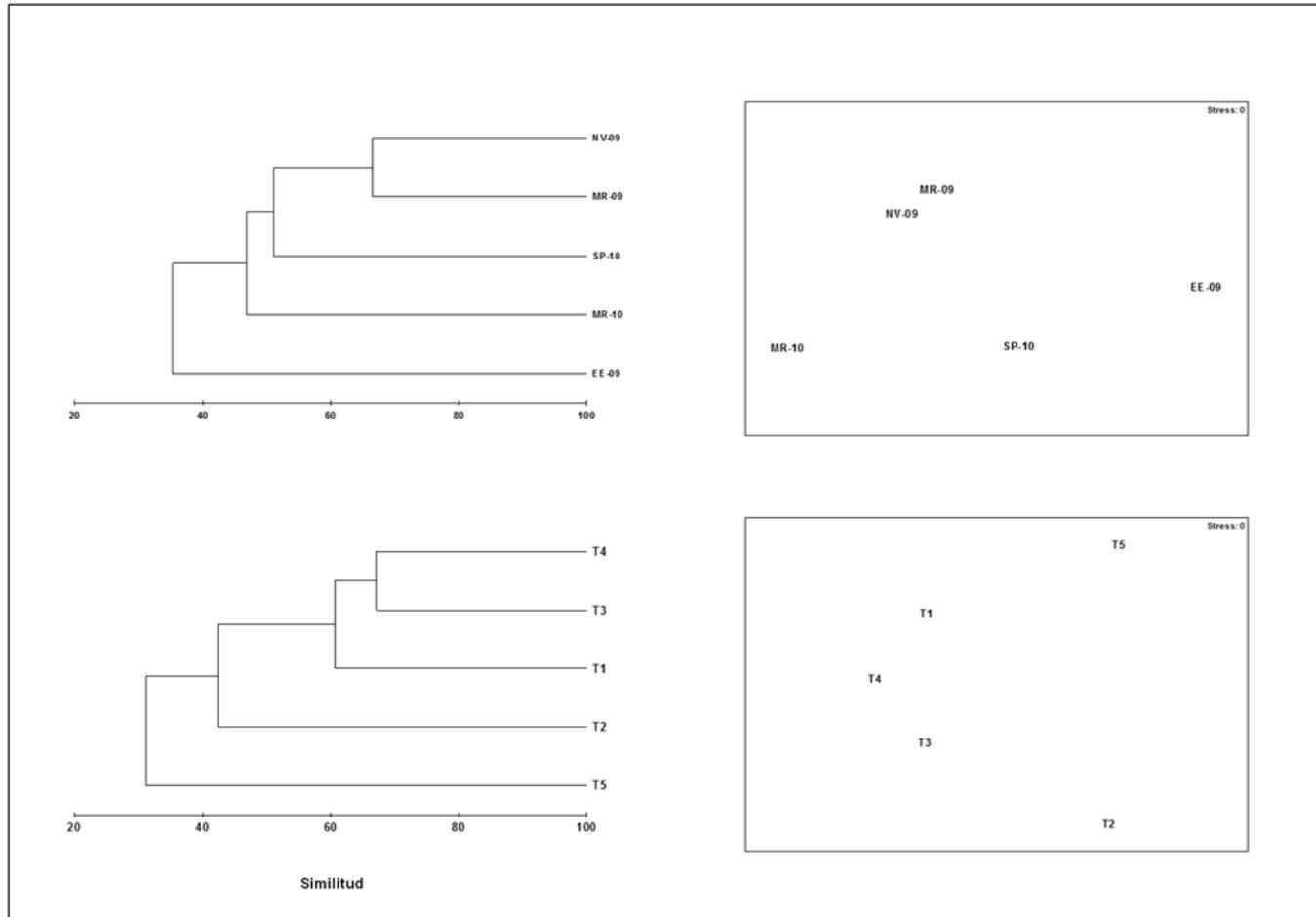


Figura 30. Diagramas de clasificación y ordenación de los meses de muestreo y unidades de muestreo (trasenctos). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE-09= Enero 2009, MR-09= Marzo 2009, NV-09= Noviembre 2009, MR-10= Marzo 2010, SP-10= Septiembre 2010. Abreviaturas de los transectos: T1= rocoso-arenoso, T2, T3 y T4= coralino, T5= rocoso-coralino.

La clasificación de los ambientes mostró la formación de un solo grupo, este grupo fue integrado por los ambientes coralinos (T3 y T4). Destaco la escasa similitud del ambiente rocoso-coralino (T5), respecto a los demás ambientes (Fig. 30). La ordenación de los ambientes presentó un valor de stress de 0.00, e indicó la baja similitud de los ambientes rocoso-coralino y coralino (T5 y T2) con relación a los demás ambientes (Fig. 30).

El análisis de similitud reveló que la composición y abundancia de la ictiofauna fue modestamente diferente entre meses ($R=0.133$, $p=0.037$) y época climática ($R=0.151$, $p=0.018$), no siendo así entre unidades de muestreo y años ($R<0.1$).

La clasificación de las especies mostró la formación de siete grupos, determinados por la abundancia y distribución de las especies que los integraron (Fig. 31). Dos grupos destacaron por su máxima similitud entre las especies que los integraron así como la nula similitud entre ellos y el resto de los grupos, resultado de su baja abundancia y distribución restringida a un solo ambiente. El primer grupo fue integrado por *C. caballus*, *D. holocanthus*, *E. currani*, *K. analogus*, *K. elegans*, *M. bairdii*, *M. tigrinus* y *I. pavo*. El segundo fue integrado por *N. taeniourus*, *U. concentricus*, *U. rogersi*, *C. rivulatus* y *G. marmorata*. *Thalassoma lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* estuvieron integradas a uno de los grupos más números, este grupo fue integrado por las especies de mayor distribución y abundancia.

De acuerdo a la prueba RELATE, no existió una correlación entre la matriz de abundancia y la matriz de atributos del hábitat ($\rho=0.115$; $p>0.05$). El análisis BIOENV confirmó lo anterior, ya que no reveló la influencia significativa de algún atributo en el arreglo íctico. El análisis de correlación indicó que el número de especies (S) presentó una fuerte correlación negativa con la rugosidad (R), así como la diversidad (H') con la profundidad.

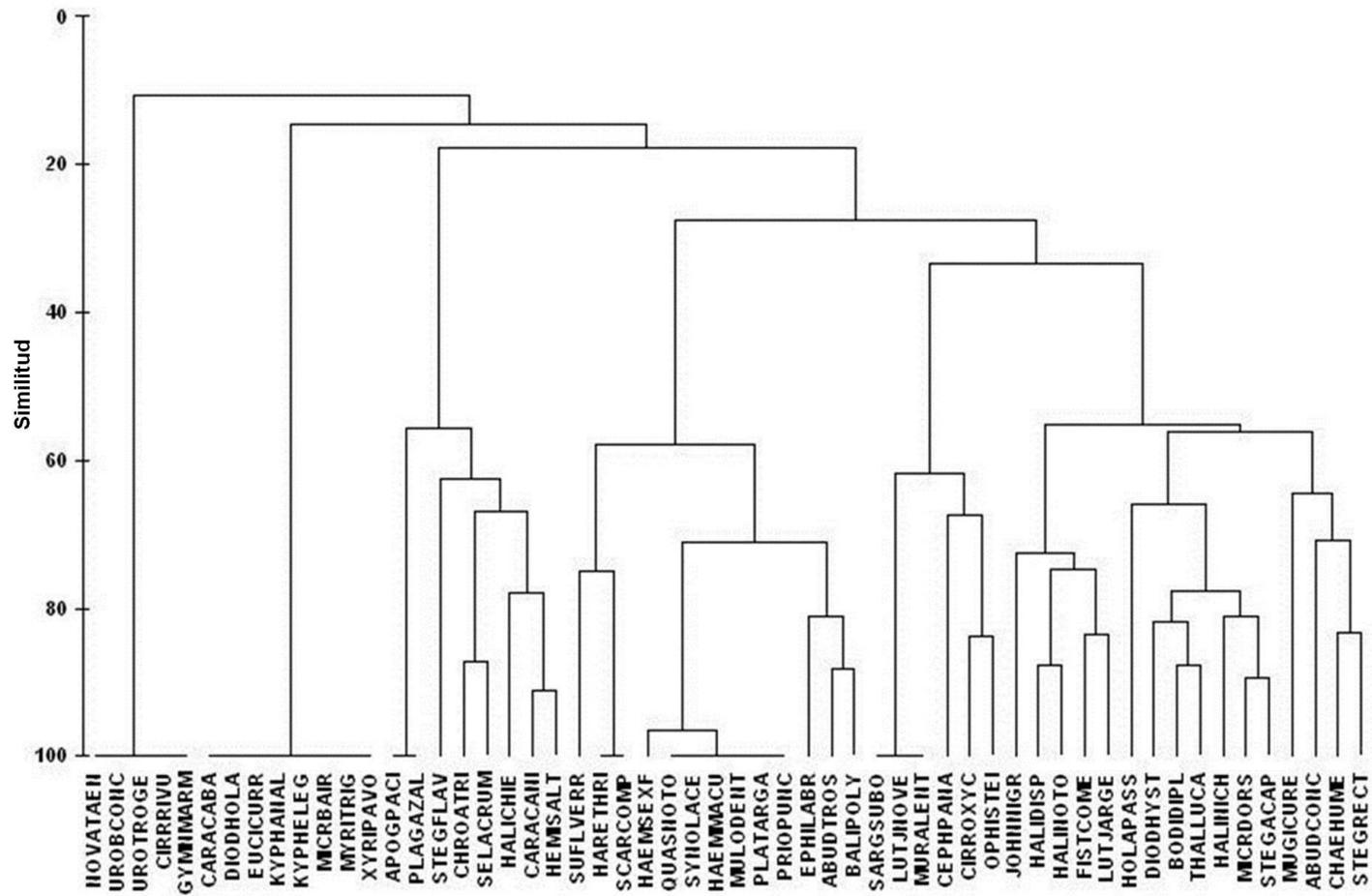


Figura 31. Diagrama de clasificación de las especies de peces de Órgano.

La riqueza de especies (Da) presentó una fuerte relación con la diversidad del sustrato (DS) (Tabla 7).

Tabla 7. Coeficientes de correlación (ρ) entre los parámetros comunitarios y atributos del hábitat (* $p < 0.05$). Parámetros comunitarios: S= número de especies, N= abundancia, Da= riqueza de especies, H'n= diversidad, J'= equidad, D'= dominancia. Atributos del hábitat: DS= diversidad del sustrato, R= rugosidad, Z= profundidad, CCV= cobertura de coral vivo, ROC= cobertura rocosa, ARE= cobertura arenosa.

	DS	R	Z	CCV	ROC	ARE
S	0,10815	-0,9746*	-0,41039	0,40555	-0,76316	0,1
N	-0,79057	0,1	0,5	-0,47434	0,35909	-0,35355
Da	0,94868*	-0,5	-0,6	0,15811	-0,35909	0,70711
H'n	0,52705	-0,6	-0,9745*	-0,15811	-0,2052	0,70711
J'	0,79057	-0,1	-0,5	0,47434	-0,35909	0,35355
D'	-0,26352	0,4	0,1	-0,94868	0,82078	0,35355

Violín

Resultado de la prospección visual, se distribuyeron un total de ocho transectos tratando de representar los diferentes subsistemas de la bahía (Fig. 32). La distribución fue la siguiente: ambiente coralino (T3, T4, T5, T6 y T7), ambiente coralino-rocoso (T1), ambiente rocoso-coralino (T2) y finalmente ambiente arenoso-coralino-rocoso (T8).

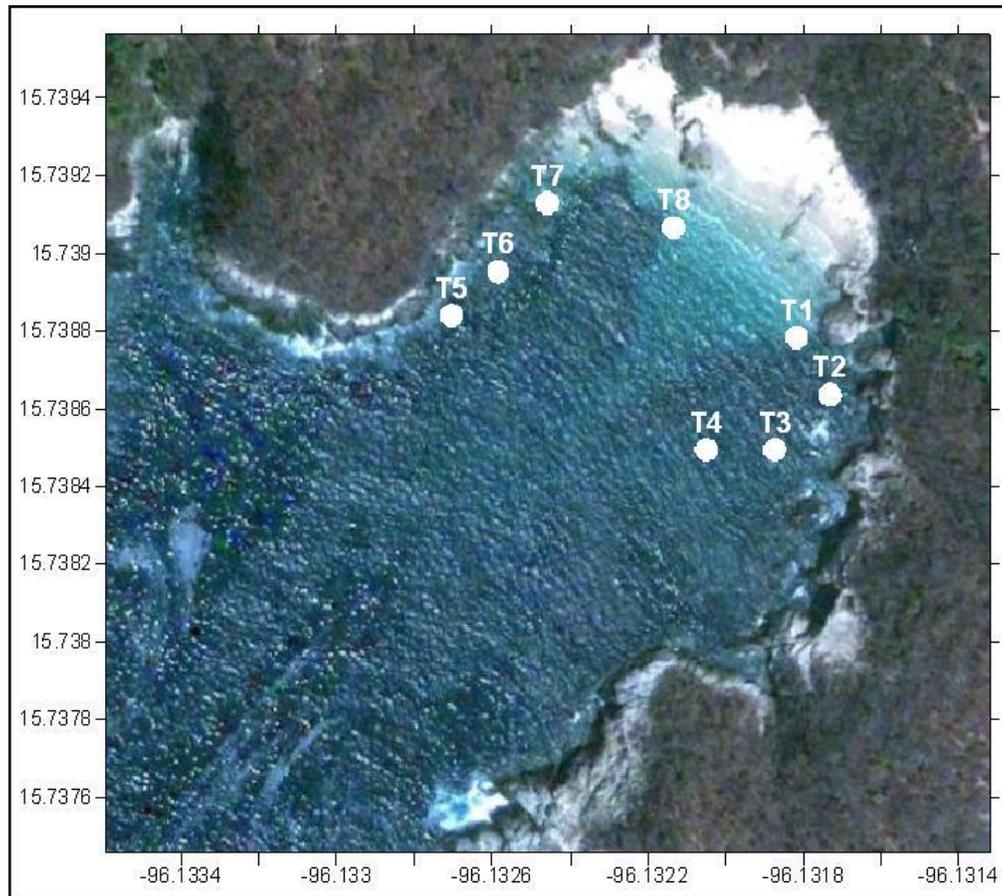


Figura 32. Distribución de las unidades de muestreo (transectos) en Violín

Se identificaron 50 especies que aportaron un total de 3686 individuos. Temporalmente, el valor mínimo de abundancia se presentó en diciembre y el máximo en marzo (2009) (Fig. 33). El mayor número de especies se presentó en marzo (2010) y el menor en diciembre. La mayor riqueza de especies se registró en julio y noviembre mientras que la menor fue

característica de diciembre (Fig. 33). La mayor diversidad se presentó en julio y la menor en marzo (2009). La mayor equidad se registró en diciembre y la menor en marzo (2009). La mayor dominancia fue característica de marzo (2009) y la menor en marzo (2010) (Fig. 33).

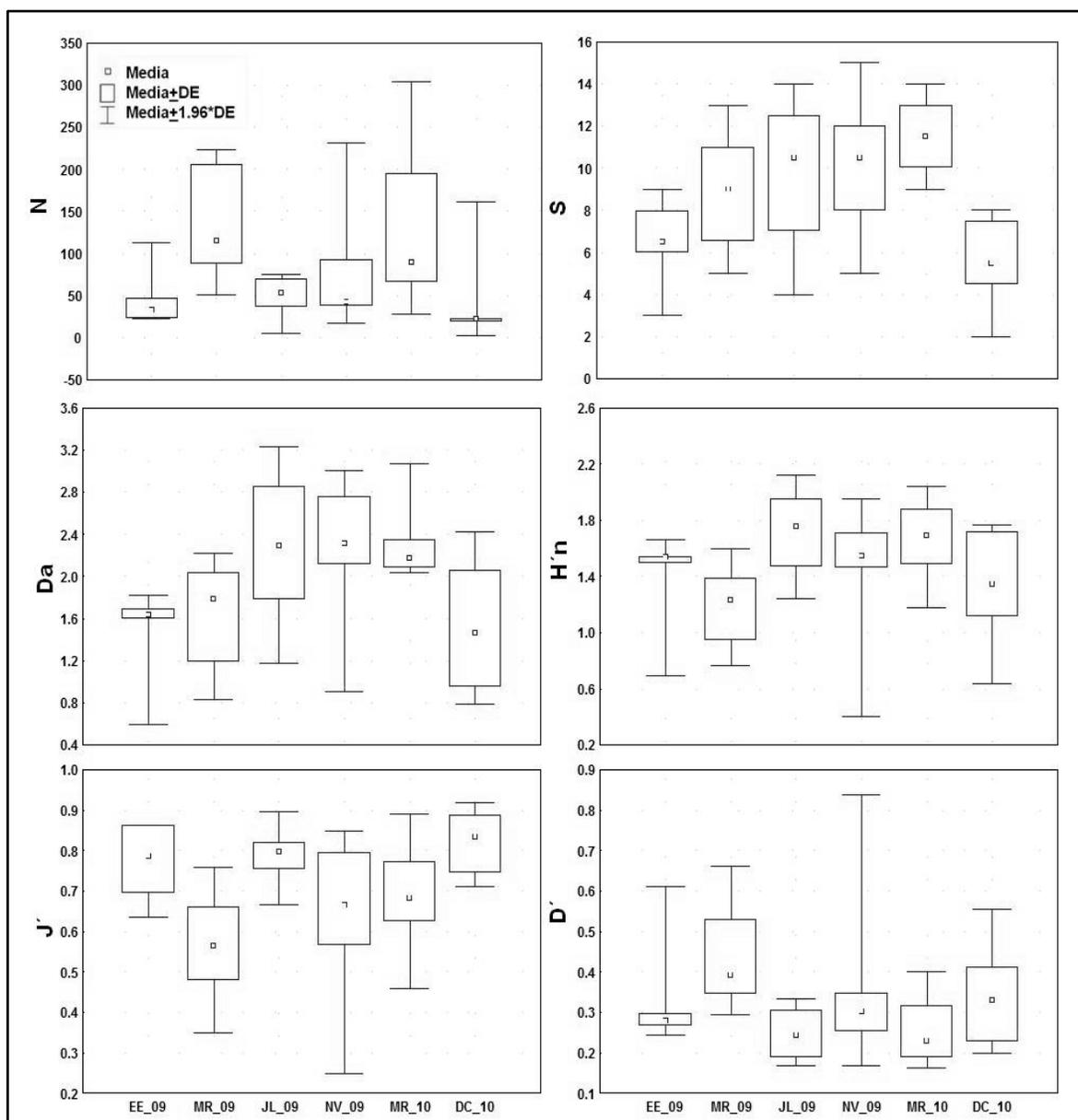


Figura 33. Variación temporal de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE_09= Enero 2009, MR_09= Marzo 2009, JL_09= Julio 2009, NV_09= Noviembre 2009, MR_10= Marzo 2010, DC_10= Diciembre 2010.

Entre épocas climáticas, el mayor número de especies ($\bar{X}=10$ especies), la mayor riqueza de especies ($\bar{X}=2.2851$), diversidad ($\bar{X}=1.7137$) y equidad ($\bar{X}=0.7879$) fueron características de la época de lluvias, mientras que en la época de sequía se registró la mayor abundancia (2360 individuos) y dominancia ($\bar{X}=0.3420$). La diversidad presentó diferencias significativas entre época climática ($U=80$, $p=0.038$). Respecto al evento de mortalidad coralina, ninguno de los parámetros mostró diferencias significativas.

Espacialmente, los valores máximos de abundancia se presentaron en el ambiente coralino (T3) y los menores en los ambientes coralinos (T5 y T7) (Fig. 34). El ambiente que registró los valores máximos de número de especies fue el ambiente coralino (T3) y la menor en el ambiente coralino (T4) (Fig. 34). La mayor riqueza de especies se registró en el ambiente arenoso-coralino-rocoso (T8) y la menor en el ambiente coralino (T4) (Fig. 34). La mayor diversidad fue característica del ambiente coralino (T7) y la menor del ambiente coralino (T3), mientras que la mayor dominancia fue característica del ambiente coralino (T3) y la menor en el ambiente coralino (T7). Los valores máximos de equidad se registraron en el ambiente coralino (T7) y los menores en el ambiente rocoso-coralino (T2) (Fig. 34).

Nueve especies presentaron una abundancia relativa acumulada superior al 85% de la abundancia total: *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *C. atrilobata*, *S. crumenophthalmus*, *M. dorsalis*, *A. troschelii*, *H. sexfaciatum*, *O. steindachneri*, *P. argalus pterura*, mientras que tres especies presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%: *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *T. lucasanum*.

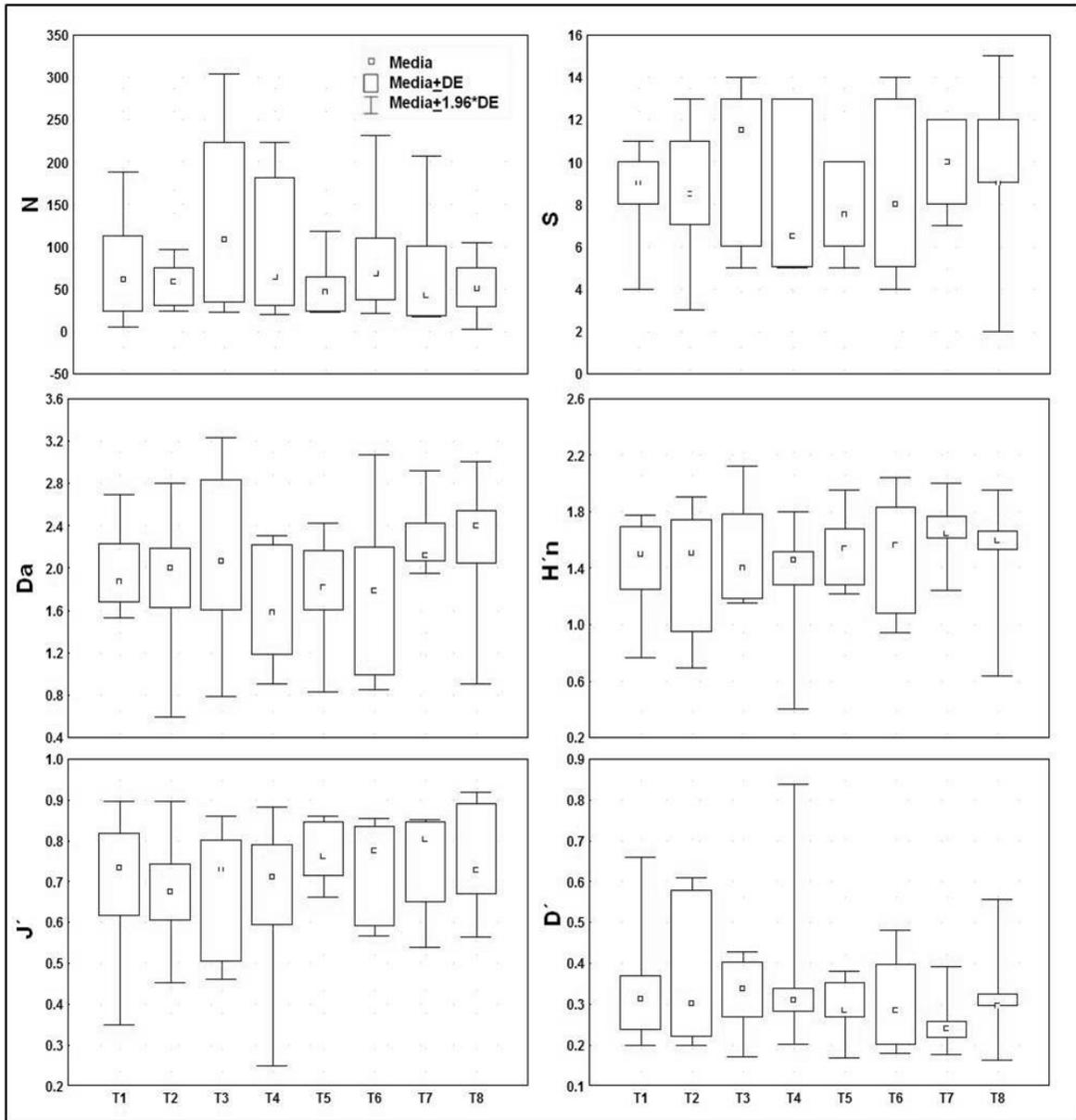


Figura 34. Variación espacial de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad (H'n), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los transectos: T1= coralino-rocoso, T2=rocoso-coralino, T3, T4, T5, T6 y T7= coralino, T8= arenoso-coralino-rocoso.

La clasificación de los meses de muestreo mostró dos grupos (Fig. 35), el primero y de mayor similitud fue conformado por julio, enero y diciembre destacando los dos primeros meses por su alta similitud. El segundo grupo fue integrado noviembre y marzo (2009 y 2010). La ordenación de los meses de muestreo presentó un valor de stress de 0.01, no se observó un patrón de alta similitud entre los meses de muestreo (Fig. 35).

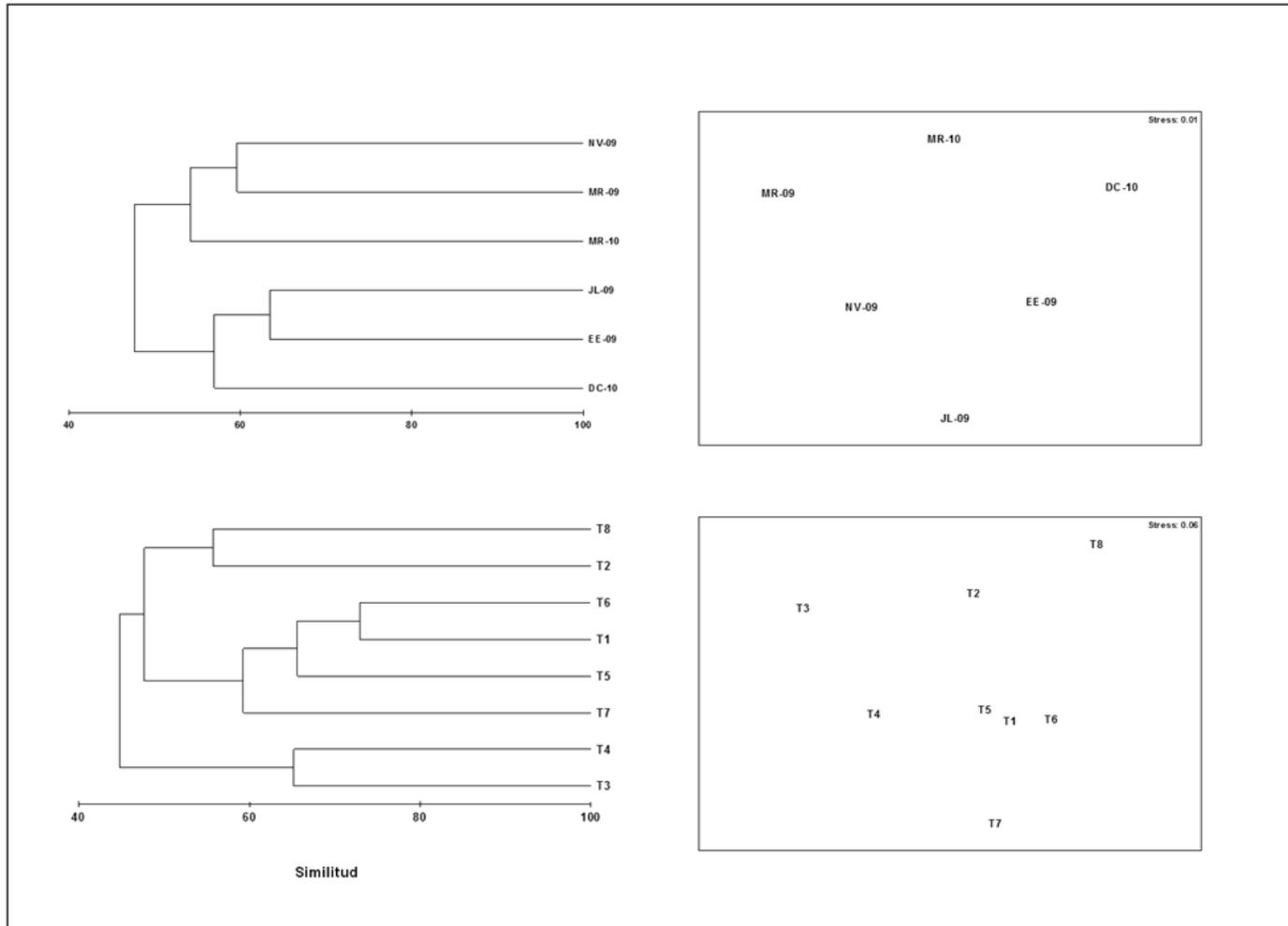


Figura 35. Diagramas de clasificación y ordenación de los meses de muestreo y unidades de muestreo (transectos). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE-09= Enero 2009, MR-09= Marzo 2009, JL-09= Julio 2009, NV-09= Noviembre 2009, MR-10= Marzo 2010, DC-10= Diciembre 2010. Abreviaturas de los transectos: T1= coralino-rocoso, T2=rocoso-coralino, T3, T4, T5, T6 y T7= coralino, T8= arenoso-coralino-rocoso.

La clasificación de los ambientes mostró la formación de tres grupos (Fig. 35), el primero de ellos integrado por los ambientes coralino, coralino-rocoso, coralino y coralino (T6, T1, T5 y T7), destacando los dos primeros por su máxima similitud. El segundo grupo fue conformado por los ambientes coralinos (T3 y T4), finalmente los ambientes arenoso-coralino-rocoso y rocoso-coralino (T8 y T2) conformaron el tercer grupo. La ordenación de los ambientes presentó un valor de stress de 0.06, e indicó la alta similitud de los ambientes coralinos y coralino-rocoso (T5, T6 Y T1) (Fig. 35).

El análisis de similitud reveló que la composición y abundancia íctica fue ligeramente diferente entre meses ($R=0.123$, $p=0.048$), no siendo así entre unidades de muestreo, época climática, años y mortalidad coralina ($R<0.1$).

La clasificación de las especies mostró la formación de ocho grupos, determinados por la abundancia y distribución de las especies que los integraron (Fig. 36). Dos grupos destacaron por su máxima similitud entre las especies que los integraron así como la nula similitud entre ellos y el resto de los grupos determinada por su baja abundancia y distribución restringida a un solo ambiente. El primer grupo fue integrado por *M. tigrinus* y *A. restrosella*. El segundo fue integrado por *C. caninus*, *C. punctatissima*, *P. argalus pterura* y *A. troschelii*. *Thalassoma lucasanum*, *H. nicholsi*, *H. notospilus*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* estuvieron integradas a uno de los grupos más numerosos, el cual fue integrado por las especies de mayor distribución y abundancia.

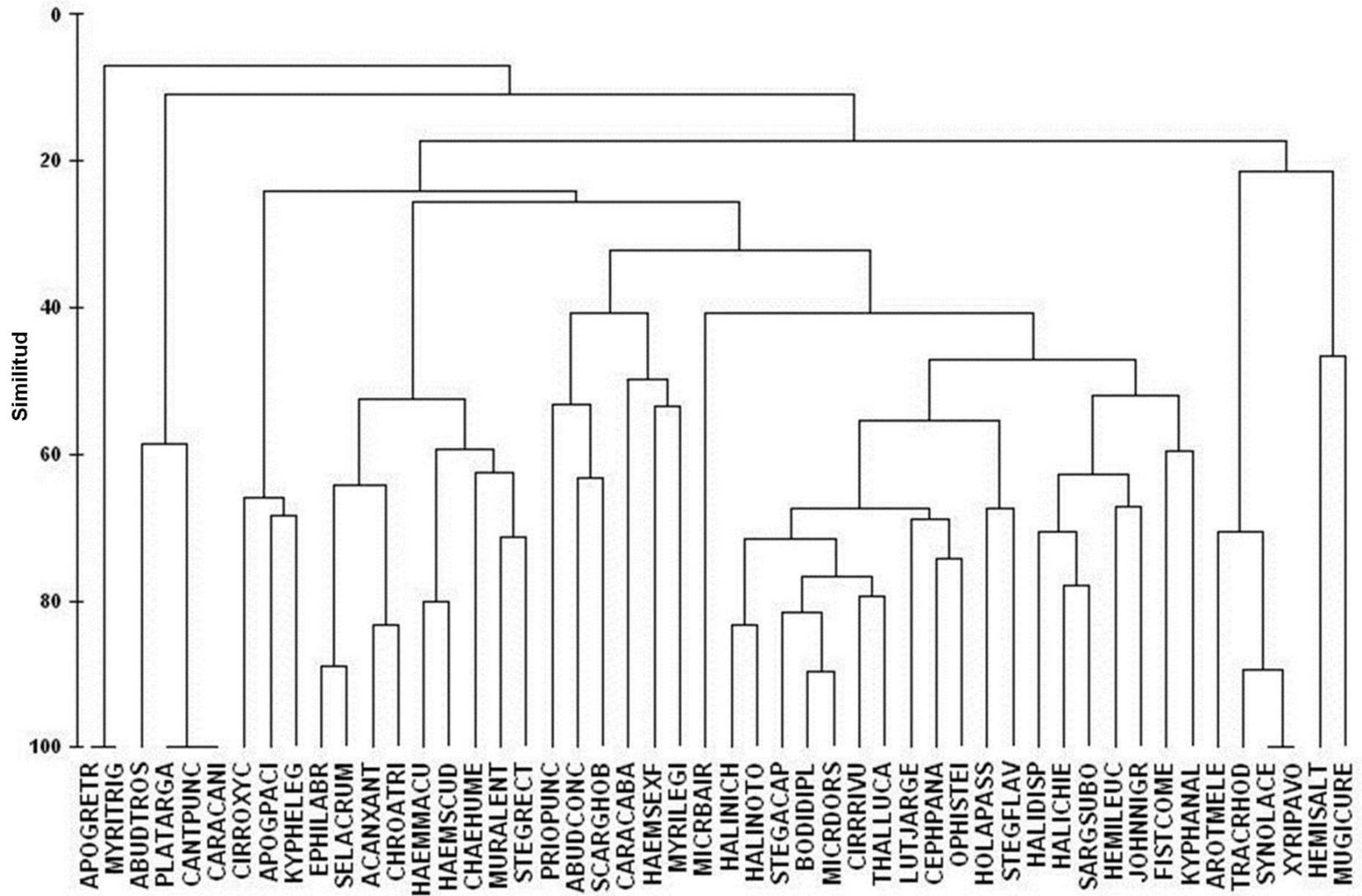


Figura 36. Diagrama de clasificación de las especies de peces de Violín.

De acuerdo a la prueba RELATE, existió una correlación significativa entre la matriz de abundancia y la matriz de atributos del hábitat ($\rho=0.432$; $p=0.045$). El análisis BIOENV indicó que la diversidad del sustrato (DS), profundidad (Z) y cobertura arenosa (ARE) fueron los atributos que mejor explicaron el arreglo íctico obtenido en los análisis de clasificación y ordenación ($\rho=0.531$; $p=0.045$). El análisis de correlación indicó que la riqueza de especies (Da) se relacionó negativamente con la profundidad (Z) mientras que la diversidad ($H'n$) se relacionó con la rugosidad (R) (Tabla 8).

Tabla 8. Coeficientes de correlación (ρ) entre los parámetros comunitarios y atributos del hábitat (* $p<0.05$). Parámetros comunitarios: S= número de especies, N= abundancia, Da= riqueza de especies, $H'n$ = diversidad, J' = equidad, D' = dominancia. Atributos del hábitat: DS= diversidad del sustrato, R= rugosidad, Z= profundidad, CCV= cobertura de coral vivo, ROC= cobertura rocosa, ARE= cobertura arenosa.

	DS	R	Z	CCV	ROC	ARE
S	0,15839	0,44582	-0,50304	-0,44849	0,20122	0,16696
N	-0,27386	-0,38095	0,41917	0,035929	-0,024098	-0,57735
Da	0,14345	0,47619	-0,83834*	-0,38324	0,13254	0,24744
$H'n$	0,26082	0,69048*	-0,35929	0,11976	-0,060245	0,082479
J'	0,5738	0,61905	-0,503	0,14372	-0,14459	0,41239
D'	-0,19562	-0,52381	0,32336	-0,15569	0,16869	0,082479

La Entrega

Resultado de la prospección visual, se distribuyeron un total de nueve transectos tratando de representar los diferentes subsistemas de la bahía (Fig. 37). La distribución fue la siguiente: ambiente coralino (T2, T3, T4, T6, T7 y T8), ambiente rocoso-arenoso (T1), ambiente coralino-rocoso (T5) y finalmente ambiente escombros-arenoso (T9).

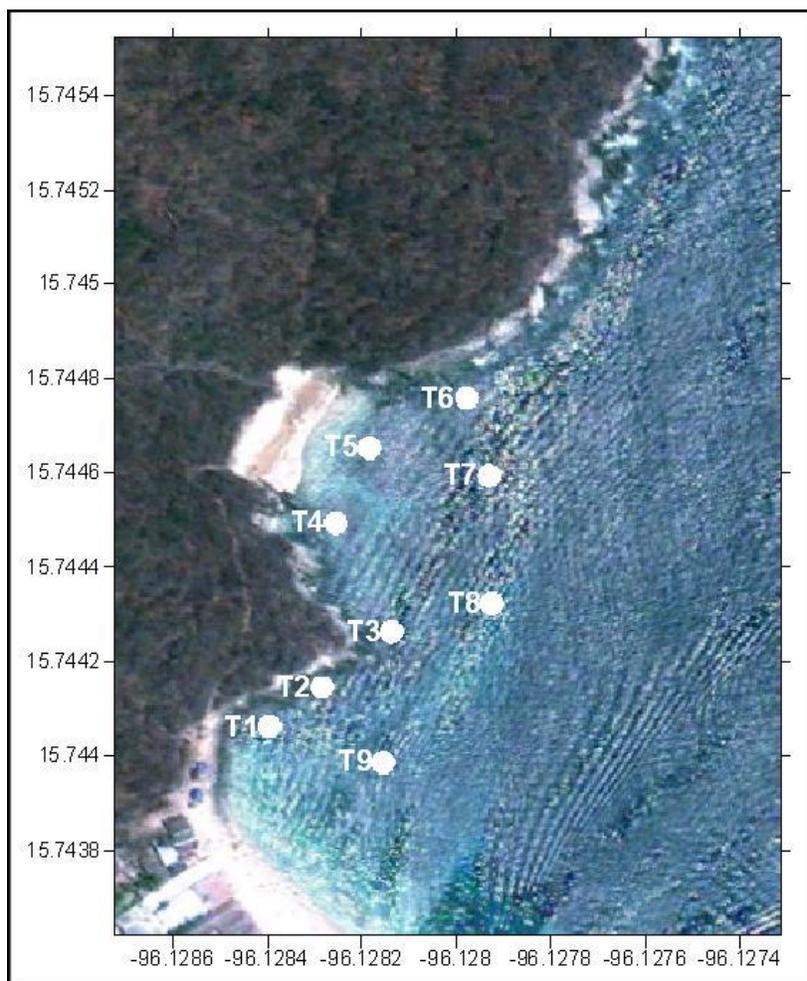


Figura 37. Distribución de las unidades de muestreo (transectos) en La Entrega.

Se identificaron 60 especies que aportaron un total de 4322 individuos. Temporalmente, el valor mínimo de abundancia se presentó en enero y el máximo en julio (Fig. 38). El mayor número de especies se presentó en julio y noviembre, la mayor riqueza de especies y

diversidad en noviembre, mientras que los valores mínimos de estos parámetros se registraron en enero (Fig. 38). La mayor equidad (J') se registró en noviembre y diciembre y la menor en enero. La menor dominancia (D') se registró en noviembre y la mayor en enero (Fig. 38).

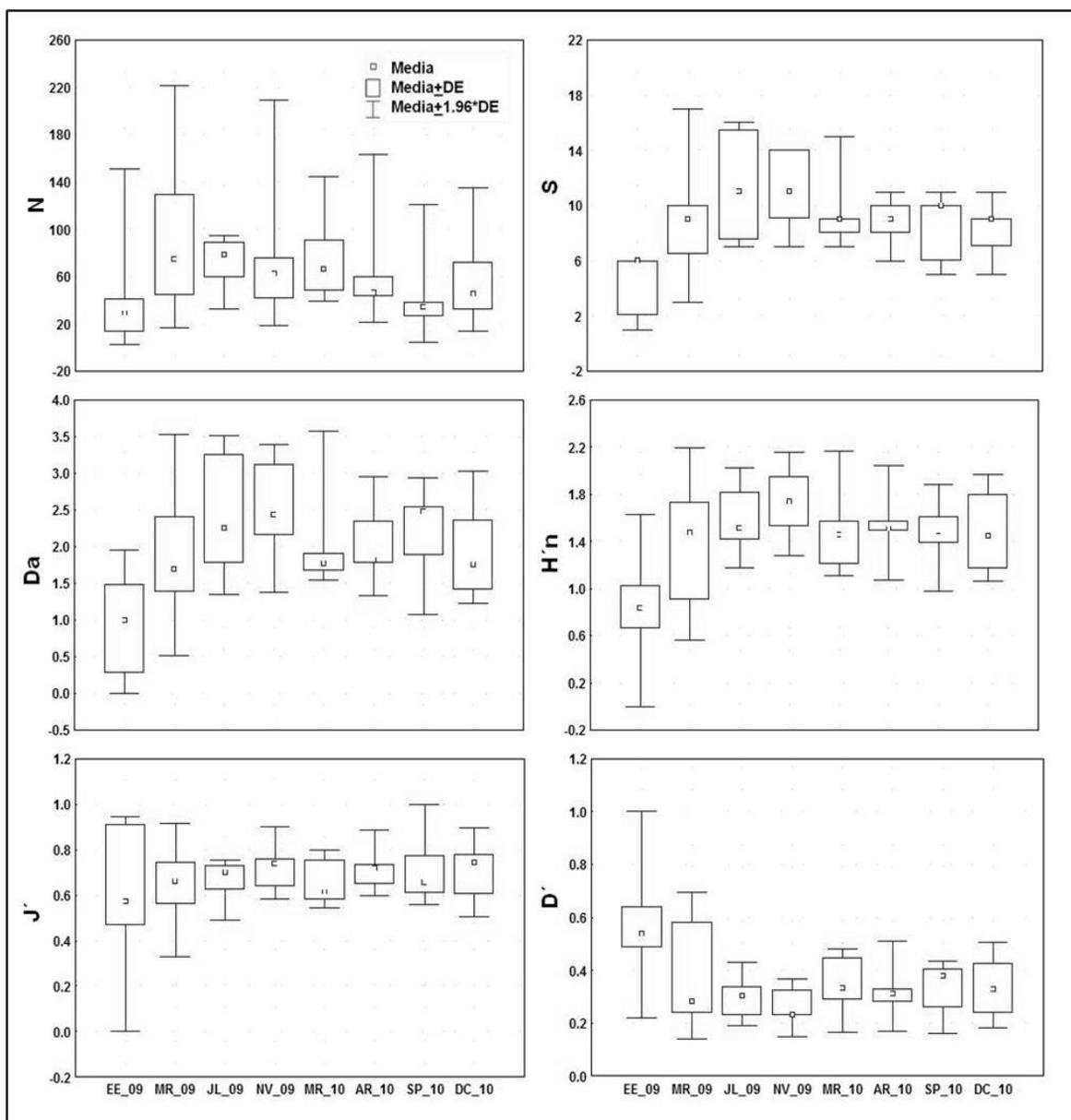


Figura 38. Variación temporal de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad ($H'n$), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE_09= Enero 2009, MR_09= Marzo 2009, JL_09= Julio 2009, NV_09= Noviembre 2009, MR_10= Marzo 2010, AR_10= Abril 2009, SP_10= Septiembre 2010, DC_10= Diciembre 2010.

Entre épocas climáticas, el mayor número de especies ($\bar{X}=10$ especies), la mayor riqueza de especies ($\bar{X}=2.3047$), diversidad ($\bar{X}=1.5305$) y equidad ($\bar{X}=0.6999$) fueron características de la época de lluvias, mientras que la mayor abundancia (3388 individuos) y dominancia ($\bar{X}=0.3501$) fueron características de la época de sequía. Estos parámetros no presentaron diferencias significativas entre época climáticas.

Espacialmente, la mayor abundancia se registró en el ambiente coralino (T6) y los mínimos en el ambiente escombros-arenoso (T9) (Fig. 39). El mayor número de especies y la mayor riqueza de especies se presentó en el ambiente escombros-arenoso (T9), mientras que los valores mínimos se registraron en el ambiente coralino (T4) (Fig. 39). Los valores máximos de diversidad y equidad se presentaron en el ambiente escombros-arenoso (T9) y los mínimos en el ambiente coralino (T4) (Fig. 39). En el ambiente coralino (T4) se registró la mayor dominancia y la menor en los ambientes rocoso-arenoso y escombros-arenoso (T1 y T9) (Fig. 39).

Thalassoma lucasanum, *S. acapulcoensis*, *P. punctatus*, *H. maculicauda*, *C. atrilobata*, *S. crumenophthalmus*, *A. troschellii*, *M. dorsalis*, *B. diplotaenia*, *K. elegans*, *A. pacificus* y *S. compressus* fueron las especies que presentaron una abundancia acumulada superior al 85% de la abundancia total, mientras que *S. acapulcoensis*, *B. diplotaenia* y *T. lucasanum* presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%.

La clasificación de los meses de muestreo mostró la formación de dos grupos (Fig. 40), el primero de ellos y de mayor similitud fue constituido por diciembre, noviembre, julio, septiembre y marzo (2009). El segundo grupo fue integrado por abril y marzo (2010), finalmente enero destacó por su nula similitud con los demás meses. La ordenación de los

diferentes meses de muestreo presentó un valor de stress de 0.09, e indicó la alta similitud entre diciembre y noviembre, así como la baja similitud de enero (Fig. 40).

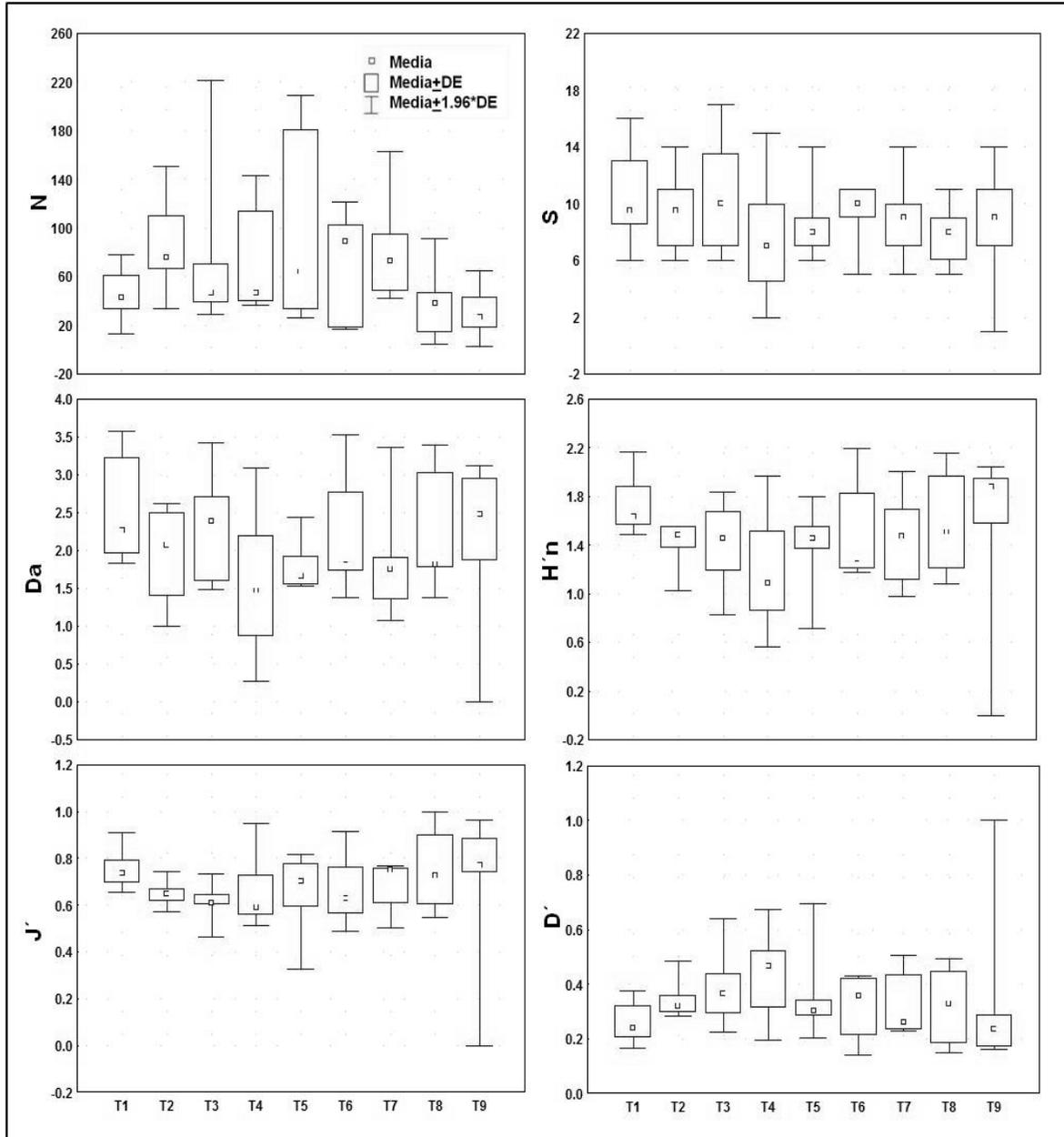


Figura 39. Variación espacial de la abundancia (N), número de especies (S), riqueza de especies (Da), diversidad ($H'n$), equidad (J') y dominancia (D'). Abreviaturas de los transectos: T1= rocoso-arenoso, T2, T3, T4, T6, T7 y T8= coralino, T5=coralino-rocoso, T9=escombro-arenoso.

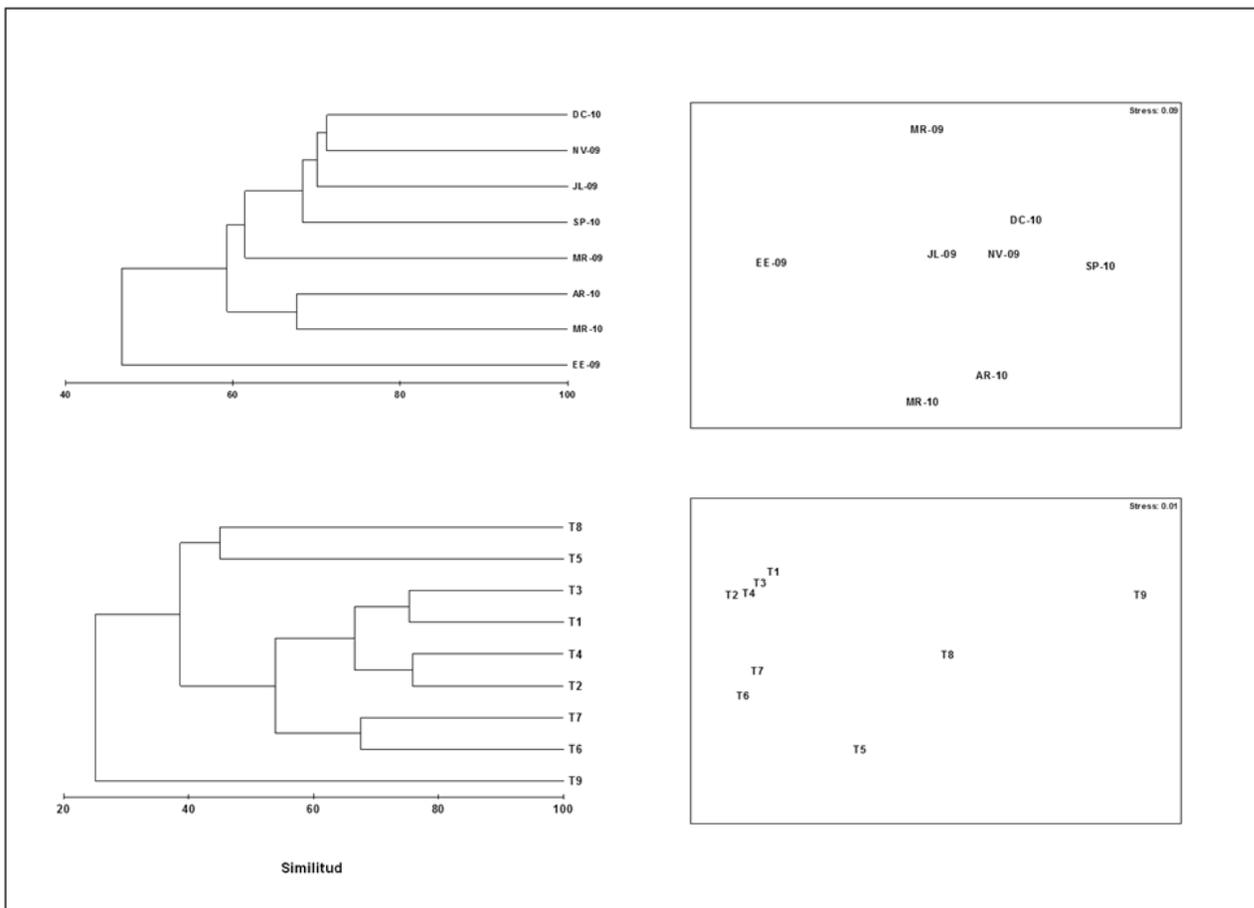


Figura 40. Diagramas de clasificación y ordenación de los meses de muestreo y unidades de muestreo (transectos). Abreviaturas de los meses de muestreo: EE-09= Enero 2009, MR-09= Marzo 2009, JL-09= Julio 2009, NV-09= Noviembre 2009, MR-10= Marzo 2010, AR-10= Abril 2009, SP-10= Septiembre 2010, DC-10= Diciembre 2010. Abreviaturas de los transectos: T1= rocoso-arenoso, T2, T3, T4, T6, T7 y T8= coralino, T5=coralino-rocoso, T9=escombros-arenoso.

La clasificación de los ambientes mostró la formación de dos grupos (Fig. 40). El primer grupo y de mayor similitud fue integrado por tres subgrupos, el primer subgrupo fue integrado por los ambientes coralino y rocoso-arenoso (T3 y T1), el segundo por los ambientes coralinos (T4 y T2), destacan estos dos subgrupos por su alta similitud, finalmente el tercer subgrupo lo integraron los ambientes coralinos (T7 Y T6). El segundo grupo fue conformado por los ambientes coralino, coralino-rocoso (T8 y T5). El ambiente escombros-arenoso (T9) presentó nula similitud. La ordenación de los ambientes presentó un valor de stress de 0.01, e indicó la alta similitud entre los ambientes rocoso-arenoso, coralino, coralino y coralino (T1, T2, T3 y T4), así como la nula similitud del ambiente escombros-arenoso T9. (Fig. 40).

El análisis de similitud indicó que la composición y abundancia de la ictiofauna fue diferente entre unidades de muestreo ($R=0.250$, $p=0.001$), no siendo así por meses, época climática y años ($R<0.1$).

La clasificación de las especies mostró la formación de ocho grupos, determinados por la abundancia y distribución de las especies que los integraron (Fig. 41). Cuatro grupos destacaron por la máxima similitud entre las especies que los integraron, así como la nula similitud entre ellos y el resto de los grupos determinada por diferencias en la abundancia y distribución restringida a un solo ambiente. El primer grupo fue integrado por *L. colorado*, *C. oxycephalus*, *L. novemfasciatus*, *A. pacificus*, *H. saltador* y *P. laticlavus*. El segundo fue integrado por *G. speciosus*, *D. holocanthus*, *S. lacertinus* y *S. lobatus*. *P. azaleus*, *E. niphobles* y *T. rhodopus* formaron el tercer grupo. Finalmente, el cuarto grupo fue conformado por *G. zebra*, *A. hispidus*, *N. taeniourus*. *Thalassoma lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *B. diplotaenia* estuvieron integradas a uno de los grupos más numerosos, este grupo fue integrado por las especies de mayor distribución y abundancia.

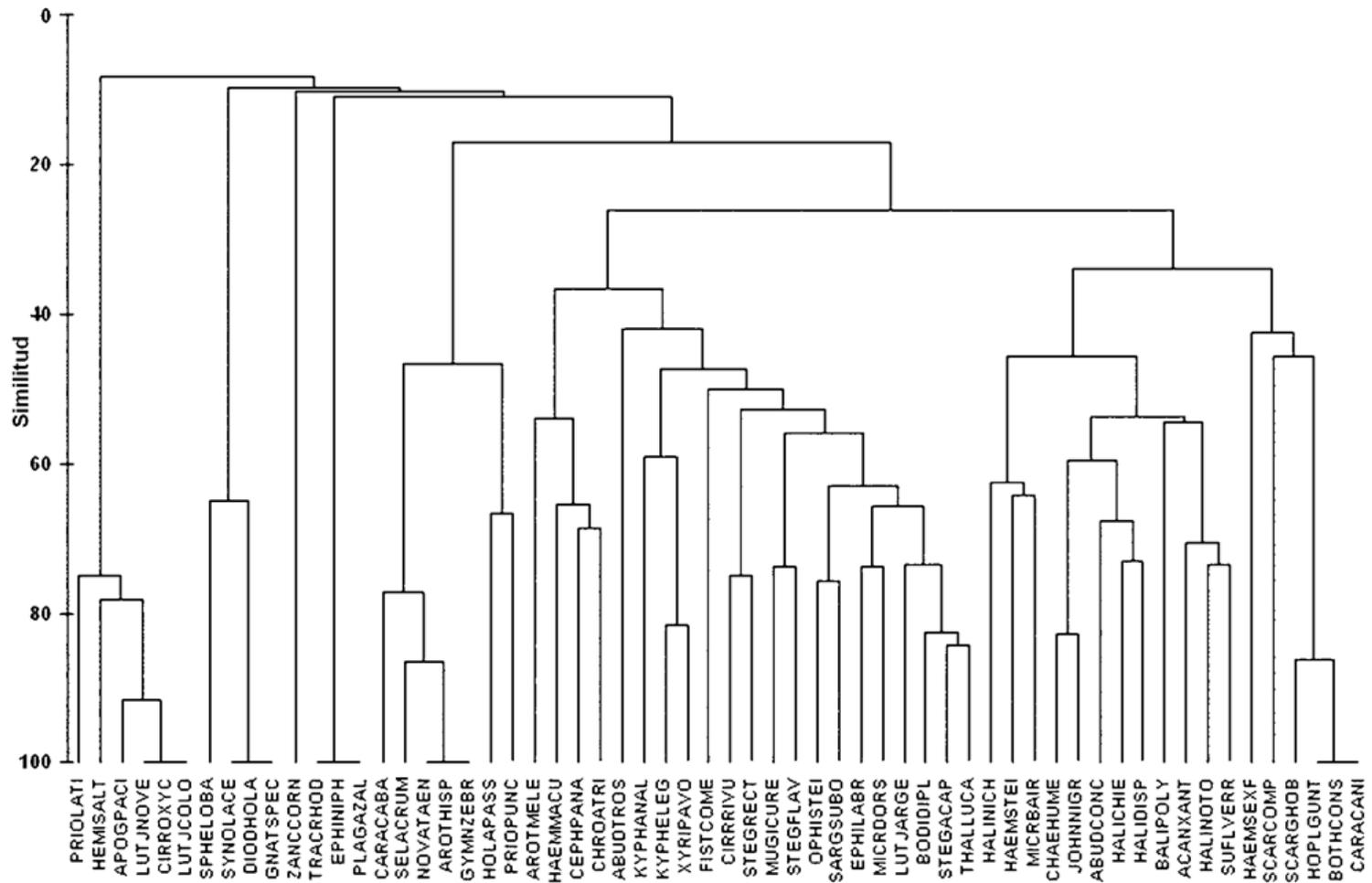


Figura 41. Diagrama de clasificación de las especies de peces de La Entrega

De acuerdo a la prueba RELATE existió una correlación significativa entre la matriz de abundancia y la matriz de atributos del hábitat ($\rho=0.524$; $p=0.034$). El análisis BIOENV indicó que la diversidad del sustrato (DS), profundidad (Z) y la cobertura de escombros (ESC) fueron los atributos que mejor explicaron el arreglo íctico obtenido en los análisis de clasificación y ordenación ($\rho=0.585$; $p=0.026$). El análisis de correlación mostró que la abundancia (N) se relacionó con la cobertura de coral vivo (CCV), mientras que la diversidad ($H'n$) con la diversidad del sustrato (DS) (Tabla 9).

Tabla 9. Coeficientes de correlación (ρ) entre los parámetros comunitarios y atributos del hábitat (* $p<0.05$). Parámetros comunitarios: S= número de especies, N= abundancia, Da= riqueza de especies, $H'n$ = diversidad, J' = equidad, D' = dominancia. Atributos del hábitat: DS= diversidad del sustrato, R= rugosidad, Z= profundidad, CCV= cobertura de coral vivo, ROC= cobertura rocosa, ARE= cobertura arenosa, ESC= cobertura de escombros.

	DS	R	Z	CCV	ROC	ARE	ESC
S	-0,21833	0,20663	0,17021	0,34767	0,75873*	0,092057	-0,27617
N	-0,43301	0,053452	0,25318	0,70654*	0,12825	-0,63901	-0,54772
Da	0,25981	0,16036	-0,067516	-0,33199	0,60704	0,36515	0,35634
$H'n$	0,51962*	0,29399	-0,075955	-0,55332	0,32489	0,59337	0,27386
J'	0,60622	0,37417	0,34602	-0,50224	-0,1881	0,38797	0,13693
D'	-0,34641	-0,58797	-0,66672*	0,085126	-0,26504	-0,13693	0,27386

Caracterización de la comunidad íctica de las Bahías de Huatulco

Composición taxonómica

Se identificaron un total de 25,022 individuos correspondientes a un total de 88 especies, 66 géneros y 37 familias, mismos que se muestran en la Tabla 10.

El número de especies determinado mediante los estimadores de riqueza empleados osciló entre 91 (Chao1) y 98 especies (Jack1) (Fig. 42), por lo que de acuerdo al número de especies registrado, se logró un inventario del 94% de la riqueza estimada para el conjunto de localidades estudiadas. En la figura 43 se muestra el comportamiento individual de cada estimador con sus intervalos de confianza.

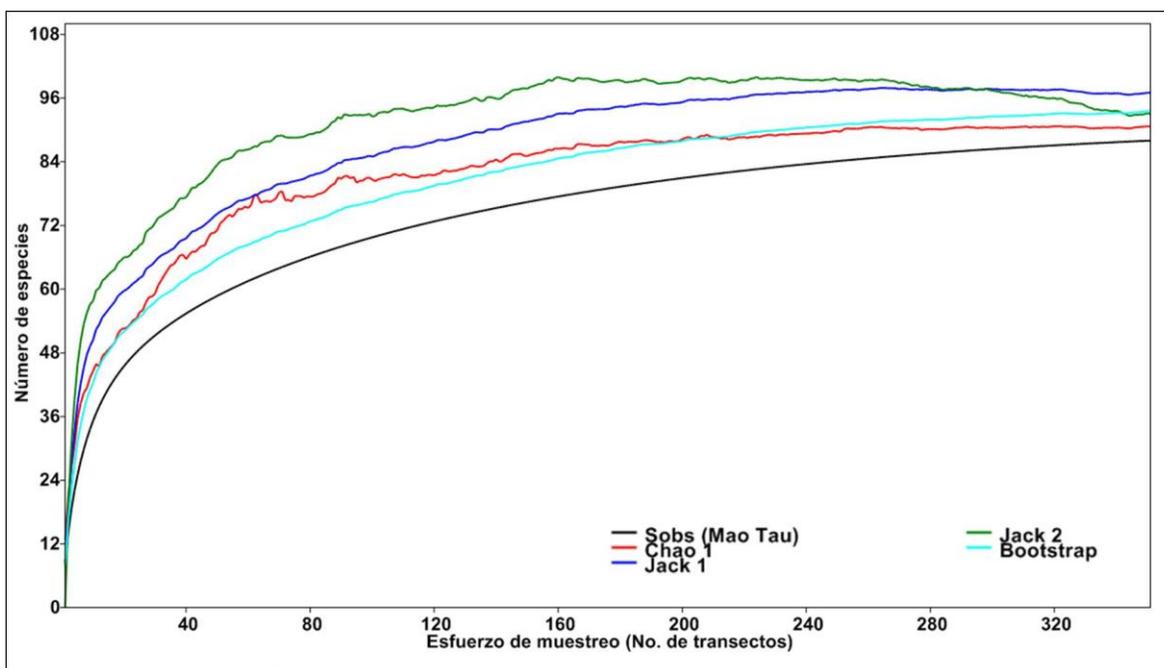


Figura 42. Curvas de acumulación de especies de peces observada (Sobs) y curvas de riqueza de especies determinadas con los estimadores no paramétricos (Chao1, Jack1, Jack2 y Bootstrap).

Tabla 10. Listado sistemático, incidencia de las especies en las diferentes localidades, afinidad biogeográfica, abreviaturas empleadas para los análisis de conglomerados y concordancia con los antecedentes para Bahías de Huatulco. Localidades: SA = San Agustín, RI = Riscalillo, CH = Chachacual, CA = Cacaluta, MA = Maguey, OR = Órgano, VI = Violín, EN = Entrega. Afinidad biogeográfica: PSA = Provincia Sandieguina, PC = P. Cortesiana, PM = P. Mexicana, PP = P. Panámica, AP = Anfipacífica, AA = Anfiamericana, IP = IndoPacífico, CT = Circumtropical. Antecedentes: ~ = Tapia-García y Juárez-Hernández (2006), > = Juárez-Hernández (2008), + = Ramírez- Gutiérrez *et al.* (2007), * = López-Pérez *et al.* (2010), ° = Juárez-Hernández *et al.* (2013).

Familia/especie	SA	RI	CH	CA	MA	OR	VI	EN	Distribución	Clave	Antecedentes
Dasyatidae											
<i>Dasyatis longa</i> (Garman, 1880)		•							PC,PM,PP	DASYLONG	>
Urolophidae											
<i>Urobatis concentricus</i> Osburn y Nichols, 1916	•		•		•	•			PC,PM,PP	UROBCONC	* +>
<i>Urotrygon rogersi</i> (Jordan y Starks, 1895)					•	•			PC,PM,PP	UROTROGE	>
Myliobatidae											
<i>Aetobatus narinari</i> Euphrasen, 1790	•			•					CT	AETONARI	* +°
Gymnuridae											
<i>Gymnura marmorata</i> (Cooper, 1864)					•	•			PSA,PC,PM,PP	GYMNMARM	°>
Muraenidae											
<i>Gymnomuraena zebra</i> (Shaw, 1797)	•							•	IP, AP	GYMNZEBR	* ~>
<i>Muraena lentiginosa</i> Jenyns, 1842			•	•	•	•	•		PC,PM,PP	MURALENT	* ~>
Ophichthidae											
<i>Myrichthys tigrinus</i> Girard, 1859						•	•		PSA,PC,PM,PP	MYRITRIG	* +
<i>Quassiremus nothochir</i> (Gilbert, 1890)					•	•			PC,PM,PP	QUASNOTO	>
Clupeidae											
<i>Harengula thrissina</i> (Jordan y Gilbert, 1882)						•			PSA,PC,PM,PP	HARETHRI	*>
Synodontidae											
<i>Synodus lacertinus</i> Gilbert, 1890						•	•	•	PC,PM,PP	SYNOLACE	* +>
Belonidae											
<i>Platybelone argalus pterura</i> (Osburn & Nichols, 1916)			•	•	•	•	•		PC,PM,PP	PLATARGA	* +

Continuación Tabla 10

Familia/especie	SA	RI	CH	CA	MA	OR	VI	EN	Distribución	Clave	Antecedentes
Hemirhamphidae											
<i>Hemirhamphus saltator</i> Gilbert y Starks, 1904	•		•	•	•	•	•	•	PSA,PC,PM,PP	HEMISALT	* ~ +>
Holocentridae											
<i>Myripristis leiognathus</i> Valenciennes, 1846							•		PSA,PC,PM,PP	MYRILEGI	* ~ +
<i>Sargocentron suborbitalis</i> (Gill, 1863)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	SARGSUBO	* ~ +>
Fistularidae											
<i>Fistularia commersonii</i> Rüppell, 1838	•	•	•	•	•	•	•	•	CT	FISTCOME	* ~ +>
Serranidae											
<i>Cephalopholis panamensis</i> (Steindachner, 1877)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	CEPHPANA	* ~ +>
<i>Epinephelus niphobles</i> Gilbert y Starks, 1897								•	PSA,PC,PM,PP	EPHINIPH	
<i>Epinephelus labriformis</i> (Jenyns, 1843)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	EPHILABR	* ~ +>
Apogonidae											
<i>Apogon pacificus</i> (Herre, 1935)			•	•		•	•	•	PSA,PC,PM,PP	APOGPACI	* ~
<i>Apogon retrosella</i> (Gill, 1862)	•			•	•		•		PC,PM	APOGRETR	*
Carangidae											
<i>Caranx caballus</i> Günther, 1868	•	•	•	•	•	•	•	•	PM,PP	CARACABA	*°>
<i>Caranx caninus</i> Günther, 1867	•	•	•		•	•	•	•	PSA,PC,PM,PP	CARACANI	* ~ +>
<i>Caranx vinctus</i> Jordan y Gilbert, 1882					•				PSA,PC,PM,PP	CARAVINC	
<i>Elegatis bipinnulata</i> (Quoy y Gaimard, 1825)			•		•				CT	ELEGBIPI	*+
<i>Gnathanodon speciosus</i> (Forsskål, 1775)	•				•			•	IP, AP	GNATSPEC	
<i>Hemicaranx leucurus</i> (Günther, 1864)							•		PSA,PC,PM,PP	HEMILEUC	
<i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793)	•	•	•	•	•	•	•	•	CT	SELACRUM	* ~ +>
<i>Trachinotus rhodopus</i> Gill, 1863					•		•	•	PSA,PC,PM,PP	TRACRHOD	* ~ +>

Continuación Tabla 10

Familia/especie	SA	RI	CH	CA	MA	OR	VI	EN	Distribución	Clave	Antecedentes
Lutjanidae											
<i>Hoplopagrus guentherii</i> Gill, 1862									● PSA,PC,PM,PP	HOPLGUNT	*
<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters, 1869)	●	●	●	●	●	●	●	●	PSA,PC,PM,PP	LUTJARGE	* ~ +°>
<i>Lutjanus colorado</i> Jordan y Gilbert, 1882		●			●			●	PSA,PC,PM,PP	LUTJCOLO	>
<i>Lutjanus novemfasciatus</i> Gill, 1862		●			●	●		●	PSA,PC,PM,PP	LUTJNOVE	*>
Gerreidae											
<i>Eucinostomus currani</i> Zahuranec, 1980					●	●			PSA,PC,PM,PP	EUCICURR	* ~ +>
<i>Gerres cinereus</i> (Walbaum, 1792)					●				AA	GERRCINE	* ~ +>
Haemulidae											
<i>Haemulon flaviguttatum</i> Gill, 1862				●	●				PSA,PC,PM,PP	HAEMFLAV	*
<i>Haemulon maculicauda</i> (Gill, 1862)	●	●	●	●	●	●	●	●	PSA,PC,PM,PP	HAEMMACU	* ~ +°>
<i>Haemulon scudderii</i> Gill, 1862		●			●		●		PSA,PC,PM,PP	HAEMSCUD	*>
<i>Haemulon sexfasciatum</i> Gill, 1862	●	●	●	●	●	●	●	●	PC,PM,PP	HAEMSEXF	* ~ +°>
<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan y Gilbert, 1882)		●			●			●	AA	HAEMSTEI	* ~ +
Sciaenidae											
<i>Pareques viola</i> (Gilbert, 1898)					●				PC,PM,PP	PAREVIOL	~
Mullidae											
<i>Mulloidichthys dentatus</i> (Gill, 1862)					●	●			PC,PM,PP	MULODENT	* ~ +
Kyphosidae											
<i>Kyphosus analogus</i> (Gill, 1862)	●	●	●	●	●	●	●	●	PSA,PC,PM,PP	KYPHANAL	* ~ +>
<i>Kyphosus elegans</i> (Peters, 1869)	●	●	●	●	●	●	●	●	PC,PM,PP	KYPHELEG	* ~ +°>
Chaetodontidae											
<i>Chaetodon humeralis</i> Günther, 1860	●	●	●	●	●	●	●	●	PSA,PC,PM,PP	CHAEHUME	* ~ +°>
<i>Johnrandallia nigrirostris</i> (Gill, 1862)	●	●	●	●	●	●	●	●	PC,PM,PP	JOHNNIGR	* ~ +°>

Continuación Tabla 10

Familia/especie	SA	RI	CH	CA	MA	OR	VI	EN	Distribución	Clave	Antecedentes
Pomacanthidae											
<i>Holacanthus passer</i> Valenciennes, 1846	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	HOLAPASS	* ~ +°>
Cirrhitidae											
<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i> (Bleeker, 1855)		•		•	•	•	•	•	PC,PM,PP	CIRROXYC	*>
<i>Cirrhitus rivulatus</i> Valenciennes, 1846	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	CIRRRIVU	*+°>
Mugilidae											
<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	•	•		•	•	•	•	•	AA	MUGICURE	* ~ +°>
Pomacentridae											
<i>Abudefduf concolor</i> (Gill, 1862)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	ABUDCONC	~ +°>
<i>Abudefduf troschelii</i> (Gill, 1862)	•	•	•	•	•	•	•	•	PSA,PC,PM,PP	ABUDTROS	* ~ +°>
<i>Chromis atrilobata</i> Gill, 1862	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	CHROATRI	* ~ +°>
<i>Microspathodon bairdii</i> (Gill, 1862)	•	•	•	•	•	•	•	•	PM,PP	MICRBAIR	* ~ +°>
<i>Microspathodon dorsalis</i> (Gill, 1862)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	MICRDORS	* ~ +°>
<i>Stegastes acapulcoensis</i> (Fowler, 1944)	•	•	•	•	•	•	•	•	PM,PP	STEGACAP	* ~ +°>
<i>Stegastes flavilatus</i> (Gill, 1862)	•	•	•	•	•	•	•	•	PM,PP	STEGFLAV	* ~ +°>
<i>Stegastes rectifraenum</i> (Gill, 1862)	•	•	•	•	•	•	•	•	PSA,PC,PM	STEGRECT	* ~ +>
Labridae											
<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)	•	•	•	•	•	•	•	•	PSA,PC,PM,PP	BODIDIPL	* ~ +°>
<i>Halichoeres chierchiae</i> Di Caporiacco, 1947	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	HALICHIE	* ~ +°>
<i>Halichoeres dispilus</i> (Günther, 1864)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	HALIDISP	* ~ +°>
<i>Halichoeres nicholsi</i> (Jordan y Gilbert, 1882)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	HALINICH	* ~ +°>
<i>Halichoeres notospilus</i> (Günther, 1864)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	HALINOTO	* ~ +°>
<i>Iniistius pavo</i> (Valenciennes, 1840)				•	•	•	•	•	IP,AP	INIIPAVO	* ~ +
<i>Novaculichthys taeniourus</i> (Lacepède, 1801)					•	•		•	IP,AP	NOVATAEN	* ~ +°
<i>Thalassoma lucasanum</i> (Gill, 1862)	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	THALLUCA	* ~ +°>

Continuación Tabla 10

Familia/especie	SA	RI	CH	CA	MA	OR	VI	EN	Distribución	Clave	Antecedentes
Scaridae											
<i>Scarus compressus</i> (Osburn y Nichols, 1916)	•	•			•	•		•	PC,PM,PP	SCARCOMP	* ~ +
<i>Scarus ghobban</i> Forsskål, 1775		•			•		•	•	CT	SCARGHOB	* ~ +
Bleniidae											
<i>Ophioblennius steindachneri</i> Jordan y Evermann, 1898	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	OPHISTEI	* ~ +°>
<i>Plagiotremus azaleus</i> (Jordan y Bollman, 1890)		•			•	•		•	PC,PM,PP	PLAGAZAL	*
Zanclidae											
<i>Zanclus cornutus</i> (Linnaeus, 1758)				•	•			•	IP,AP	ZANCCORN	*>
Acanthuridae											
<i>Acanthurus nigricans</i> (Linnaeus, 1758)		•							IP,AP	ACANNIGR	*
<i>Acanthurus xanthopterus</i> Valenciennes, 1835	•		•	•			•	•	IP,AP	ACANXANT	* ~ +>
<i>Prionurus laticlavus</i> (Valenciennes, 1846)		•			•			•	PM,PP	PRIOLATI	* ~ +°>
<i>Prionurus punctatus</i> Gill, 1862	•	•	•	•	•	•	•	•	PC,PM,PP	PRIOPUNC	* ~ +°>
Bothidae											
<i>Bothus constellatus</i> (Jordan, 1889)								•	PC,PM,PP	BOTHCONS	
Balistidae											
<i>Balistes polylepis</i> Steindachner, 1876			•		•	•		•	PSA,PC,PM,PP	BALIPOLY	* ~°>
<i>Melichthys niger</i> (Bloch, 1786)				•					CT	MELINIGE	*
<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert y Starks, 1904)	•	•	•	•	•	•		•	PSA,PC,PM,PP	SUFLVERR	* ~ +°>
Monacanthidae											
<i>Aluterus scriptus</i> (Osbeck, 1765)					•				CT	ALUTSCRI	* ~
<i>Cantherhines dumerilii</i> (Hollard, 1854)					•				CT	CATEDUME	*
Ostraciidae											
<i>Ostracion meleagris</i> (Shaw, 1796)					•				CT	OSTRMELE	**°

Continuación Tabla 10

Familia/especie	SA	RI	CH	CA	MA	OR	VI	EN	Distribución	Clave	Antecedentes
Tetraodontidae											
<i>Arothron hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	•			•				•	CT	AROTHISP	* ~ +
<i>Arothron meleagris</i> (Lacepède, 1798)	•	•	•	•			•	•	IP,AP	AROTMELE	* ~ +°>
<i>Canthigaster punctatissima</i> (Günther, 1870)							•		AP	CANTPUNC	* ~ +>
<i>Sphoeroides lobatus</i> (Steindachner, 1870)								•	PSA,PC,PM,PP	SPHELOBA	
Diodontidae											
<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758	•	•	•	•	•	•		•	CT	DIODHOLO	* ~ +°>
<i>Diodon hystrix</i> Linnaeus, 1758	•	•	•	•	•	•			CT	DIODHYST	* ~ +°>
Total	46	48	44	49	69	56	50	60			

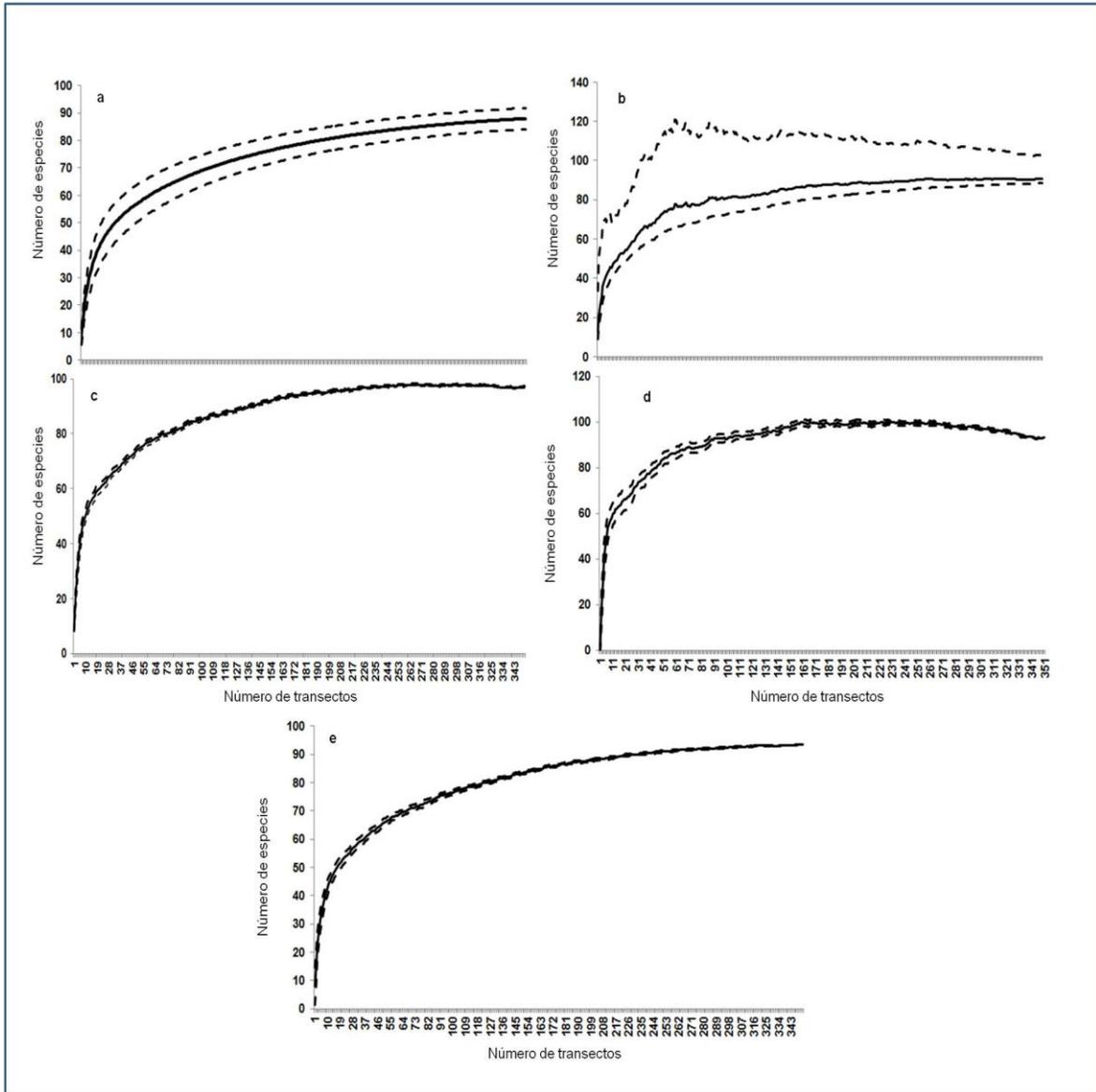


Figura 43. Curvas de acumulación de especies de peces observada (a) y curvas de riqueza de especies determinadas con los estimadores no paramétricos Chao1 (b), Jack 1 (c), Jack 2 (d) y Bootstrap (e) (línea continua) e intervalos de confianza al 95% (línea discontinua).

La mayor abundancia se registró en Maguey (4387 individuos) y La Entrega (4322 individuos), mientras que la menor en Cacaluta (1609 individuos). El mayor número de especies se registró en Maguey (69 especies) y La Entrega (60 especies), mientras que el menor número en Chachacual (44 especies). La mayor riqueza de especies se registró en La Entrega ($\bar{X}=2.083$) y Maguey ($\bar{X}=2.081$) y la menor en San Agustín ($\bar{X}=1.661$). La mayor diversidad se registró en Maguey ($\bar{X}=1.52$) y la menor en San Agustín ($\bar{X}=1.24$). La mayor equidad fue característica de Cacaluta ($\bar{X}=0.7288$) y la menor de San Agustín ($\bar{X}=0.6594$). La mayor dominancia se registró en San Agustín ($\bar{X}=0.4014$) y la menor en Violín ($\bar{X}=0.3256$).

Respecto a la variación espacial de estos parámetros, únicamente la diversidad presentó diferencias significativas entre localidades ($\chi^2_{(7,377)}=18.71$, $p=0.0091$). La prueba de comparación múltiple indicó que esta diferenciación fue determinada por San Agustín respecto a Chachacual, Cacaluta, Maguey, Violín y La Entrega (Tabla 11).

Tabla 11. Resultados de la prueba de comparación múltiple de Dunn. (Prueba regular: las medianas son significativamente diferentes si el valor de $z > 1.9600$ (*)).

	San Agustín	Riscalillo	Chachacual	Cacaluta	Maguey	Órgano	Violín	La Entrega
San Agustín	0							
Riscalillo	1.1533	0						
Chachacual	1.9206	0.8095	0					
Cacaluta	2.1674*	1.0805	0.2786	0				
Maguey	3.8123*	2.3096*	1.2288	0.8617	0			
Órgano	2.395*	1.371	0.602	0.331	0.4144	0		
Violín	2.8367*	1.5229	0.5748	0.2515	0.7075	0.1315	0	
La Entrega	3.0281*	1.5853	0.5642	0.221	0.8363	0.1803	0.0539	0

Thalassoma lucasanum, *S. acapulcoensis*, *C. atrilobata*, *M. dorsalis*, *S. crumenophthalmus*, *H. maculicauda*, *P. punctatus*, *A. troscheli*, *O. steindachneri*, *B. diplotaenia*, *H. sexfaciatum*, *H. dispilus* y *C. caballus* fueron las especies que presentaron

una abundancia acumulada superior al 85% de la abundancia total, mientras que *S. acapulcoensis*, *T. lucasanum* y *M. dorsalis* presentaron una frecuencia de ocurrencia superior al 60%.

La clasificación de las localidades reveló la formación de dos grupos de mayor similitud. El primero fue integrado por Riscalillo, Cacaluta y Chachacua; Maguey, La Entrega y Violín conformaron el segundo grupo (Fig. 44). Órgano destacó por su escasa similitud. Correspondiendo con lo anterior, el análisis de similitud (ANOSIM) reveló diferencias en el patrón multivariado íctico entre localidades ($R= 0.278$; $p= 0.001$). El análisis por pares indicó que la comunidad íctica de San Agustín presentó un mayor número de diferencias en relación al resto de localidades (Tabla 12).

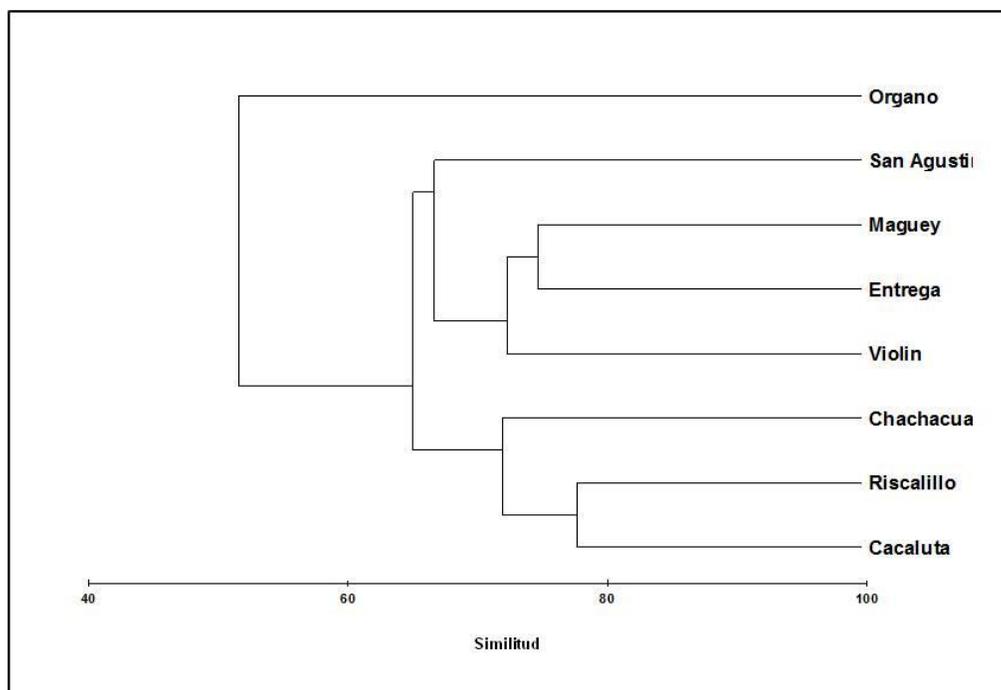


Figura 44. Diagrama de clasificación de las diferentes localidades.

Tabla 12. Resultados de la prueba de comparación entre pares.

Grupos		R	p
San Agustín	Riscalillo	0.409	0.002
San Agustín	Chachacual	0.5	0.002
San Agustín	Cacaluta	0.233	0.021
San Agustín	Maguey	0.477	0.001
San Agustín	Órgano	0.761	0.001
San Agustín	Violín	0.365	0.001
San Agustín	La Entrega	0.24	0.003
Riscalillo	Chachacual	0.328	0.006
Riscalillo	Cacaluta	0.211	0.013
Riscalillo	Maguey	0.15	0.072
Riscalillo	Órgano	0.301	0.009
Riscalillo	Violín	0.282	0.006
Riscalillo	La Entrega	0.121	0.11
Chachacual	Cacaluta	0.169	0.039
Chachacual	Maguey	0.271	0.022
Chachacual	Órgano	0.427	0.002
Chachacual	Violín	0.415	0.002
Chachacual	La Entrega	0.253	0.017
Cacaluta	Maguey	0.237	0.054
Cacaluta	Órgano	0.181	0.052
Cacaluta	Violín	0.347	0.001
Cacaluta	La Entrega	0.311	0.01
Maguey	Órgano	0.127	0.174
Maguey	Violín	0.335	0.001
Maguey	La Entrega	0.072	0.087
Órgano	Violín	0.491	0.001
Órgano	La Entrega	0.456	0.001
Violín	La Entrega	0.236	0.005

Con relación a la representación porcentual de los diversos sustratos por localidad, San Agustín, Cacaluta, Violín y La Entrega se caracterizaron por poseer una mayor representación del sustrato coralino. Órgano y Maguey presentaron una mayor proporción del sustrato rocoso (Fig. 45).

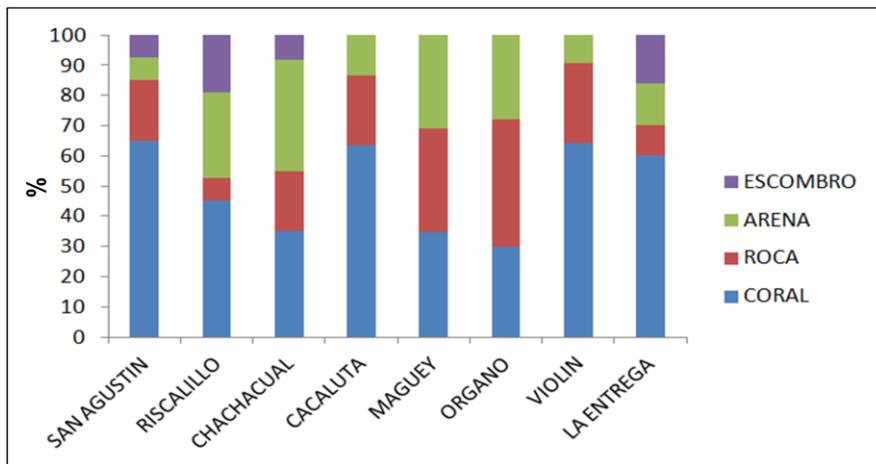


Figura 45. Representación porcentual de los sustratos en las diferentes localidades.

El análisis de similitud de la ictiofauna de Bahías de Huatulco respecto a otras localidades del Pacífico central mexicano y Centroamericano reveló que la comunidad íctica de la zona de estudio presenta una gran afinidad con la ictiofauna de Panamá y Costa Rica (Fig. 46). Las localidades del Pacífico central mexicano (Zihuatanejo, Nayarit, Jalisco y Colima) conformaron un grupo de alta similitud.

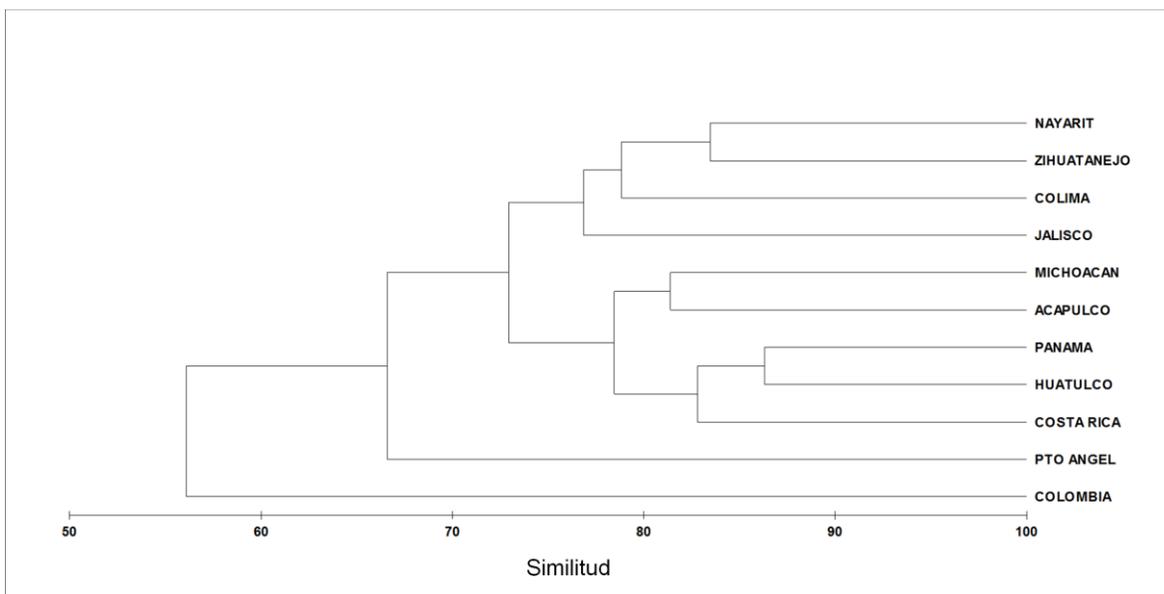


Figura 46. Diagrama de clasificación de las diferentes localidades del Pacífico central mexicano y centroamericano.

DISCUSIÓN

Composición íctica

En el área de estudio se identificaron un total de 88 especies de peces, lo cual corresponde al 94% del inventario de la ictiofauna de acuerdo al esfuerzo de muestreo realizado, manifiestando un porcentaje satisfactorio frente a la riqueza real de especies (Soberón y Llorente, 1993). La extrapolación de la riqueza de especies mediante los estimadores empleados, sugiere que la comunidad íctica del conjunto de bahías está integrada por más de 90 especies. En este sentido, al integrar las especies observadas e identificadas en los desplazamientos entre puntos de muestreo, la ictiofauna de Bahías de Huatulco estaría conformada por 109 especies (Tabla 13). El número de especies determinadas coincide con los resultados de Tapia-García y Juárez-Hernández (2006), López-Pérez *et al.* (2010) y López-Pérez *et al.* (2012). El análisis conjunto de estos trabajos con el presente estudio, indica que la ictiofauna de esta zona está compuesta por más de 134 especies. De acuerdo a lo anterior, en la zona se encuentra representada más del 12% de la riqueza estimada para el Pacífico Oriental Tropical (POT) (1222 especies) de acuerdo a Zapata y Robertson (2006), mientras que para el Pacífico mexicano, la representación es superior al 67% (198 especies Calderón-Aguilera *et al.*, 2009). En este orden y denotando la relevancia de la zona, el número de especies determinado es superior al reportado para Acapulco (Palacios-Salgado, 2005; Rojas-Herrera, 2008; Cruz-Cisneros *et al.* 2012), Zihuatanejo (Leyte-Morales y López-Ortiz, 2005; López-Ortiz, 2007), Colima (Chávez-Comparan y Macías-Zamora, 2006; Chávez-Comparan *et al.*, 2010), Jalisco (Galván-Villa *et al.*, 2011), Nayarit (Solís-Gil y Jiménez-Quiroz, 2006; Galván-Villa *et al.*, 2010), Golfo de California (Aburto-Oropeza y Balart,

Tabla 13. Listado sistemático de las especies identificadas entre puntos de muestreo.

Familia/especie	Distribución
Narcinidae	
<i>Narcine entemedor</i> (Jordan y Starks, 1895)	PC,PM,PP
Rhinobatidae	
<i>Rhinobatos leucorhynchus</i> Günther, 1867	PM,PP
Muraenidae	
<i>Gymnothorax castaneus</i> (Jordan y Gilbert, 1882)	PC,PM,PP
Cupleidae	
<i>Sardinops sagax</i> (Jenyns, 1843)	IP,AP
Synodontidae	
<i>Synodus sechurae</i> Hildebrand, 1946	PC,PM,PP
Syngnathidae	
<i>Hippocampus ingens</i> Girard, 1858	PSC, PC,PM,PP
Scorpaenidae	
<i>Scorpaena mystes</i> Jordan y Starks, 1895	PC,PM,PP
Serranidae	
<i>Serranus psittacinus</i> Valenciennes, 1836	PC,PM,PP
Carangidae	
<i>Seriola rivoliana</i> Valenciennes, 1833	CT
Haemulidae	
<i>Microlepidotus brevipinnis</i> (Steindachner, 1869)	PC,PM,PP
<i>Xenichthys xanti</i> Gill, 1863	PC,PM,PP
Ephippidae	
<i>Chaetodipterus zonatus</i> Girard, 1858	PSA,PC,PM,PP
Pomacanthidae	
<i>Pomacanthus zonipectus</i> (Gill, 1862)	PSA,PC,PM,PP
Cirrhitidae	
<i>Oxycirrhites typus</i> (Bleeker, 1855)	IP,AP
Mugilidae	
<i>Chaenomugil proboscideus</i> (Günther, 1861)	PM,PP
Labridae	
<i>Thalassoma grammaticum</i> (Gilbert, 1890)	PC,PM,PP
Scaridae	
<i>Scarus perrico</i> Jordan y Gilbert, 1882	PC,PM,PP
<i>Scarus rubroviolaceus</i> Bleeker, 1847	IP,AP
Acanthuridae	
<i>Acanthurus triostegus</i> (Linnaeus, 1758)	IP,AP
<i>Ctenochaetus marginatus</i> (Valenciennes, 1836)	AP

Continuación Tabla 13

Familia/especie	Distribucion
Tetraodontidae	
<i>Sphoeroides annulatus</i> (Jenyns, 1842)	PSA,PC,PM,PP

2001; Barjau *et al.*, 2012), así como para otras regiones del Pacífico como Costa Rica (Dominici-Arosemena *et al.*, 2005; Salas y Alvarado, 2008; Myers *et al.*, 2011), Panamá (Dominici-Arosemena y Wolff, 2006; Benfiel *et al.*, 2008) y Colombia (Gómez y Vieira, 1996; Mar-Palacios y Zapata, 2011) (Tabla 14). Es importante mencionar que probablemente estas diferencias respondan a diferentes esfuerzos de muestreo, métodos y técnicas de muestreo empleados.

La mayor riqueza de especies de peces determinada en el presente estudio, probablemente corresponda con las características de las comunidades coralinas suscritas en Bahías de Huatulco. A este respecto, estas comunidades han sido consideradas como las de mayor relevancia en el Pacífico mexicano (López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004). Su relevancia es resultado de una alta riqueza de especies (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004), así como por la cobertura coralina, la cual es considerada superior respecto a otras comunidades coralinas del Pacífico mexicano y muy probablemente, la más alta dentro del Pacífico Oriental (López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004). Ambos atributos (cobertura coralina y riqueza de especies) son considerados como los de mayor influencia en la determinación del número de especies y abundancia, ya que en conjunto establecen una mayor heterogeneidad del hábitat, conformando un complejo marco de micro hábitats, que proporcionan un mayor número de recursos y refugios (Bell *et al.*, 1991; Sebens, 1991

Tabla 14. Número de especies de peces registradas en localidades del Pacífico mexicano y centroamericano.

País	Estado/Provincia/Departamento	Localidad	Número de especies	Referencia	
México	Guerrero	Acapulco	114	Palacios-Salgado, 2005	
			114	Rojas-Herrera, 2008	
			69	Cruz-Cisneros <i>et al.</i> 2012	
	Guerrero	Zihuatanejo	60	Leyte-Morales y López-Ortiz, 2005	
			75	López-Ortiz, 2007	
	Colima	Punta Carrizales	46	Chávez-Comparan y Macías-Zamora, 2006	
			Isla Socorro	84	Chávez-Comparan <i>et al.</i> 2010
	Jalisco		Bahía Tenacatitla	64	Galván-Villa <i>et al.</i> 2011
	Nayarit		Bahía Banderas	71	Solís-Gil y Jiménez-Quiroz. 2006
			Isla Isabel	118	Galván-Villa <i>et al.</i> 2010
Baja California Sur		Bahía de La Paz	102	Aburto-Oropeza y Balart, 2001	
Baja California Sur		Isla San José	112	Barjau <i>et al.</i> 2012	
Costa Rica	Guanacaste	Golfo de Papagayo Parque Nacional Marino	75	Dominici-Arosemena <i>et al.</i> 2005	
	Puntarenas	Ballena	54	Salas y Alvarado, 2008	
	Puntarenas	Punta Leona	72	Myers <i>et al.</i> 2011	

Continuación Tabla 14.

País	Estado/Provincia/Departamento	Localidad	Número de especies	Referencia
Panamá	Chiriquí y Veraguas	Golfo de Chiriquí	126	Dominici-Arosemena y Wolff, 2006
	Balboa	Archipiélago de las Perlas	79	Benfiel <i>et al.</i> , 2008
Colombia	Chocó	Parque Nacional Natural Utría	99	Gómez y Vieira, 1996
	Valle del Cauca	Isla Malpelo	69	Palacios y Zapata, 2011

Robbins y Bell, 1994; Hatcher, 1997; Friendlander y Parrish, 1998; Bellwood y Wainwright, 2002; Munday, 2000, Levin *et al.*, 2000; Nanami y Nishihira, 2000; Nanami *et al.*, 2005).

La mayor riqueza en las comunidades ícticas y coralinas en Bahías de Huatulco están influenciadas por su ubicación geográfica, ya que están suscritas en la porción más tropical del Pacífico Oriental Tropical. Es en esta zona donde se concentra la mayor riqueza de especies de diferentes grupos de organismos (Kaufman, 1995; Pringle, 2000, Hawkins, 2001, Boyero, 2002, Boulton *et al.*, 2005), no siendo la excepción para los peces que viven y dependen de los arrecifes, los cuales de acuerdo a Mora y Robertson (2005a), muestran un pico de riqueza entre México central y Colombia, localizándose la mayor riqueza de especies en Costa Rica y Panamá, donde se registran más de 750 especies (Robertson y Cramer, 2009). Para un gran número de organismos, el patrón de mayor diversidad hacia los trópicos incluye diversos aspectos, entre los que destacan la mayor estabilidad ambiental presente en las zonas

tropicales, la cual proporciona condiciones favorables para el crecimiento de las especies (Primack *et al.*, 2007), así como tasas superiores de especiación y tasas mínimas de extinción (Rosenzweig, 1992; Gaston, 2000; Buzas *et al.*, 2002). Respecto a las tasas de especiación, Rohde (1992) indica que estas son superiores, ya que la mayor temperatura en los trópicos implica tiempos de generación más cortos y tasas de mutación superiores con lo que los procesos de especiación se aceleran. Otros atributos que sobresalen son el efecto área, disponibilidad y/o provisión de energía. Con relación al efecto área, las zonas tropicales se caracterizan por poseer gradientes latitudinales de mayor área en comparación con las zonas templadas, lo anterior resulta en un mayor número de organismos y por consiguiente un mayor número de especies (Rosenzweig, 1992). Respecto a la provisión de energía, la alta productividad característica de las zonas tropicales es determinada por la mayor energía solar que reciben, lo que establece la existencia de una mayor cantidad de recursos y por lo tanto de organismos. Este conjunto de factores establece una mayor eficiencia en la alimentación y reproducción, así como una mayor coexistencia de especies (Gaston, 2000, 2007; Macpherson 2002; Mora y Robertson 2005 a, b; Primack *et al.*, 2007).

Reyes-Bonilla y Leyte-Morales (1998), así como Reyes-Bonilla y López-Pérez (1998), mencionan que la composición de especies de las comunidades coralinas presentan una gran afinidad con las de Centroamérica (Panamá y Costa Rica), siendo resultado de su cercanía espacial, así como por la acción de la corriente costera de Costa Rica, la cual promueve la dispersión de larvas hacia el Pacífico mexicano (Fiedler, 1992; Glynn *et al.*, 1996). De manera similar, el análisis de similitud realizado reveló que las comunidades ícticas de Huatulco presentan mayor similitud con las de Centroamérica (Panamá y Costa Rica) que con las del Pacífico central mexicano (Acapulco, Michoacán, Jalisco, Colima,

Zihuatanejo, Nayarit y Nayarit), coincidiendo con los resultados de Robertson y Cramer (2009), quienes indican que los componentes ícticos residentes y endémicos del sur del Pacífico mexicano son mas similares a los encontrados al sur en el POT. Esta situación indicaría de manera similar a las comunidades coralinas, la influencia de la cercanía espacial, así como el efecto de la corriente costera de Costa Rica en el transporte de larvas de peces hacia la Provincia mexicana. Respecto a las provincias biogeográficas en el POT, Springer (1959), Walker (1966), Rosenblatt y Walker (1962), Stephens (1963), Rosenblatt (1967), Briggs (1977) y Hastings (2000) revelan la existencia de tres provincias continentales (Cortez, Mexicana y Panámica), con puntos de división entre ellas determinados por dos grandes franjas de línea costera con fondos blandos que tiene acción de barrera a los movimientos de peces de arrecifes (Brecha de Sinaloa y Brecha Centroamericana). La división norte o Provincia de Cortez incluye la parte sur de Baja California y Golfo de California. Esta provincia está aislada de la provincia Mexicana hacia el sur por la Brecha de Sinaloa (~ 300 Km de costa arenosa y fangosa que se extiende entre Topolobampo y Mazatlán). La provincia Mexicana se extiende desde el Golfo de California al Golfo de Tehuantepec (Briggs, 1977). La división sur o Provincia Panámica, se extiende hacia el sur desde El Salvador hasta alrededor de Cabo Blanco, en la parte norte del Perú. Sin embargo, Robertson y Cramer (2009) sugieren la existencia de dos provincias biogeográficas continentales (Cortez y Panámica), y descartan la existencia de la provincia mexicana. El desconocimiento de esta provincia radica en el escaso nivel de endemismo (3.1 %), y determinan que las diferentes localidades del Pacífico central mexicano (Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas) se suscriben en la provincia Panámica. Así mismo, destacan que las brechas (Sinaloa y Centroamericana) y los límites al norte (Bahía Magdalena) y sur (Golfo de Guayaquil) del POT (25° N y 4°S respectivamente) no limitan la dispersión de larvas y peces adultos, ya que estas pueden tener un origen relativamente reciente y/o pueden ser

fácilmente franqueadas por las larvas de la mayoría de peces. Respecto a los límites, durante los eventos de El Niño, las aguas a lo largo de las costas continentales al norte y sur del POT incrementan su temperatura, por lo tanto las áreas de distribución de un gran número de especies endémicas del POT se expanden, en algunas ocasiones más allá de sus límites regionales normales. Hooker (2009) indica que durante el evento El Niño 1997-98, el ingreso de aguas ecuatoriales hacia el sur del Perú permitió que un número importante de peces panámicos se desplazaran mas allá de Cabo Blanco (límite natural de la ictiofauna panámica) hacia el centro y sur del litoral peruano. En este orden, se ha determinado que este fenómeno favorece la inmigración de organismos costeros desde el Pacífico central al POT debido a que masas de agua doblan la velocidad de la Contracorriente Norecuatorial (CCNE) y por lo tanto reduce a la mitad el tiempo necesario para transitar los 4,000 a 7,000 kilómetros de mar abierto que separan al POT de las islas del Pacífico central (Robertson y Allen, 2008). Rocha y Bowen (2008) indican que la ausencia de barreras y la gran habilidad de las larvas pelágicas de los peces arrecifales hacen que la especiación parapátrica sea el proceso de especiación dominante. Lo anterior involucra el desarrollo de especies geográficamente diferenciadas en respuesta a las diversas condiciones ambientales en los ambientes costeros del POT, ya que estos son altamente variables geográficamente, con oscilaciones extremas en las tasas de precipitación y temperatura del mar, así como se presentan sistemas estacionales de surgencia, lo cual debe de ser un factor contribuyente al desarrollo de los tres tipos de fauna provinciales en el POT (Cortez, Panámica, Insular) (Robertson y Cramer, 2009).

En comparación con el Indo-Pacífico y Caribe, la ictiofauna del POT posee una menor riqueza íctica arrecifal, resultado de las características de la región. El POT ha sido considerada como una de las zonas más aisladas, posee una estrecha plataforma

continental (Allen y Robertson, 1998) y está expuesta a cambios extremos en la temperatura, salinidad y nutrientes (Cortes, 1997; Glynn y Ault, 2000). Este conjunto de condiciones limita la colonización, establecimiento y desarrollo de las colonias coralinas (Allen y Robertson, 1998). Respecto a su aislamiento, la escases de islas oceánicas propicia un escaso reclutamiento mínimo de fauna procedente del Pacífico Central Occidental (Allen y Robertson, 1998). Otro factor relevante en el desarrollo de las colonias coralinas, es la estrecha plataforma continental cual disminuye la disponibilidad de área para ser colonizados por los corales (Tapia-García, 1998). Respecto a la temperatura, la región es afectada por variaciones extremas de esta durante los eventos El Niño (ENSO) (Mora y Ospina, 2002). Este evento se caracteriza por el incremento en la temperatura del agua, así como por un descenso anormal de esta durante el evento post-El niño llamado La Niña. Estas anomalías térmicas se asocian a cambios negativos en organismos marinos, como eventos o episodios de mortalidad coralina (Glynn y de Weerd, 1991). A este respecto, en las Galápagos, el evento de El Niño de 1982 y 1983 provocó extensa mortalidad coralina, así como también de ciertas especies de peces (Grove, 1984 y 1989). Específicamente para Huatulco, las áreas de afloramiento de aguas frías y ricas en nutrientes interrumpen la estabilidad climática y limita el establecimiento y desarrollo de los corales (Lluch-Cota *et al.*, 1997; Monreal-Gómez y Salas de León, 1998; Tapia-García *et al.*, 2007a, Allen y Robertson, 1998). Una situación similar es reportada por Weil (2003) y Del Mónaco *et al.* (2010) quienes indican que las costas continentales e insulares ubicadas en el Este de Venezuela, son inestables y están sujetas a importantes cambios estacionales, bajas temperaturas, incrementos en las concentraciones de nutrientes y surgencias provenientes de la fosa de Cariaco. Concluyen que estos factores impiden el adecuado desarrollo de los arrecifes coralinos en la región.

La mayoría de las especies de peces registradas en estas bahías son características de ecosistemas tropicales, y presentan amplia tolerancia a los cambios de temperatura (Thompson *et al.*, 1979; Pérez-España *et al.*, 1996; Allen y Robertson, 1998). Del total de especies, más del 39% se distribuyen desde la provincia Cortesiana a Panámica, mientras que más del 30% se distribuyen desde la provincia de San Diego a Panámica. Lo anterior, revela que el componente principal ictico de Bahías de Huatulco es el de afinidad tropical, coincidiendo con los resultados de López-Pérez *et al.* (2010) para la zona de estudio, así como con Moncayo-Estrada *et al.* (2006) y Galván-Villa *et al.* (2010) en Nayarit y Jalisco (Galván-Villa, 2008). Respecto al resto de componentes biogeográficos, se determinó que las especies anfiamericanas estuvieron modestamente representadas (3%), siendo similar a lo reportado para Acapulco (Palacios-Salgado, 2005). Robertson *et al.* (2004) sugieren que más del 85% de la fauna de peces costeros del POT, es resultado de taxones presentes previo al levantamiento del Istmo de Panamá, por lo que el escaso porcentaje de especies en común de las dos regiones del continente americano es derivado de la evolución independiente de sus faunas en ambientes diferentes desde hace 3.5 millones de años (Rosenblatt, 1967). Similar a estas últimas, las especies anfipacíficas estuvieron representadas escasamente en el presente estudio (10%), concordando con lo reportado para Acapulco (Palacios-Salgado, 2005). A diferencia de ambas localidades, destacan las zonas insulares por la amplia representación de especies anfipacíficas, específicamente en la Isla Clipperton (Isla de la Pasión), en la que el porcentaje de especies transpacíficas es superior al 75% (Robertson y Allen, 2008). Esta amplia diferenciación entre la zonas costera e insular en este componente ictico, es determinado por el papel de las islas; ya que actúan como puente que conecta la biota costera tropical del Pacífico Oriental y Occidental (Allen y Robertson, 1996). En este sentido, islas como Malpelo, Galápagos, Cocos, Clipperton y Revillagigedo, han permitido ampliar la distribución de especies del Indo-Pacífico hacia la costa oriental del Pacífico (Robertson *et al.* 2004). Respecto a estas

especies, Robertson y Allen (2002) así como Robertson *et al.* (2004), mencionan que se encuentran mejor representadas en islas oceánicas que en la zona continental. Esta relación es determinada porque les resulta más factible establecerse en este tipo de islas debido a que existe una menor competencia en comparación con la zona continental del POT (Briggs, 1961). Lo anterior coincide con la escasa representación de este componente en Bahías de Huatulco (9%), Acapulco (Palacios-Salgado, 2005) y Nayarit (Galván-Villa *et al.*, 2010). Las especies *Gnathanodon speciosus* y *Acanthurus triostegus* destacaron de las demás especies de origen Indo-Pacífico, ya que su avistamiento representa su primer registro en Bahías de Huatulco. Finalmente, las especies circumtropicales estuvieron representadas por un 13%, coincidiendo con los resultados para bahía Tenacatitla, Jalisco (Galván-Villa *et al.*, 2011).

Un escaso porcentaje de especies presentó una distribución restringida, de estas destacaron *Rhinobatos leucorhynchus* y *Prionurus laticlavus*, ya que únicamente se distribuyen en el Pacífico central mexicano y provincia Panámica. (Froese y Pauly, 2014). En este sentido, destaca la incidencia de *Abudefduf concolor*, *Stegastes rectifraenum* y *Pareques viola* en el área de estudio, ya que no se encuentran representadas en el Pacífico central mexicano (Allen y Robertson, 2008; López-Pérez *et al.*, 2010; Froese y Pauly, 2014). *S. rectifraenum* ha sido censado en repetidas ocasiones en Bahías de Huatulco (Barrientos-Villalobos, 2000; Ramos-Santiago, 2004; Tapia-García y Juárez-Hernández 2006; Ramírez Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; López Pérez *et al.*, 2008; López Pérez *et al.*, 2010; López Pérez *et al.*, 2012) así como en otras localidades del Pacífico central mexicano como Zihuatanejo (López-Ortiz, 2007), Nayarit (Moncayo-Estrada *et al.*, 2006; González-Díaz *et al.*, 2013), Jalisco (Galván-Villa *et al.*, 2011) y colectado en Michoacán (Madrid-Vera *et al.*, 1998), lo anterior se contrapone a lo propuesto por Allen (1991), así como Froese y Pauly (2014), quienes indican que este

pomacentrido únicamente se distribuye en la Provincia de Cortez. Al parecer la incidencia de esta especie en las distintas localidades del Pacífico central mexicano corresponde a la expansión de su área de distribución (Moncayo-Estrada *et al.*, 2006). Similarmente, Hooker (2009) indica que ciertas especies de las familias Holocentridae, Serranidae, Cirrhitidae, Pomacentridae y Labridae pertenecientes a la provincia Panámica han incursionado a la provincia Peruana y por lo tanto han ampliado su área de distribución, destacando la incidencia de *Cephalopholis panamensis*, *Cirrhitus rivulatus*, *Stegastes beebei*, *Thalassoma lucasanum* y *Thalassoma grammaticum* en Isla Foca y Bahía Sechura. Este autor señala que durante el evento El Niño 1997-98, el ingreso de aguas ecuatoriales hacia el sur del Perú permitió que un número importante de peces panámicos se desplazaran más allá de Cabo Blanco (límite natural de la ictiofauna panámica) hacia el centro y sur del litoral peruano, permaneciendo en localidades más al sur que las mencionadas, hasta finales del verano 1999. Respecto a la incidencia de *A. concolor* en el área de estudio, Allen y Robertson (1998) indican que solo se distribuye del El Salvador a Perú, por lo que López-Pérez *et al.* (2010) sugiere que la especie identificada como *A. concolor* es *A. declivifrons*, la cual se distribuye desde el Golfo de California a Costa Rica (Allen y Robertson, 2008; Froese y Pauly, 2014). Sin embargo, *A. concolor* ha sido censada con anterioridad y representa una de las especies con mayor frecuencia de ocurrencia en Bahías de Huatulco (Ramos-Santiago, 2004; Tapia-García y Juárez-Hernández, 2006; Ramírez Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández 2008; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), así como en la costa de Nayarit (González-Díaz *et al.*, 2013), Michoacán (Madrid-Vera *et al.*, 1998) e Isla San José en el Golfo de California (Barjau *et al.*, 2012), lo anterior coincide con lo reportado por diversos autores (Allen, 1991; Froese y Pauly, 2012), quienes indican que esta especie está ampliamente representada en el Pacífico mexicano y que su distribución comprende desde la provincia Cortesiana a Panámica. De manera similar, López-Pérez *et al.* (2010) indican que la especie la

especie identificada como *Pareques viola* es *Pareques sp. A* (Copetudo del Pacífico), ya que la primera únicamente se distribuye de Panamá a Perú (Allen y Robertson, 2008). Sin embargo, diversos estudios avalan la amplia representación de *P. viola* en el Pacífico mexicano, distribuyéndose desde el Golfo de California a Perú (Chao, 1995, Froese y Pauly, 2012; Del Moral-Flores *et al.*, 2013), corroborándose con la incidencia de esta especie en el área de estudio (Barrientos-Villalobos, 2000; Ramos-Santiago, 2004; Tapia-García y Juárez-Hernández, 2005; Juárez-Hernández, 2008; López-Pérez *et al.* 2008), así como en otras localidades del Pacífico mexicano como Golfo de California (López-Martínez *et al.*, 2010), Nayarit (Moncayo-Estrada *et al.*, 2006), Colima (Chávez-Comparan *et al.*, 2010; Gonzalez Díaz *et al.*, 2013), Jalisco (Galván-Villa *et al.*, 2011), Michoacán (Madrid-Vera *et al.*, 1998). Finalmente, López-Pérez *et al.* (2010) reporta la incidencia de *Chaenopsis coheni* en Bahías de Huatulco, la presencia de esta especie en la zona de estudio es controversial ya que presenta una distribución restringida al Golfo de California, siendo endémica de la zona (Isla Ángel de la Guardia a Isla Santa Cruz) (Castro-Aguirre *et al.*, 2005; Del Moral-Flores *et al.*, 2013), lo cual se corrobora con la ausencia de esta en el Pacífico central mexicano y provincia Panámica (Madrid-Vera *et al.*, 1998; Ramos-Santiago, 2004; Espinoza y Salas, 2005; Palacios-Salgado, 2005; Tapia-García y Juárez-Hernández, 2005; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Benfiel *et al.*, 2008; Juárez-Hernández, 2008; Chávez-Comparan *et al.*, 2010; Galván-Villa *et al.*, 2010; Ramírez-Gutiérrez, 2010; Galván-Villa *et al.*, 2011; González Díaz *et al.*, 2013; Juárez-Hernández *et al.*, 2013). Sin embargo, existiría la posibilidad de la representación de esta especie en el Pacífico central mexicano ya que de acuerdo a Galván *et al.* (2000) algunas especies pertenecientes a la provincia de Cortés (principalmente de las familias Chaenopsidae, Gobiesocidae, Labrisomidae, Blennidae y Tripterigidae), se encuentran en un aparentemente proceso de dispersión, por lo que son registradas ocasionalmente en localidades del Pacífico central mexicano y centroamericano.

Las incongruencias en la identificación de las especies anteriormente mencionadas (*S. rectifraenum*, *A. concolor* y *P. viola*), son inherentes de la técnica de muestreo empleada y denotan la necesidad de realizar recolectas específicas (sobre especies en duda). Los censos visuales en transectos de banda (Brock, 1954) es el método más utilizado en estudios de campo sobre ecología íctica arrecifal (Cheal y Thompson, 1997; Sale, 1997), ya que es un método económico, no-destructivo y que permite estimar fácilmente la abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de peces (Sale y Sharp, 1983; Samoilys, 1997). Sin embargo, esta técnica tiende a subestimar la riqueza y densidad de las especies (Sale, 1997; Samoilys y Carlos, 2000), aunado a que la exactitud y precisión de los estimativos obtenidos con diferentes protocolos de censo son afectados por diferentes sesgos asociados a las características de las unidades de muestreo (tamaño de los transectos) (Sale y Sharp, 1983; Cheal y Thompson, 1997), habilidades de los investigadores (Bell *et al.*, 1985; Williams *et al.*, 2006) y características de las especies censadas (Lincoln-Smith, 1989; Samoilys y Carlos, 2000), así como la complejidad y variedad de tareas que realizan los observadores durante los censos y las condiciones oceanográficas (Sale, 1997). La notable subestimación de la riqueza puede estar asociada con varios factores, como la escasa detección de especies crípticas, pequeñas o poco móviles, así como la carencia de conocimiento sobre el comportamiento de los peces, y la dificultad de diferenciar especies muy parecidas morfológicamente. (Williams *et al.*, 2006).

De las 109 especies identificadas, 15 son nuevos registros para Bahías de Huatulco, denotando que estas están ampliamente representadas en el Pacífico mexicano (Allen y Robertson, 2008). Lo anterior se ratifica con el avistamiento y/o recolecta de *Narcine entemedor*, *Rhinobatos leucorhynchus*, *Dasyatis longa*, *Urotrygon rogersi*, *Epinephelus*

niphobles, *Hemicaranx leucurus*, *Caranx vinctus*, *Microlepidotus brevipinnis*, *Xenichthys xanti*, *Chaetodipterus zonatus* y *Bothus constellatus* en localidades de Nayarit, Colima y Jalisco (Chávez *et al.*, 2010; Galván-Villa *et al.*, 2010; Galván-Villa *et al.* 2011), así como *Gnathanodon speciosus*, *Lutjanus colorado* y *Chaenomugil proboscideus*, las cuales han sido censadas en Acapulco (Palacios-Salgado, 2005). Se enfatiza que el avistamiento de estas especies es resultado primordialmente del muestreo en ambientes arenosos y rocosos, ya que más del 60% de estas únicamente fueron registradas en el sustrato arenoso (*N. entemedor*, *R. leucorhynchus*, *D. longa*, *U. rogersi*, *M. brevipinnis*, *C. vinctus*, *B. constellatus*, *S. lobatus* y *C. proboscideus*).

Familias y especies dominantes

Un total de 37 familias fueron determinadas, de estas, Pomacentridae, Labridae y Carangidae fueron las mejor representadas en cuanto número de especies, ya que cada una estuvo integrada por ocho especies. Este patrón es consistente con el encontrado en Bahías de Huatulco (Tapia-García y Juárez-Hernández, 2006; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; López-Pérez *et al.*, 2008; López-Pérez *et al.*, 2010; López-Pérez *et al.*, 2012; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), así como para otras regiones del Pacífico, como Acapulco (Palacios-Salgado, 2005), Ixtapa-Zihuatanejo, Guerrero (Leyte-Morales y López Ortiz, 2005; López-Ortiz, 2007), Colima (Chávez-Comparan y Macías-Zamora, 2006; Chávez-Comparan *et al.*, 2010), Nayarit (Solís-Gil y Jiménez-Quiroz, 2006; Galván-Villa *et al.*, 2010), Jalisco (Galván-Villa *et al.*, 2011), Golfo de California (Pérez-España *et al.*, 1996; Villareal-Cavazos *et al.*, 1998; Barjau *et al.*, 2012), Costa Rica (Dominici-Arosemena *et al.*, 2005; Espinoza y Salas, 2005; Salas y Alvarado, 2008; Myers *et al.*, 2010), Panamá (Dominici-Arosemena y Wolff, 2005; Benfiel *et al.*, 2008) y Colombia (Gómez y Vieira, 1996; Castellanos-Galindo *et al.*, 2010). Estas familias

se encuentran dentro de las diez dominantes en los arrecifes de los océanos Índico, Pacífico y Atlántico, a lo cual Sale (1991b) sugiere que esta dominancia es atribuida a la evolución paralela que han tenido con los corales actuales desde principios del terciario. La familia Pomacentridae, es considerada como una de las más abundantes del Pacífico Oriental Tropical (POT); ya que sus aportes oscilan entre 38.1% a 51.8% de la abundancia relativa total (Pérez-España *et al.*, 1996; Villegas-Sánchez, 2004). Respecto a la familia Carangidae, se observó un incremento respecto al número de especies previamente identificadas (Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; López-Pérez *et al.*, 2010; Juárez-Hernández *et al.*, 2013). Las especies pertenecientes a esta familia desempeñan un papel importante como reguladores del ecosistema, y se muestran como un grupo muy común en las zonas arrecifales tropicales de la región del POT, principalmente en zonas expuestas a ambientes oceánicos (Jiménez-Gutiérrez, 1999; Madrid-Vera, 1999; Rodríguez-Romero, 2002). Otras familias que destacaron fueron Haemulidae con cinco especies, así como las familias Acanthuridae, Tetraodontidae y Lutjanidae con cuatro especies respectivamente. Las especies pertenecientes a la familia Haemulidae comúnmente fueron observadas en zonas arenosas, en cardúmenes medianos de varias docenas de individuos y exhibiendo una preferencia clara a permanecer en sitios protegidos con poca influencia oceánica, lo que indica que la presencia de estas es con fines de descanso y protección (Allen y Robertson, 1998). Con relación a la familia Serranidae, destacó su baja representación (con tres especies), ya que diversos trabajos en el área de estudio la señalan como una de las más representativas (López-Pérez *et al.*, 2010; 2012).

Para la mayoría de las localidades estudiadas, *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes acapulcoensis* y *Microspathodon dorsalis* fueron las especies de mayor abundancia relativa y frecuencia de ocurrencia espacio-temporal y por lo tanto fueron consideradas

como las dominantes. Específicamente, este conjunto de especies representaron más del 50% de la abundancia relativa y ocurrencia superior al 95%, mientras que las especies restantes (85 especies) presentaron una abundancia relativa menor al 1%. Así mismo, los análisis de clasificación en cada localidad, de manera general confirmaron este patrón, ya que de forma continua se observó la conformación de un grupo de alta similitud entre estas tres especies y su diferenciación del resto de especies. Este patrón de dominancia concuerda con los antecedentes de la zona de estudio (Ramos-Santiago, 2004; Tapia-García y Juárez-Hernández, 2006; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; Ramírez-Gutiérrez, 2010; López-Pérez *et al.*, 2012; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), así como para otras regiones del Pacífico mexicano (Pérez-España *et al.*, 1996; Villareal *et al.*, 1996; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Palacios-Salgado, 2005; Leyte-Morales y López Ortiz, 2005; Álvarez-Filip *et al.*, 2006; Chávez-Comparan y Macías-Zamora, 2006; López-Ortiz, 2007; Chávez-Comparan *et al.*, 2010; Galván-Villa *et al.*, 2010; Galván-Villa *et al.*, 2011). De manera similar, estas especies figuran dentro del grupo de taxa dominantes para Costa Rica y Panamá (Dominici-Arosemena *et al.*, 2005; Espinoza y Salas, 2005; Dominici-Arosemena y Wolff, 2006; Benfiel *et al.*, 2008; Salas y Alvarado, 2008; Myers *et al.*, 2010). La constancia en la dominancia de estas especies refleja su estrecha adaptación a los sistemas de arrecife de coral (Sale, 1991b), la cual resulta de su capacidad reproductiva, tolerancia a variaciones fisicoquímicas (temperatura y salinidad), estrategias contra la depredación así como un amplio espectro trófico (Moreno-Sánchez, 2004).

Thalassoma lucasanum presentó la mayor abundancia y frecuencia de ocurrencia espacio-temporal, destacando que su mayor abundancia se registró en las localidades de San Agustín, Riscalillo, Cacaluta, Violín y La Entrega. Lo anterior coincide con el trabajo de Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007), López-Pérez *et al.* (2008) y Juárez-Hernández *et al.*

(2013), así como para otras regiones del Pacífico mexicano (Pérez-España *et al.*, 1996; Villareal *et al.*, 1996; Álvarez-Filip *et al.*, 2006; Sánchez-Ortiz *et al.*, 1997; Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; López-Ortiz, 2007; Galván-Villa *et al.*, 2010; Barjau *et al.*, 2012) y centroamericano (Dominici-Arosemena y Wolff, 2006; Benfiel *et al.*, 2008). Thompson *et al.* (1979) así como Warner y Hoffman (1980), indican que esta especie es omnívora y tiene hábitos diurnos, y que su distribución se restringe a aguas someras (menores a 5 metros) y se considera como una de las especies más abundantes en sistemas arrecifales del POT; destacan que su comportamiento es influenciado por los buzos, ya que en la presencia de estos atrae altas concentraciones de individuos, lo cual puede generar estimaciones sesgadas de su abundancia. Tilman (2001) indica que este lábrido tiene una preferencia por ambientes con cobertura de coral vivo principalmente corales pétreos de los géneros *Pavona* y *Pocillopora*. En este sentido, López-Pérez *et al.* (2013) indica que este labrido es más abundante en localidades con una mayor cobertura coralina. De acuerdo a Williams (1991), su mayor abundancia en el arrecife coralino podría estar ligada a la disponibilidad de alimento, ya que el arrecife puede proveer condiciones favorables para el desarrollo de algas bentónicas y consecuentemente de pequeños crustáceos herbívoros, los cuales son su principal alimento. No obstante, Giraldo *et al.* (2001) resalta que no existe una relación entre la abundancia de esta especie con la complejidad topográfica, lo cual explicaría su amplia distribución. Aunado a esta poca especificidad a las características del hábitat, su amplia representación temporal es determinada por la capacidad de las hembras de ser sexualmente activas durante todo el año (Warner, 1982) además de presentar reversión sexual, este comportamiento es influenciado por aspectos sociales principalmente en grandes poblaciones como un mecanismo de defensa del recurso (Warner y Hoffman, 1980; Foster, 1987). Las hembras y las fases iniciales de los machos son pequeñas, desovan en grupos y mantienen un patrón de coloración, en contraste con la fase terminal de los machos los cuales son más grandes, se reproducen

en pares y muestran cambios en su patrón de coloración (Warner y Hoffman, 1980; Giraldo *et al.*, 2001). Hobson (1965) indica que esta especie se le observa frecuentemente alimentándose de algas, lo cual implicaría que al igual que las especies herbívoras, contribuye a controlar crecimiento, distribución y abundancia de la comunidad algal que posiblemente compitan con el coral. Juárez-Hernández (2008) observó frecuentemente a este labrido estableciendo estaciones de limpieza sobre agregaciones de *P. punctatus*; a este respecto Hobson (1965) sugiere que este comportamiento es característico de esta especie en fases iniciales o juveniles. En este orden, Bshary (2003) indica que este tipo de conducta es clave en la determinación de la diversidad local, ya que promueve la diversidad en los arrecifes coralinos debido a que brinda salud a las especies residentes, además de atraer a especies no residentes.

Respecto a *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis*, se destaca que fueron más abundantes en las localidades de Chachacual y Maguey. *S. acapulcoensis* ha sido considerada como una de las especies conspicuas del Pacífico mexicano (Chávez-Comparán *et al.*, 2006; Galván-Villa *et al.*, 2011), enfatizando que este pomacéntrido es el que posee el mayor rango de extensión en el POT (Víctor y Wellington, 2000). De las características destacables de esta especie es que posee una alta longevidad la cual oscila entre dos a 32 años (Meekan *et al.*, 1999), presenta altas tasas de crecimiento, maduración y fecundidad, así como diferentes eventos reproductivos por estación y escasas tasas de mortalidad (Wellington y Víctor, 1988). Respecto a su distribución, Floeter *et al.* (2007) mencionan que es más abundante en ambientes de mayor exposición al oleaje debido a que encuentran las condiciones ideales de hidrodinámica y profundidad. Así mismo Öhman y Rajasuriya (1998) señalan que este género (*Stegastes*) está distribuido de acuerdo a la cobertura de coral y su abundancia disminuye con la profundidad. Respecto a *M. dorsalis*, su reproducción ocurre desde abril y continúa durante el verano en el Golfo de California

(Thomson *et al.*, 1979). De acuerdo a Thomson *et al.* (2000) indica que esta es una especie solitaria y territorialista que prefiere los parches de arrecife rocoso donde deposita sus huevecillos en nidos que defiende con mayor agresividad durante la temporada reproductiva. Villareal-Cavazos (1988) menciona que esta damisela es considerada un residente primario de los arrecifes ya que su ciclo de vida está íntimamente relacionado con el sustrato rocoso o coralino, que utiliza con propósitos de alimentación, protección y con el fin de llevar a cabo múltiples ciclos reproductivos en un período anual. Así mismo destaca que el espacio, la profundidad y algunos otros factores (patrones de conducta, hábitos alimentarios, la talla de los individuos, duración y frecuencia del período reproductivo), influyen directamente en la su distribución dentro del arrecife.

Ambas especies (*S. acapulcoensis* y *M. dorsalis*), como herbívoros territoriales, desempeñan un importante papel en los sistemas arrecifales, ya que son considerados como reguladores de la estructura comunitaria algal, así como de la productividad en arrecifes coralinos (Klumpp *et al.*, 1987; Klumpp y Polunin, 1989; Ceccarelli *et al.*, 2001). Para el género *Stegastes*, Ceccarelli *et al.* (2001) y Gliber *et al.* (2006) mencionan que ejerce impactos significativos en la determinación de la estructuración y abundancia de la comunidad algal en sistemas arrecifales del Indo-Pacífico. De manera similar, Montgomery (1980), menciona que *M. dorsalis* puede determinar la diversidad y productividad en grupos de plantas y animales de arrecifes del Pacífico.

Otras especies que registraron una gran abundancia fueron *Chromis atrilobata*, *Selar crumenophthalmus*, *Apogon pacificus* y *Harengula thrissina* (particularmente en La Entrega, Chachacual y Órgano). En el presente estudio, estas especies no fueron consideradas como especies dominantes resultado de su baja frecuencia de ocurrencia temporal y/o espacial. López-Pérez *et al.* (2008) y López-Pérez *et al.* (2013) consideran a

A. pacificus como una de las especies dominantes resultado de su amplia representación numérica, contrariamente a lo encontrado. Similarmente, *H. thrissina* únicamente fue observada en Órgano y solamente en época de sequía, coincidiendo con lo descrito por Juárez-Hernández (2008) y Cruz-Cisneros *et al.* (2012). Así mismo, López-Pérez *et al.* (2010) indican la escasa representación espacial de esta especie ya que únicamente la reporta para La Entrega.

Respecto a *C. atrilobata*, diversos estudios denotan su alta representatividad numérica en Bahías de Huatulco (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; López-Pérez *et al.*, 2008, López-Pérez *et al.*, 2012; Juárez-Hernández, 2008; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), así como en otras localidades del Pacífico mexicano (Moncayo-Estrada *et al.*, 2006; Sala *et al.*, 1999, Palacios-Salgado, 3452; López-Ortiz, 2007; Barjau *et al.*, 2012; Cruz-Cisneros *et al.*, 2012) y Pacífico centroamericano (Espinoza y Salas, 2005; Dominici-Arosemena y Wolff, 2006; Salas y Alvarado, 2008; Myers *et al.*, 2010). Respecto a estos últimos, indican que la alta dominancia de este pomacéntrido en el Pacífico Oriental es resultado de representar un alto componente de la biomasa. Así mismo indican que su mayor abundancia es característica de los meses pertenecientes a la época de sequía, coincidiendo con los resultados del presente estudio así como con el patrón estacional reportado por Galván-Villa *et al.* (2010) en Jalisco. De las características más relevantes de esta especie, se indica que se agrega en grupos numerosos en aguas abiertas sobre el arrecife, prefiere profundidades de dos a seis metros, y se alimenta de zooplancton en lugares de corrientes prevalecientes (Goodson, 1988; Thomson *et al.* 2000). Este pomacéntrido, pertenece al grupo funcional de los planctófagos, mismos que son considerados como el mayor eslabón trófico entre los arrecifes coralinos y comunidades de mar abierto (Davis y Birdsong, 1973). Robertson (1982) indica que una de las principales vías de transmisión de energía de este grupo hacia otros componentes del

sistema trófico arrecifal son las heces, ya que la excreción continua de estas es consumida por otros peces y por otros organismos. Hobson (1991) sugiere que en esta situación, los consumidores secundarios ganen más energía por esta vía que del mismo zooplancton, y cantidades significativas de heces son tomadas del sustrato por peces herbívoros y detritívoros. El aporte de este material representa una importación significativa de energía al bentos arrecifal (Bray, 1981). Juárez-Hernández (2008) indica que continuamente se observó a *T. lucasanum*, *Holacanthus passer* y *Bodianus diplotaenia* alimentándose de las heces de *C. atrilobata*, siendo similar a lo reportado por otros autores (Pérez-España y Abitia-Cárdenas, 1996; Aburto-Oropeza *et al.*, 2000; Thomson *et al.*, 2000)

Selar crumenophthalmus y *H. thrissina* han sido consideradas como visitantes cíclicos en los ecosistemas coralinos de Bahías de Huatulco (Ramos-Santiago, 2004; Juárez-Hernández, 2008; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007, 2010; López-Pérez *et al.*, 2012), así como para otras localidades del Pacífico central mexicano (López-Ortiz, 2007; Cruz-Cisneros *et al.*, 2012). La presencia de estas especies se encuentra asociada a cuestiones alimentarias, ya que suelen acercarse a la zona costera formando grandes cardúmenes en los meses donde el efecto de los vientos “Tehuano” transportan agua rica en nutrientes de esta forma elevando la producción primaria en estas bahías (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998). Ramos-Santiago (2004) y Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) señalan el efecto de los vientos “Tehuano” en la determinación del ensamblaje de peces, ya que la asociación de estas especies cíclicas a las condiciones propuestas por estos vientos los cuales determinan cambios significativos en la abundancia y presencia de especies residentes, propiciando cambios en los valores de riqueza de especies, abundancia y diversidad. Esta situación es similar a la que ocurre en Venezuela, ya que la ocurrencia de cardúmenes pelágicos de *Sardinella aurita* y

Decapterus punctatus determinan el descenso de la diversidad durante los máximos de surgencia (Fariña-Pestano y Méndez-Elguezabal, 2009).

Variación de los parámetros comunitarios entre localidades

El análisis de los parámetros comunitarios, particularmente del número de especies, riqueza de especies y diversidad reveló un patrón de distribución de los valores máximos y mínimos entre localidades. Este patrón consistió en que los valores máximos fueron característicos de las localidades de Maguey, La Entrega, Órgano y Violín; mientras que los valores mínimos fueron propios de San Agustín, Riscalillo, Chachacual y Cacaluta. Coincidiendo con el presente estudio, López-Pérez *et al.* (2012) indican un patrón de distribución similar de la diversidad, ya que los valores máximos dentro de Bahías de Huatulco fueron determinados en la localidad de Maguey.

El patrón detectado coincidió con el análisis de conglomerados, ya que indicó la formación de estos dos grupos correspondientes a los valores máximos y mínimos, confirmando la escasa similitud de la porción Este (Maguey, Órgano, Violín y La Entrega) respecto a la porción Oeste (San Agustín, Riscalillo, Chachacual y Cacaluta). De la agrupación conformada por las localidades de la porción Oeste, destacó la mayor similitud entre Maguey y La Entrega, resultado de compartir más de 50 especies así como de presentar una abundancia total similar. Correspondiendo con la diferenciación detectada, el análisis de similitud (ANOSIM) y análisis de varianza confirmaron la existencia de diferencias significativas en la composición, abundancia y diversidad entre las localidades estudiadas, recalcando que San Agustín presentó un mayor número de diferencias con el resto de localidades respecto a la composición, abundancia y diversidad íctica. Esta condición, coincide con los resultados de López-Pérez *et al.* (2012) quienes indica amplias

variaciones de los principales parámetros comunitarios entre localidades, así como Juárez-Hernández *et al.* (2013) quienes reportan diferencias en el patrón multivariado de la comunidad íctica, diversidad y dominancia en las localidades de Maguey y Cacaluta. Lo anterior, acredita la hipótesis planteada respecto a la existencia de diferencias en la composición y estructura de las comunidades ícticas entre bahías. Respecto a las comunidades coralinas de las diferentes localidades, López-Pérez y Hernández-Ballesteros (2004) señalan esta diferenciación, ya que indican que a pesar de la relativa proximidad entre localidades, estas comunidades presentan estructuras significativamente distintas entre sí, resultado de la amplia variabilidad en la riqueza de especies y diversidad por localidad. Probablemente la diferenciación en la comunidad íctica es determinada por las características intrínsecas de cada localidad (i. e. dimensión de la localidad, área coralina, configuración, composición y estructura de la comunidad coralina, coberturas de los diferentes sustratos, exposición al oleaje, corrientes), ya que existe una estrecha relación de las especies de peces a este conjunto de atributos conformantes de la estructura del hábitat (Hixon y Beets, 1993; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Ferreira *et al.*, 2001; Holbrook y Schmitt., 2002; Gratwicke y Speight, 2005a; Benfield *et al.*, 2008), ya que estos influyen en el reclutamiento (Sale, 1991b); y por lo tanto en los patrones de distribución, abundancia y diversidad (Álvarez-Philip, 2004).

De la asociación de localidades de la porción Este, sobresale Bahía Maguey, ya que fue donde se cuantificó el mayor número de especies (69 especies), conteniendo más del 78% de la ictiofauna de Bahías de Huatulco. Además del mayor número de especies, presentó la mayor riqueza de especies y diversidad, así como la menor dominancia. Estos resultados coinciden con los de Juárez-Hernández (2008) quien reporta 62 especies, así como con los de López-Pérez *et al.* (2012) quienes reportan valores de diversidad similares. Contrariamente, estos resultados difieren de los de Juárez-Hernández *et al.*

(2013) el cual identificó un número menor de especies (35 especies), lo cual fue resultado de un menor esfuerzo de muestreo (15 transectos). Respecto a la diversidad, se destaca que su oscilación y valor promedio en el presente estudio (0.37 a 2.82 \bar{x} =1.64) fue menor respecto al reportado por Juárez-Hernández (2008) (1 a 3.44, \bar{x} =2.20). Muy probablemente este decremento sea resultado del evento de mortalidad coralina registrada a principios del 2009, ya que la pérdida de cobertura de coral vivo determina el colapso de la diversidad y abundancia de la comunidad íctica (Williams 1986, Sano *et al.*, 1987; Jones *et al.*, 2004; Halford *et al.*, 2004; Bellwood *et al.*, 2006a; Pratchett *et al.*, 2006; Pratchett *et al.*, 2008). En otro orden, Juárez-Hernández (2008) y Juárez-Hernández *et al.* (2013) indican que el mayor número de especies, riqueza y diversidad en esta localidad se relaciona con la mayor diversidad de hábitats, resultado de la combinación de diferentes sustratos en un mismo ambiente. La combinación de diferentes sustratos, determina una mayor heterogeneidad y diversificación de micro hábitats, permitiendo la coexistencia de peces característicos de cada sustrato (Beukers y Jones, 1997; Connel, 1997; Ault y Johnson, 1998; Jones y Syms, 1998; Tolimieri, 1998a,b; Ferreira *et al.*, 2001; Acosta y Robertson, 2002; Charbonnel *et al.*, 2002; Friedlander y Parrish, 2002; Gratwicke y Speight, 2005a; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; Moreno-Sánchez, 2009; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), influyendo directamente en la distribución, patrones de reclutamiento e intensidad de la depredación (Levin, 1993; Levin *et al.*, 2000; Nanami y Nishihira, 2001) así como en el incremento de la riqueza y diversidad íctica (Öhman y Rajasuriya, 1998; Tolimieri 1998a; Acosta y Robertson, 2002; Friedlander y Parrish, 2002; Nanami y Nishihira, 2002; Moreno-Sánchez, 2009). Esta relación (diversidad del sustrato y diversidad) fue consistente en el presente estudio, ya que los ambientes mixtos y en particular el ambiente que presentó la mayor diversidad de sustratos (transecto 6) fue el que registró el mayor número de especies, riqueza y diversidad. Respecto a las coberturas de los diferentes sustratos, particularmente en esta

localidad se observó un alto porcentaje de cobertura rocosa (más del 34%), similar a lo reportado por López-Pérez *et al.* (2012). Se destaca que la representación de este sustrato es superior a la documentado para el resto de Bahías de Huatulco y es similar al registrado en Puerto Ángel y Puerto Escondido (López-Pérez *et al.*, 2012). Lo anterior es de relevancia ya que en ambas localidades la riqueza y diversidad íctica fue similar a la encontrada en Maguey y superior a la determinada para el resto de localidades de Bahías de Huatulco (López-Pérez *et al.*, 2012). La relevancia del sustrato rocoso implícita en estos resultados, radica en que la variedad en tamaño y forma de las rocas que lo integran se relaciona con una mayor diversidad en el diámetro de oquedades, lo cual aumenta la diversidad de especies de peces así como variedad de tallas de estos mismos, ya que se ofrece un mayor número de refugios y zonas de alimentación. (Kellison y Sedberry, 1998). De forma similar, Gratwicke y Speight (2005a) indican que el sustrato rocoso permite el desarrollo y permanencia de microalgas, macroalgas, corales, esponjas así como una gran variedad de organismos parcialmente sésiles y sésiles. Respecto al sustrato coralino, presenta una proporción similar al de la cobertura rocosa (34%), coincidiendo con lo reportado por López-Pérez *et al.* (2012). Con relación a esta, de acuerdo a Herrera-Olayo (en prep) indica que su área es modesta (~0.44 ha) respecto al resto de localidades y contrariamente a estas presenta una alta riqueza de especies coralinas (ocho especies) (Tabla 15). Lo anterior es relevante, ya que el crecimiento diferencial de distintas especies coralinas, determina un mayor número de microhábitats y recursos, lo cual influencia la presencia y abundancia de un gran número de especies (Bell y Galzin, 1984; Roberts y Ormond, 1987; Chabanet *et al.*, 1997; Ohman y Rajasuriya, 1998; Nanami y Nishihira, 2002; Álvarez-Filip *et al.*, 2011b). Otra característica de la comunidad coralina de esta localidad es que está constituida por pequeños parches coralinos con una alternancia con el sustrato rocoso o arenoso propiciando una discontinuidad entre estos. Esta discontinuidad influye directamente en el “efecto borde”,

permitiendo la convergencia de diferentes especies así como la presencia de especies “raras” asociadas a estas zonas de transición (Acosta y Robertson, 2002; Friedlander y Parrish, 2002), al mismo tiempo que ofrecen un gran contraste en el relieve vertical el cual es especialmente atractivo para los peces (Gladfelter *et al.*, 1980; Williams, 1982; Sale y Douglas, 1984, Clarke 1988, Ault y Johnson 1998; Acosta y Robertson, 2002). Un conjunto de parches pequeños generan áreas tridimensionalmente complejas y en algunas ocasiones pueden tener un área total similar al de un parche de mayor extensión. Finalmente, es importante señalar que generalmente se presenta la combinación en un mismo ambiente del sustrato rocoso y coralino, esta conjunción de sustratos genera una mayor heterogeneidad, determinando hábitats con una mayor complejidad, los cuales poseen la capacidad de soportar un mayor número de especies (Holt, 1987; Greenberg *et al.*, 1995; Beukers y Jones, 1997; Connel, 1997; Ault y Johnson, 1998; Jones y Syms, 1998; Tolimieri, 1998a,b; Ferreira *et al.*, 2001; Charbonnel *et al.*, 2002; Gratwicke y Speight, 2005a).

Tabla 15. Área coralina (ha) y número de especies en las diferentes localidades de Bahías de Huatulco. Fuentes : (Leyte-Morales, 1995; CONANP, 2003; López-Pérez y García, 2009; Tapia-García *et al.*, 2007b; Alejandro-Samaniego, 2010; Gally-Fonseca, 2010; Herrera-Olayo (en prep))

Localidad	Área coralina (ha)	Especies coralinas
San Agustín	2.7	6
Riscalillo	2.5	7
Chachacual	0.5	6
Cacaluta	1.3	7
Maguey	0.44	8
Órgano	0.7	-
Violín	0.57	9
La Entrega	2.35	7

Similar a Maguey, La Entrega destacó por presentar un gran número de especies (60 especies; $\bar{X}=9$ especies), alta riqueza de especies (0.26 a 3.57; $\bar{X}=1.89$) y diversidad

(0.56 a 2.20; \bar{X} = 1.49). Estos resultados son similares a los reportados por Ramos-Santiago (2004), no siendo así con los de López-Pérez *et al.* (2010 y 2012) quien registró un total de 83 especies. La discrepancia con este último trabajo es resultado principalmente de un mayor esfuerzo de muestreo. Particularmente, esta localidad se caracteriza por ser una de las de mayor cobertura coralina (Tabla 15) (Glynn y Leyte-Morales, 1997; CONANP, 2003; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004; López-Pérez *et al.*, 2012), contando con aproximadamente más de dos hectáreas (Herrera-Olayo, en prep), así como una alta diversidad de especies coralinas, registrando un total de seis especies (Glynn y Leyte-Morales, 1997, Herrera-Olayo en prep). Lo anterior, coincide con la caracterización de sustratos realizada, ya que la cobertura coralina representó más del 60%. Respecto a este atributo, se ha considerado como uno de los elementos de mayor relevancia en la determinación de la complejidad estructural (Bell y Galzin, 1984) y por lo tanto ejerce influencia en la determinación de la riqueza de especies, abundancia y diversidad (Sano, 2000; Garpe y Omán, 2003). Esta relación se fundamenta en que la cobertura coralina provee sitios de forrajeo, desove y anidación así como abundantes refugios para peces residentes (Munday, 2000, Nanami *et al.*, 2005), lo que determina una disminución en las tasas de depredación (Hixon y Menge, 1991; Hixon y Beets, 1993; Almany, 2004), y minimiza la competencia por el gran número de recursos discretos (alimento y microhábitats) que proporciona (Levin *et al.*, 2000; Nanami y Nishihira, 2001). Lo anterior indica que los ambientes coralinos de esta localidad se caracterizarían por poseer una alta riqueza y diversidad íctica. Contrariamente, los resultados del presente estudio revelan que el mayor número de especies y diversidad se registraron en un ambiente donde el coral vivo tiene una escasa representación, ya que en su mayoría este ambiente fue conformado por arena y escombros coralinos (transecto 9). Lo anterior, recalcaría la relevancia de la diversidad del sustrato en la mayor estructuración del hábitat y por ende su influencia en la riqueza y diversidad íctica (Holt,

1987; Greenberg *et al.*, 1995; Beukers y Jones, 1997; Connel, 1997; Ault y Johnson, 1998; Jones y Syms, 1998; Tolimieri, 1998a; Ferreira *et al.*, 2001; Acosta y Robertson, 2002; Charbonnel *et al.*, 2002; Friedlander y Parrish, 2002; Gratwicke y Speight, 2005a; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; Moreno-Sánchez, 2009; Juárez-Hernández *et al.*, 2013).

Ambas bahías presentaron un conjunto de similitudes que probablemente podrían explicar el mayor número de especies, riqueza y diversidad. En este sentido, para ambas localidades se realizó un mayor esfuerzo de muestro ($n=72$ y $n=66$ respectivamente). El mayor esfuerzo correspondió con el acceso por tierra que poseen, condición que facilitó la independencia de uso de embarcación, permitiendo cumplir con los muestreos programados. En el afán de esclarecer si el esfuerzo de muestreo diferencial entre localidades se relacionó con el número de especies determinadas, se realizó un análisis de correlación, el cual indicó que esta relación no fue estadísticamente significativa ($r=0.65$, $p=0.07$). Lo anterior, confirmaría que el número de especies se relaciona con características particulares de cada localidad. En ambas localidades una característica común fue alta variabilidad de ambientes, específicamente refiriéndose a la combinación de diversos sustratos en un mismo punto de muestreo y numerosos parches coralinos de escasa extensión (particularmente en Maguey, mientras que en la Entrega, estos se localizaron únicamente en los transectos 3, 4 y 5. Como se mencionó, esta configuración genera áreas tridimensionalmente complejas influenciando la riqueza, abundancia y estructura de los hábitats (Ault y Johnson, 1998; Jones y Syms, 1998; Tolimieri, 1998a), propiciando la convergencia de especies características de los distintitos tipos de sustratos (Acosta y Robertson, 2002; Friedlander y Parrish, 2002; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Moreno-Sánchez, 2009, Juárez-Hernández *et al.*, 2013). De acuerdo a lo anterior, en Maguey se observó la incidencia de especies características de cada sustrato,

coincidiendo con la clasificación de componentes ícticos (arenoso, rocoso y coralino) reportado por Juárez-Hernández *et al.* (2013) en el transecto 6. Otra característica en común es que ambas localidades se localizan en las cercanías del núcleo poblacional y poseen un buen desarrollo turístico (restaurantes), por lo que presentan una alta afluencia turística. Lo anterior es relevante, ya que continuamente se observó la influencia que ejercen las actividades recreativas sobre el comportamiento de los peces, coincidiendo con lo propuesto por Kulbicki (1998) así como Dickens *et al.* (2011) quienes indican que la presencia de los humanos da lugar a cambios en el comportamiento “natural” de los peces. En este sentido, el contacto continuo con el sustrato por parte de los bañistas en los ambientes arenosos de estas localidades atrae a un conjunto de especies de peces (*Scarus compressus*, *Balistes polylepis*, *Halichoeres nicholsi*, *Diodon hystrix* y *Mugil curema*). Es importante destacar que generalmente estos peces se encontraban cerca de los bañistas y posterior al contacto con el sustrato estos acudían de manera inmediata a el sitio de contacto, coincidiendo con lo observado por Di Franco *et al.* (2013). Estos autores indican que la remoción del sedimento o sustrato por estas actividades permite que las presas de estas especies sean más accesibles, resultando en la disminución de la desconfianza instintiva de los peces hacia los humanos (Kulbicki, 1998). Es importante destacar que esta conducta es característica o exclusiva de localidades donde el turismo es continuo (Di Franco *et al.*, 2013), coincidiendo con lo resultados del presente trabajo ya que para el resto de localidades este tipo de comportamiento no fue observado. Otra coincidencia relevante, es que en los ambientes coralinos o rocosos fue común la adecuación (i. e. no evitan el contacto) de las diferentes especies de peces a la presencia de turistas que desarrollan actividades acuáticas. En ambas localidades, se ofrecen visitas guiadas que idóneamente tendrían que ser contemplativas del arrecife y su fauna asociada. En el afán de que estas visitas sean más ilustrativas, los guías a menudo ofrecen alimento a los peces, a lo cual estos responden tomando el alimento. Milazzo *et*

al. (2006) indica que este tipo de actividad (alimentación recreativa) genera cambios en la conducta y por lo tanto en su densidad y distribución de la ictiofauna. Destacan que un porcentaje de la especies investigadas (33%) exhibieron un comportamiento positivo hacia el humano, perdiendo el miedo instintivo a la presencia del humano aun cuando no se les proporcione alimento, lo cual es similar a lo observado en el presente trabajo. Este autor resalta que la alimentación recreativa puede tener efectos negativos, ya que el comportamiento afín hacia el humano hace de estas especies más sensibles a la extracción y depredación. Probablemente, esta situación influye en el número de especies y abundancia determinada en estas localidades, ya que durante el censo resultaría de mayor facilidad detectar e identificar a las especies de peces a diferencia del comportamiento observado en otras localidades (Riscalillo, Chachacual, Cacaluta, Órgano y Violín), ya que ante la presencia de los observadores, los peces tienden a escapar.

Una de las contribuciones más relevantes de este estudio, fue proporcionar por vez primera información referente a la variación espacio-temporal de la ictiofauna de Bahía El Órgano. Se destaca que a pesar de haber realizado un menor esfuerzo de muestreo (22 transectos), se identificaron un total de 56 especies, lo cual es contrastante con el número de especies registrado para localidades con un esfuerzo de muestreo similar (Cacaluta y Chachacual). La riqueza y diversidad fue similar a la estimada en La Entrega, con un promedio de 1.58 bits/ind.. Respecto a los ambientes muestreados, presentaron una alta similitud con los de Maguey, ya que existió una mayor representación de ambientes mixtos, así como una alta representación del sustrato rocoso (42%), lo que hace evidente el papel de ambos atributos en la determinación de la riqueza y diversidad íctica. Respecto al sustrato coralino, fue representado por un 30%, lamentablemente para esta localidad no existen antecedentes respecto a su composición y estructura. Respecto a las especies censadas, *C. atrilobata*, *A. pacificus* y *H. thrissina* determinaron la mayor

abundancia en esta localidad. *C. atrilobata* y *A. pacificus* han sido censadas con regularidad y presentan aportes numéricos similares (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; López-Pérez *et al.*, 2008, 2010, 2012), mientras que *H. thrissina* presenta una modesta representación espacio-temporal (Juarez-Hernández, 2008; López-Pérez *et al.*, 2010), coincidiendo con los resultados del presente trabajo ya que únicamente fue observada en esta localidad en enero del 2009. Al igual que *S. crumenophthalmus*, esta especie es considerada como un visitante cíclico, por lo que su incidencia en la zona de estudio se encuentra asociada a cuestiones alimentarias.

En Violín fueron identificadas 50 especies y se registraron valores promedios de riqueza y diversidad ($\bar{X}= 2.03$ y $\bar{X}=1.5$) similares a los descritos por López-Pérez *et al.* (2012). Respecto a los sustratos, esta localidad presenta un alto porcentaje de coral (64%), y una modesta representación del sustrato rocoso (26%), coincidiendo con lo descrito por López-Pérez *et al.* (2012). Herrera-Olayo (en prep.) menciona que el área coralina es de 0.6 Ha., y destaca que es una de las comunidades de mayor riqueza contando en su inventario con más de nueve especies. Al igual que Maguey, en esta localidad se presentó un disturbio en agosto del 2010, el cual provocó una alta mortalidad coralina (Herrera-Olayo en prep).

Con relación al conjunto de localidades que presentaron un menor número de especies, riqueza y diversidad (San Agustín, Riscalillo, Chachacual y Cacaluta), destacó la localidad de San Agustín, ya que los resultados del presente respecto al número de especies (46 especies) difiriendo ampliamente de los reportados por Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) y López-Pérez *et al.* (2010) quienes identificaron un total de 64 y 82 especies respectivamente. Probablemente estas diferencias estas influenciadas por diferentes esfuerzos y técnica de muestreo. Ejemplificando este hecho, López-Pérez *et al.* (2010)

realizó un total de 88 puntos de muestreo, lo cual es ampliamente superior al realizado en el presente trabajo (51 puntos de muestro). Aunado a la escasa riqueza, esta localidad presentó la menor diversidad y equidad, coincidiendo con los resultados de Barrientos-Villalobos (2000), así como con los de López-Pérez *et al.* (2012) quienes indican valores (promedio) bajos comparados con el resto de las Bahías de Huatulco. Probablemente el menor número de especies, la escasa riqueza especies y diversidad se relacionan con la poca heterogeneidad del sustrato coralino característico de esta bahía, aunado al creciente deterioro en la comunidad coralina (Gally-Fonseca, 2010). En este sentido, la placa coralina prácticamente está conformada por una sola especie (*Pocillopora damicornis*; Leyte-Morales, 1995; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004; Gally-Fonseca, 2010), resultando en un sustrato llano y homogéneo determinando una escasa complejidad topográfica, lo que coincide con los valores mínimos obtenidos de rugosidad para estos ambientes, los cuales son similares a los reportados por Ramírez-Gutiérrez (2010). La complejidad topográfica está relacionada con el número de especies coralinas, ya que sitios con una menor riqueza de especies coralinas tienden a ser relativamente planos (Álvarez-Filip *et al.*, 2011b). Esta condición determina un hábitat poco complejo, ofreciendo un menor número de refugios y recursos para la ictiofauna (Bell *et al.*, 1991; McCormick, 1994; Lingo y Szedlmayer, 2006). Diversos estudios han propuesto que el tamaño del arrecife determina el número de especies y abundancia de la comunidad íctica (Rusell *et al.*, 1974; Sale y Dybdahl, 1975, 1978; Sale, 1977, 1978, 1979, 1980; Talbot *et al.*, 1978; Bonshack y Talbot, 1980; Gladfelter *et al.*, 1980; Williams, 1980; Ogden y Ebersole, 1981; Sale y Douglas, 1984; Bell y Galzín, 1984; Clarke, 1988; Ezcurra, 1990; Lieske y Myers, 1998; Ault y Johnson, 1998; Jiménez-Gutiérrez, 1999; Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Palacios-Salgado, 2005). Esta relación se fundamenta en el hecho que un arrecife de mayores dimensiones albergara un mayor número de larvas o de especies (Rusell *et al.*, 1974; Sale y Dybdahl, 1975, 1978; Sale, 1977, 1979, 1980; Talbot

et al., 1978; Bonshack y Talbot, 1980; Williams, 1980). En el presente estudio, esta relación no fue observada ya que las unidades de muestreo (transectos) distribuidos a lo largo de esta placa arrecifal presentaron los valores mínimos de abundancia y número de especies. Probablemente, como se mencionó, la menor abundancia y riqueza íctica se relaciona con la escasa complejidad topográfica característica de esta placa coralina. Contrastantemente, la mayor riqueza, diversidad y número de especies se registró en ambientes donde el sustrato coralino está representado en pequeños parches con una alternancia con el sustrato rocoso. Se destaca que este arreglo determinó una mayor rugosidad. Coincidiendo con lo anterior, Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) indica que la mayor riqueza y diversidad fue característica de ambientes mixtos y de escombro coralino, indicando que estos poseen una mayor heterogeneidad respecto a los ambientes coralinos. Lo anterior reitera el papel del arreglo en pequeños parches de la comunidad coralina, así como la conjunción con otros sustratos en la determinación de una mayor rugosidad, de esta manera influenciando una mayor riqueza y diversidad íctica (Acosta y Robertson, 2002) .

Respecto al deterioro observado en esta localidad, Fonseca-Gally (2010) determinó un alto porcentaje de coral erosionado y muerto en donde se realizan actividades subacuáticas y recreativas intensas (transectos 1, 2 y 3). Particularmente, durante los muestreos fue común el observar el daño continuo que bañistas ocasionan al ponerse de pie sobre la placa coralina. A este respecto, Hawkins y Roberts (1993b), indican que el tamaño de las colonias de coral disminuye en localidades donde es frecuente el impacto por pisoteo. Esta condición altera de manera permanente la constitución estructural de las especies de coral, transformando un arrecife ramificado a uno del tipo plano, coincidiendo con la caracterización de la placa arrecifal de esta localidad. En este sentido, Arronson y Precth (1994) indican que la rugosidad es un buen indicador de perturbación en arrecifes

coralinos, destacando que este atributo está inversamente relacionado con la perturbación. Lo anterior es de suma preocupación, ya que las comunidades coralinas de Bahías de Huatulco están constituidas en su mayoría por el género *Pocillopora*, siendo este uno de los géneros más susceptibles de morir, dejar de reproducirse sexualmente o blanquearse, por efecto de impactos turísticos (Zakai *et al.*, 2000). Dentro de la especies pertenecientes a este género, destaca *P. damicornis*, ya que ha sido considerada como una especie altamente frágil y de ramas quebradizas (Leyte-Morales, 1999), lo que incrementa su susceptibilidad al daño por actividades humanas. Lo anterior es relevante ya que esta especie es de las de mayor representación (dominancia) en las comunidades coralinas de la zona de estudio (López-Pérez *et al.*, 2007). El deterioro en la comunidad coralina se ha reflejado en la comunidad íctica, ya que Ramírez-Gutiérrez (2010) indica una disminución del índice de diversidad respecto a la serie de tiempo analizada. Aunado a la escasa riqueza y diversidad, esta localidad se caracterizó por poseer la menor equidad así como la mayor dominancia, resultado de la amplia representación numérica espacio-temporal de *T. lucasanum* y *S. acapulcoensis*, ya que ambas especies representaron más del 75% de la abundancia total. La amplia dominancia de estas dos especies es recurrente en esta localidad (Barrientos-Villalobos, 2000; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Ramírez-Gutiérrez, 2010; López-Pérez *et al.*, 2012).

En Cacaluta se identificaron 49 especies, contrastando ampliamente con los trabajos de López-Pérez *et al.* (2008, 2010), quienes reportan un total de 58 especies, así como el de Juárez-Hernández *et al.* (2013) quienes indican un total de 29 especies. Estas diferencias obedecen a diferentes esfuerzos de muestreo así como de la técnica de muestreo empleada. Ilustrando lo anterior, López-Pérez *et al.*, (2008) realizó un total de 90 puntos de muestreo mediante el método del cilindro imaginario, lo cual fue superior al realizado en este estudio (27 transectos). El menor número esfuerzo de muestreo se relacionó

directamente con cuestiones logísticas (i. e. disponibilidad de embarcación) así como condiciones relacionadas con el oleaje, ya que en reiteradas ocasiones representó una limitante para el arribo a la localidad, así como para el establecimiento de los puntos de muestreo y ejecución del censo. Respecto a la composición y abundancia íctica, los antecedentes para esta localidad indican diferencias temporales y espaciales (López-Pérez *et al.*, 2008; Juárez-Hernández, Juárez-Hernández *et al.* 2013), siendo estas últimas relacionadas con la profundidad y tipo de sustrato. En relación a los sustratos, la cobertura coralina está ampliamente representada (63%) coincidiendo con lo encontrado por López-Pérez *et al.* (2008, 2012) (60% y 50% respectivamente). Respecto a esta, posee un área de 1.3 ha. (Glynn y Leyte-Morales, 1997) y se ha catalogado como de las comunidades coralinas mejor conservadas. Coincidiendo con lo anterior, el mayor número de especies fue característico de un ambiente coralino (transecto 6). Finalmente destaca la amplia dominancia de *T. lucasanum*, coincidiendo con lo reportado por López-Pérez *et al.* (2008) y Juárez-Hernández *et al.* (2013).

Riscalillo y Chachacual fueron las localidades en donde se registró el menor número de especies (48 y 44 especies respectivamente). Probablemente este escaso número de especies se relacione con los eventos de mortalidad coralina suscitados en estas localidades (López-Pérez *et al.*, 2002; Alejandro-Samaniego, 2010). En términos generales, la disminución de cobertura de coral vivo, cambios en la composición de especies de la comunidad coralina y la subsecuente pérdida de complejidad topográfica ejercen la alteración de la composición de especies, y determinan el colapso de la diversidad y abundancia de la comunidad íctica (Williams, 1986; Sano *et al.*, 1987; Jones *et al.*, 2004; Halford *et al.* 2004; Munday 2004a; Bellwood *et al.*, 2006a; Pratchett *et al.*, 2006; Pratchett *et al.*, 2008). Esta relación es determinada por la reducción de recursos,

número y calidad de refugios afectando los procesos de colonización, reclutamiento y estructura trófica (Lewis, 1998; Syms y Jones, 2000; Booth y Beretta, 2002).

La diversidad varió de 0.29 a 2.82 bits/ind con un promedio de 1.5 bits/ind para el conjunto de localidades. Estos valores son similares a los reportado por Barrientos-Villalobos (2000) y López-Pérez *et al.* (2012) para el conjunto de bahías, así como también para ciertas localidades (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; Ramírez-Gutiérrez, 2008; Juárez-Hernández *et al.* 2013). Así mismo, estos resultados coinciden con los reportado en otras regiones del Pacífico mexicano (Pérez-España *et al.*, 1996; Jiménez-Gutiérrez, 1999; Villareal-Cavazos, 2000; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Leyte-Morales y López-Ortiz, 2004; Palacios-Salgados, 2005; Villegas-Sánchez, 2005; Cruz-Cisneros *et al.*, 2012) y centroamericano (Dominici-Arosemena *et. al.*, 2005; Dominici-Arosemena y Wolff, 2006; Espinoza y Salas, 2005; Benfiel *et al.*, 2008, Salas y Alvarado, 2008.) De acuerdo a Margalef (1981), la diversidad íctica en sistemas arrecifales presenta una variación de 2.7 a 4.9, destacando la existencia de un gradiente de disminución de Occidente a Oriente en el Pacífico en esta, similar al observado en la riqueza de especies. En este sentido, la diversidad varía entre 2.8 a 4.9 en Islas del Indopacífico (cercasas al Ecuador), mientras que para Islas Galápagos indica que varía de 1.1 a 3.1.

Se esperaba que las localidades de San Agustín, La Entrega y Cacaluta tendrían un mayor número de individuos y especies de peces resultado de su área coralina (Tabla 15). Contrariamente, los análisis empleados no mostraron esta relación con la abundancia ($r= 0.023$; $p>0,05$), e inclusive indicaron una relación negativa con el número de especies ($r= -0.3809$; $p>0.05$). Esta condición fue resultado de que las localidades con una mayor área coralina (Cacaluta y San Agustín) presentaron un menor número de especies de

peces respecto a las localidades con una menor área coralina (Maguey y Órgano). Posiblemente el menor número de especies de peces se relacionan con las características de los ambientes coralinos, particularmente en San Agustín y La Entrega, ya que en términos generales la rugosidad en estos fue cercana a uno, denotando superficies planas. Lo anterior determina el menor número de especies ya que este tipo de superficies provee una escasa disponibilidad de refugios y recursos para la ictiofauna (Bell *et al.*, 1991; McCormick, 1994; Lingo y Szedlmayer, 2006). Arias-González *et al.* (2011) señalan que el área coralina es relevante en la determinación del número de especies cuando posee una alta cobertura de coral vivo y una significativa complejidad topográfica. Por otro lado, en las localidades de mayor número de especies de peces, el sustrato con una mayor representación es el rocoso. Diversos estudios han demostrado la influencia de este sustrato en la determinación de riqueza y abundancia íctica, principalmente en donde la cobertura de coral no es el principal elemento estructural del hábitat bentónico (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Campos-Dávila *et al.*, 2005; Galván-Villa *et al.*, 2010). La geología y fisiografía del sustrato rocoso (i. e. variabilidad de la forma y tamaño de las rocas), determina superficies complejas y rugosas resultando en un mayor número de oquedades así como una amplia variabilidad en el diámetro de estas, proporcionando un mayor número de microhábitats, refugios y zonas de alimentación para los peces (Kellison y Sedberry, 1998; Ferreira *et al.* 2001, Floeter *et al.* 2007; Giakoumi y Kokkoris, 2013). Una característica común en las localidades de mayor riqueza de especies, fue la combinación de diversos sustratos en un mismo ambiente (generalmente roca y coral), lo que probablemente incremente la complejidad topográfica. Esta combinación proporciona un mayor número de áreas de refugio y alimento (Hixon y Beets 1989; Dominici-Arosemena *et al.*, 2005), ya que las características microtopográficas propias de cada sustrato como orientación, concavidad y textura incrementan la complejidad en diversos niveles, influenciando la colonización de organismos sésiles y

móviles (Tokeshi y Arakaki, 2012). Esta alternancia en entre diferentes sustratos es producto de la configuración de la cobertura coralina, ya que esta dispuesta en pequeños parches. Esta discontinuidad genera un gran contraste en el relieve vertical, el cual es especialmente atractivo para los peces (Gladfelter *et al.*, 1980; Williams, 1982; Sale y Douglas 1984; Clarke, 1988; Ault y Johnson, 1998; Acosta y Robertson, 2002). Así mismo, esta discontinuidad incluye la alternancia con otros sustratos, determinando una mayor riqueza, abundancia y heterogeneidad de los hábitats (Ault y Johnson, 1998; Jones y Syms, 1998; Tolimieri, 1998a). Otro atributo que influencia el mayor número de especies de peces, es la mayor riqueza de especies coralinas (Tabla 15). Como se observa, en las localidades con una mayor riqueza de peces no importando su área coralina poseen un mayor número de especies coralinas. A este respecto, Álvarez-Filip *et al.* (2011b) concluyen que la complejidad topográfica está relacionada con el número de especies coralinas, destacando que sitios con cinco o menos especies coralinas tienden a ser relativamente planos mientras que sitios con ocho a 13 especies de coral, presentan una gran complejidad topográfica. En el presente estudio no se realizó el análisis de riqueza de especies coralinas respecto a la abundancia y número de especies de peces resultado de que para el Órgano no se cuenta con información de la composición de la comunidad coralina. Sin embargo, diversos estudios han demostrado su influencia en la mayor riqueza íctica, ya que las áreas con una mayor riqueza y diversidad de especies coralinas genera áreas topográficamente complejas resultado de la forma y crecimiento diferencial de cada una de estas especies, determinando una gran disponibilidad de refugios, microhábitats y recursos (Bell y Galzin, 1984; Chabanet *et al.*, 1997; Ohman y Rajasuriya, 1998; Bruno y Bertness, 2001; Alvarez-Filip *et al.*, 2011b,c), por lo tanto influenciando la mayor riqueza y abundancia íctica, así como influencia el incremento en las tasas de reclutamiento y disminución en las tasas de depredación (Bell y Galzin, 1984; Roberts y Ormond, 1987; Sale, 1991a; Hixon, 1991; Chabanet *et al.*, 1997; Ohman y

Rajasuriya, 1998; Nanami y Nishihira, 2002; Álvarez-Filip *et al.*, 2011c). La conjunción del grupo de atributos mencionados hacen de los ambientes de estas localidades altamente complejos física y biológicamente. Así, estos ambientes poseen la capacidad de soportar un mayor número de especies (Holt, 1987; Greenberg *et al.*, 1995; Beukers y Jones, 1997; Connel, 1997; Ferreira *et al.*, 2001; Acosta y Robertson, 2002; Charbonnel *et al.*, 2002; Friedlander y Parrish, 2002; Nanami y Nishihira, 2002; Gratwicke y Speight, 2005b; Moreno-Sánchez, 2009).

Distribución temporal de los parámetros comunitarios

En términos generales, el análisis de la abundancia total e individual (por localidad), reveló que fue mayor en la época de sequía, particularmente en los meses de marzo del 2009 y 2010, coincidiendo con los antecedentes para el área de estudio (Juárez-Hernández, 2008; López-Pérez *et al.* 2012; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), así como para otras localidades del Pacífico Mexicano (Pérez-España *et al.*, 1996; Jiménez-Gutiérrez, 1999; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Galván-Piña *et al.*, 2003; Álvarez-Filip, 2004; Villegas-Sánchez *et al.*, 2004; Palacios-Salgado, 2005; López-Ortiz, 2007; Moreno-Sánchez, 2009; Galván-Villa *et al.*, 2011). Sin embargo, esta tendencia difiere de los resultados de Ramos-Santiago (2004) y Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) quienes indican que la mayor abundancia en las localidades de La Entrega y San Agustín se presenta durante lluvias, siendo los meses de junio y agosto donde se concentra la mayor abundancia. Ambos autores coinciden que la mayor abundancia es consecuencia del incremento en el número de individuos de *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *C. atrilobata*, *P. punctatus*, *M. dorsalis* y *A. troscheli*, lo cual es opuesto a lo encontrado en el presente trabajo, así como en otros estudios (Juárez-Hernández, 2008; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), ya estos últimos indican que la mayor abundancia de estas especies es

característica de sequía. El incremento en la abundancia de estas especies en sequía es similar a lo reportado por Palacios-Salgado, (2005) y López-Ortiz (2007) en Guerrero, así como en el Golfo de California por Moreno-Sánchez (2009), quienes sugieren un incremento en el número de individuos de *T. lucasanum*, *P. punctatus* y *C. atrilobata* en la época fría (Noviembre a Mayo).

Aunado al incremento en la abundancia de este conjunto de especies residentes, se observa para la época de sequía, la presencia de especies que han sido consideradas como visitantes cíclicas (*Caranx caninus*, *C. caballus*, *Harengula thrissina* y *Selar crumenophthalmus*). Como se indicó, la incidencia de estas especies se encuentra asociada a aspectos alimentarios, ya que suelen acercarse a la zona costera formando grandes cardúmenes en los meses donde el efecto de los vientos “Tehuano” transporta agua rica en nutrientes (marzo a abril), de esta forma elevando la producción primaria en estas bahías (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998). Diversos estudios ratifican la constancia cíclica de estas especies en la zona de estudio y su efecto en la determinación de cambios significativos en la abundancia, riqueza de especies y diversidad actica (Barrientos-Villalobos, 2000; Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007, Juárez-Hernández 2008; López-Pérez *et al.*, 2010; Ramírez-Gutiérrez, 2010; López-Pérez *et al.*, 2012). La alteración de la estabilidad de la comunidad íctica por parte de estas especies es resultado de la reducción en la disponibilidad de recursos, así mismo influyen directamente en el reclutamiento, competencia (Robertson, 1996) y depredación (Hixon y Beets, 1993). En el Caribe, Fariña-Pestano y Méndez-Elguezabal (2009) indican una condición similar, ya que las especies cíclicas (*Sardinella aurita* y *Decapterus punctatus*) determinan cambios significativos en la ictiofauna, mismos que se ven reflejados la disminución en la diversidad y en la equidad para en los meses de influencia del fenómeno de surgencia en Venezuela.

El conjunto de especies residentes y cíclicas fueron las responsables de determinar diferencias significativas entre épocas climáticas y meses de acuerdo a los análisis estadísticos empleados. A este respecto, la abundancia fue significativamente diferente entre épocas climáticas en las localidades de Maguey y Órgano. En Maguey, la diferenciación fue influenciada por el el incremento en la abundancia de especies residentes (*A. concolor*, *A. troschelli*, *A. retrosella*, *B. polylepis*, *C. atrilobata*, *F. comersonni*, *M. curema*, *P. argalus pterura*, *P. punctatus* y *T. lucasanum*), así como de la presencia de especies visitantes cíclicas (*C. caballus*, *C. caninus*, *C. victinus*, *H. maculicauda* y *S. crumenophthalmus*). En Órgano, fue resultado del incremento en la abundancia de *C. atrilobata*, *F. comersonni* y *H. saltator*, así como por *H. thrissina*. La diferenciación en esta localidad por época climática, fue consistente con el análisis de similitud (ANOSIM), así como en Chachacual. Respecto a esta última, la diferenciación entre sequía y lluvias fue establecida por el incremento en la abundancia de *A. troschelli*, *C. atrilobata* y la presencia de *C. caballus* en sequía.

En este orden, los análisis de similitud realizados en cada localidad por mes, revelaron diferencias significativas en la composición y abundancia para las localidades de San Agustín, Cacaluta, Órgano y Violín, destacando que estas fueron determinadas por meses pertenecientes a la época de sequía (principalmente marzo 2009 y 2010), respecto a los meses pertenecientes a la época de lluvias. Estas diferencias fueron influenciadas de igual forma por incrementos en la abundancia de especies residentes (*C. atrilobata*, *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *O. steindachneri*, *F. comersonni*), así como por la presencia y abundancia de especies consideradas como visitantes cíclicas (*H. saltador*, *H. thrissina* y *S. crumenophthalmus*). Juárez-Hernández *et al.* (2013) no detectaron diferencias en la composición, abundancia y diversidad de la ictiofauna temporalmente, resultado

principalmente de la ausencia de especies cíclicas durante el periodo de muestreo. Así mismo, Ramírez-Gutiérrez (2010) destaca la inexistencia de diferencias entre épocas climáticas en los principales parámetros comunitarios en San Agustín. En este caso, la inexistencia de diferencias entre épocas climáticas es resultado de no incorporar la presencia y abundancia de *S. crumenophthalmus* en la caracterización de la comunidad de peces de esta localidad. Siqueiros-Beltrones (2005) así como Saldivar-Lucio y Reyes-Bonilla (2011) mencionan que al excluir especies abundantes y/o dominantes resulta contraproducente al tratar de interpretar ecológicamente los cambios en los índices comunitarios, ya que su elevada abundancia también es un reflejo de su importancia ecológica en la localidad. Por ello, la dominancia debe considerarse una propiedad natural de la ictiofauna de ecosistemas arrecifales, de tal forma que la eliminación de las especies con grandes abundancias no tiene sentido bajo la óptica ecológica, aunque quizá si en la estadística. Finalmente, el análisis gráfico de la abundancia mensual del total de localidades, confirmó el patrón estacional, ya que se indica que marzo del 2009 y 2010, son los de mayor abundancia para la mayoría de las localidades, coincidiendo con lo reportado por López-Pérez *et al.* (2012). Sin embargo, es importante destacar que Cacaluta y Órgano no exhibieron esta tendencia, ya que los máximos de abundancia se presentan en noviembre y enero del 2009. Probablemente, esta condición fue determinado por la ausencia de muestreos en los meses de marzo. La falta de estos muestreos fue determinado por cuestiones logísticas (i. e., disponibilidad de embarcación, condiciones climáticas adversas). A pesar de no presentar similitud con la tendencia temporal, los máximos de abundancia fueron característicos de la época de sequía y fueron determinados por *C. atrilobata*, *T. lucasanum*, *F. comersonni*, *P. argalus pterura*, *H. saltator*, *H. thrissina* y *S. crumenophthalmus*.

Coincidiendo con los resultados de López-Pérez *et al.* (2012), la mayor abundancia y dominancia así como la menor equidad en la época de sequía, es resultado de incrementos notables en la abundancia de las especies residentes (en su mayoría planctófagas) e incidencia de especies cíclicas. Respecto a *C. atrilobata*, el incremento en su abundancia en esta época (particularmente en marzo), coincide con lo reportado por Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) en San Agustín, Juárez-Hernández *et al.* (2013) en Maguey, así como en Guerrero (Palacios-Salgado, 2005; López-Ortiz, 2007), Jalisco (Galván-Villa *et al.*, 2011) y Golfo de California (Moreno-Sánchez, 2009). Respecto a la incidencia y abundancia de miembros de la familia Carangidae, Palacios-Salgado (2005) y López-Ortiz (2007) así como Moreno-Sánchez (2009), indican un patrón similar destacando principalmente la incidencia *S. crumenophthalmus*, *Caranx caninus* y *C. caballus*. Así mismo, Galván-Villa *et al.* (2011) indica un patrón similar de abundancia por meses en bahía Tenacatitla, ya que de febrero a abril se observó la incorporación de especies migratorias, principalmente de la familia Carangidae. En el Caribe, específicamente en Venezuela (Cervigon, 2005; Fariña-Pestano y Méndez-Elguezabal, 2009) y Colombia (Olaya-Restrepo *et al.*, 2008), describen un patrón similar respecto a la incidencia de especies migratorias (*Sardinella aurita* y *Decapterus punctatus*), relacionándose con el incremento de la producción planctónica y disminución de la temperatura del agua, los cuales están determinadas por el fenómeno de surgencia en esta zona.

Aunado a la alta productividad planctónica para esta época (particularmente en marzo y abril), se observa un crecimiento significativo de la comunidad de macroalgas (Obs. pers.) en Bahías de Hualtulco, coincidiendo con lo propuesto por Calderón-Aguilar (2008) quien indica que durante esta época se incrementa la cobertura y riqueza de especies algales. Esta condición, de acuerdo a los resultados del presente estudio, coincide con el

incremento en el número de individuos de las especies hervivoras (*P. punctatus*, *K. analogus* y *K. elegans*). Respecto a *P. punctatus*, se observó un incremento en su abundancia en los meses de febrero, marzo y abril, concordando con lo propuesto por Ramos-Santiago (2004), así como con Galván-Villa *et al.* (2011) quienes indican que la abundancia de este cirujano se relaciona con la disminución de la temperatura del agua así como con el mayor crecimiento algal característico de la época de sequía.

Por otro lado, la menor abundancia fue característica de la época de lluvias (septiembre) para la mayoría de las localidades (excepto Violín y La Entrega). Esta tendencia coincide con los antecedentes para el área de estudio (Juárez-Hernández, 2008; López-Pérez *et al.*, 2012; Juárez-Hernández *et al.*, 2013) así como para otras regiones del Pacífico mexicano (Pérez-España *et al.*, 1996; Jiménez-Gutiérrez, 1999; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Galván-Piña *et al.*, 2003; Álvarez-Filip, 2004; Villegas-Sánchez *et al.*, 2004; Palacios-Salgado, 2005; López-Ortiz, 2007; Moreno-Sánchez, 2009; Galván-Villa *et al.*, 2011). Sin embargo, lo anterior es diferente a lo reportado por Ramos-Santiago (2004), Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) y Ramírez-Gutiérrez (2010), quienes indican que la menor abundancia es características de la época de sequía. En el presente estudio, este decremento corresponde con la disminución en el número de individuos de especies residentes que forman grandes agregaciones (*C. atrilobata* y *T. lucasanum*), así como por la ausencia de especies visitantes. Violín y La Entrega difieren del patrón descrito, ya que es en secas (enero) donde se registra la menor abundancia en ambas localidades; en Violín, esta condición fue determinada por la ausencia de *C. atrilobata*, así como por la escasa representación numérica de *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *S. crumenophthalmus*; en La Entrega, los valores mínimos fueron determinados por la ausencia de *C. atrilobata* y *S. crumenophthalmus*, así como por la modesta abundancia

de *T. lucasanum*, *M. dorsalis* y *S. acapulcoensis*. En ambos casos, se destaca la nula representación numérica de especies de las familias Carangidae y Haemulidae.

El mayor número de especies, riqueza, diversidad fueron característicos de la época de lluvias de acuerdo al análisis gráfico global, coincidiendo con lo descrito para la zona de estudio (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; Ramírez-Gutiérrez, 2010; López-Pérez *et al.*, 2012; Juárez-Hernández *et al.*, 2013), así como en otras localidades del Pacífico mexicano (Pérez-España *et al.*, 1996; Jiménez-Gutiérrez, 1999; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Galván-Piña *et al.*, 2003; Álvarez-Filip, 2004; Palacios-Salgado, 2005; Solís-Gil y Jiménez-Quiroz, 2006; López-Ortiz, 2007; Villegas-Sánchez *et al.*, 2009; Moreno-Sánchez, 2009; Barjau *et al.*, 2012). Este análisis también reveló que julio y noviembre son los que presentaron los valores máximos de estos parámetros, coincidiendo con López-Pérez *et al.* (2012). De lo anterior, destaca el mes de noviembre, ya que corresponde al periodo en que se presentan los vientos “nortes” en la parte central del Golfo de Tehuantepec y que determinan la surgencia y el descenso en la temperatura del agua (Traviña-Castro y Barton, 1997; Tapia-García *et al.*, 2007a). Sin embargo, este efecto parece verse reflejado hasta abril, cuando la corriente de agua que proviene de la parte norte-central del golfo se manifiesta en la región (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998). Lo anterior se corrobora con lo reportado por Ramos-Santiago (2004) y Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007), quienes indican que este mes es uno de los de mayor temperatura. Es importante resaltar que el periodo de muestreo comprendido en el presente estudio se caracterizó por ser año “El Niño”, abarcando los meses de mayo del 2009 a marzo del 2010 y su intensidad fue considerada como moderada con anomalías positivas de la temperatura superficial del mar (NOAA, 2010), particularmente con incrementos en la temperatura superficial del mar que oscilaron entre 0.5 a 1.5 °C en los meses de noviembre y diciembre del 2009 (Trujillo-Ruiz, 2010). Esta

condición explicaría la mayor similitud de noviembre respecto a julio y septiembre observada en los análisis de clasificación y ordenación. En este sentido, la relación entre riqueza y temperatura ha sido descrita para la zona de estudio (Ramos-Santiago, 2004), así como para otras regiones del Pacífico mexicano (Pérez-España *et al.*, 1996; Villegas-Sánchez *et al.*, 2009; Barjau *et al.*, 2012), así como Fariña-Pestano y Méndez-Elgueazabal (2009) en Venezuela. Esta relación es resultado de que las temporadas de reclutamiento de peces en sistemas tropicales se encuentran asociadas a las estaciones más cálidas del año y a una mayor disponibilidad alimenticia, garantizando el éxito en la sobrevivencia y que a su vez repercute en el establecimiento de un mayor número de especies. Específicamente en Huatulco, el incremento en estos parámetros comunitarios en la época de lluvias es resultado de las altas temperaturas y alta producción de los procesos costeros regionales (Lluch-Cota *et al.*, 1997; Lara-Lara *et al.*, 1998) propiciando incrementos en la disposición de recursos, impulsando a su vez una mayor cantidad de alimento, lo que se refleja en un incremento en el número de especies. En este sentido, para el Golfo de California ocurre el reclutamiento de peces arrecifales durante la época cálida, determinando incrementos en la riqueza y homogeneizando las abundancias relativas (Paredes, 2000; Trujillo-Millán, 2003). Aunado a la relación temperatura y riqueza, la mayor riqueza para esta época climática se relaciona con la ausencia de visitante cíclicos principalmente de *C. caninus* y *S. crumenophthalmus*, cuales son considerados como depredadores activos esta actividad influye en la conducta de los peces que habitan permanentemente en él arrecife (Valdez- Muñoz y Mochek, 1994; Allen y Robertson, 1996).

Respecto al análisis individual, el mayor número de especies, riqueza, diversidad y equidad fue característica de la época de lluvias en las localidades de San Agustín, Riscalillo, Chachacual, Violín y La Entrega. Por otro lado, en Cacaluta, Órgano y Maguey

los valores máximos fueron observados en secas, contrario a los antecedentes (Juárez-Hernández, 2008, López-Pérez *et al.*, 2012; Juárez-Hernández *et al.*, 2013). Estas diferencias con el patrón mensual descrito, son resultado de la escasa representación de muestreos en las dos primeras localidades para esta época, mientras que para la última es probablemente determinado por el evento de disturbio en la comunidad coralina. Sin embargo, es importante señalar que para otras regiones del Pacífico central mexicano (Jalisco), los valores máximos de estos atributos comunitarios son característicos de la época de secas, resultado de la mayor concentración de nutrientes y biomasa planctónica para esta zona (Galván-Villa *et al.*, 2011).

El menor número de especies, la menor riqueza, diversidad y equidad se registra en secas, siendo enero donde los valores de estos parámetros son mínimos. Lo anterior coincide con la tendencia mensual reportada por Juárez-Hernández (2008), Ramírez-Gutiérrez (2010), López-Pérez *et al.* (2012) y Juárez-Hernández *et al.* (2013). Estacionalmente, estos resultados son similares con los reportados para otras regiones del Pacífico mexicano (Pérez-España *et al.*, 1996; Jiménez-Gutiérrez, 1999; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Galván-Piña *et al.*, 2003; Álvarez-Filip, 2004; Palacios-Salgado, 2005; López-Ortiz, 2007; Villegas-Sánchez *et al.*, 2009; Moreno-Sánchez, 2009; Barjau *et al.*, 2012). Este mes (enero) destaca como uno de los menor temperatura (Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007). Esta condición donde la temperatura decrece considerablemente, provoca el incremento en la depredación, competencia y disminución de alimento, resultado de la migración de especies, asociándose a la disminución en la abundancia y en el establecimiento de un menor número de especies. La disminución de la temperatura influencia el comportamiento de los peces, los cuales invierten menos energía en actividades motoras (relacionado con su metabolismo ectotérmico) y por lo tanto reducen su movilidad determinando que sean menos visibles para los buzos (Villegas-Sánchez *et*

al., 2009). De acuerdo a Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) indica que la surgencia procedente del Golfo de Tehuantepec determina condiciones ambientales adversas para las especies tropicales.

Estadísticamente, diferencias significativas fueron detectadas en el número de especies, riqueza y diversidad entre épocas climáticas y por meses. Entre épocas climáticas, el número de especies fue diferente en las localidades de Chachacual y Órgano, destacando que para ambas localidades se presenta el mayor número de especies en secas, probablemente resultado de la escasa representación de los muestreos en lluvias. En San Agustín y Violín la mayor riqueza y diversidad fueron diferentes entre épocas climáticas, destacando que en ambas fue mayor en lluvias. Las diferencias registradas en Chachacual fueron consistentes con las determinadas mediante el análisis de similitud. Respecto a este, reveló diferencias en la composición entre meses en San Agustín, Cacaluta, Órgano y Violín. Respecto a San Agustín, los resultados del presente trabajo contrastan con los de Ramírez-Gutiérrez (2010) ya que no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre ambas épocas del año, por lo que considera que es un grupo homogéneo, sin variaciones estacionales importantes. Respecto a los análisis de clasificación y ordenación de los meses de muestreo, se observó la mayor similitud de meses pertenecientes a una misma época climática, así como una menor similitud entre los meses de diferentes épocas climáticas. Esta situación refleja una ligera diferenciación de la ictiofauna perteneciente a secas y lluvias coincidiendo con los resultados de Juárez-Hernández (2008), López-Pérez *et al.* (2008) y López-Pérez *et al.* (2012).

En términos generales, el conjunto de resultados en el presente estudio ratifica la alternancia de la abundancia, número de especies, riqueza y diversidad por época climática. Este patrón corresponde con la menor y mayor temperatura del agua de mar en

Bahías de Huatulco, coincidiendo con lo propuesto por López-Pérez *et al.* (2012) quienes concluyen que los cambios significativos en los ensamblajes de peces están relacionados con los principales cambios en las variables oceanográficas en la costa de Oaxaca. Correspondiendo con este hecho, Longhurst y Pauly (1987) así como Galván-Magaña *et al.* (2000) indican que en latitudes tropicales y subtropicales, la variación de las especies de peces en las comunidades costeras marinas está determinada con los cambios en la temperatura del agua.

Finalmente, la evaluación de cambios en los parámetros comunitarios en los años de muestreo reveló que únicamente la riqueza y diversidad son significativamente diferentes en San Agustín y Maguey. Es importante destacar que ambos atributos son mayores en el año 2009. Probablemente, esta diferenciación corresponde con el incremento en el deterioro en San Agustín y la mortalidad coralina en Maguey.

Distribución espacial de los parámetros comunitarios y su relación con los atributos del hábitat

El análisis gráfico realizado reveló que dos tipos de sustratos (coralino y rocoso) registraron los valores máximos de los diferentes parámetros comunitarios analizados (abundancia, número de especies, riqueza de especies, diversidad y equidad) en la mayoría de las localidades estudiadas. En este orden, la mayor abundancia en San Agustín, Riscalillo, Cacaluta, Violín y La Entrega fue característica de ambientes coralinos o de mayor dominancia de este sustrato.

Este conjunto de ambientes presentaron una serie de similitudes, entre las cuales se destaca que para las tres primeras (San Agustín, Riscalillo y Cacaluta), la mayor abundancia fue determinada por la abundancia de *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis*, *P. punctatus*, *P. laticlavus*, *H. maculicauda* y *H. flaviguttatum*. La incidencia de la mayor abundancia en estos ambientes, así como la ocurrencia y representación numérica de estas especies coincide con los antecedentes en San Agustín y Cacaluta (Ramírez-Gutiérrez, 2007; Juárez-Hernández *et al.*, 2013). Respecto a la incidencia de estas especies, Giraldo *et al.* (2001) indica que la amplia distribución de *T. lucasanum* en los diferentes ambientes es resultado de la poca especificidad a las características del hábitat. Respecto a *S. acapulcoensis*, Juárez-Hernández (2008) indica un patrón espacial similar, ya que la mayor abundancia se presenta en ambientes coralinos. Floeter *et al.* (2007) mencionan que *S. acapulcoensis* es más abundante en estos ambientes debido a que encuentran las condiciones ideales de hidrodinámica y profundidad. En este sentido, Öhman y Rajasuriya (1998) así como Mejía y Garzón-Ferreira (2000) indican tendencias de distribución para las especies de este género de acuerdo a la cobertura coralina, profundidad y grado de exposición al oleaje. En Violín y La Entrega, la mayor abundancia

en estos ambientes fue determinada por la alta representación numérica de *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis*, *O. steindachneri*, *H. maculicauda* y *C. atrilobata*, coincidiendo con lo reportado por Ramos-Santiago (2004) quien indica una tendencia espacial similar de la abundancia, así como la contribución numérica de las especies mencionadas.

De manera similar, estos ambientes en Riscalillo, Cacaluta, Órgano y Violín se caracterizaron por poseer el mayor número de especies, la mayor riqueza de especies, diversidad y equidad. La incidencia espacial de los valores máximos de estos atributos coinciden con lo descrito por Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007), así como por Juárez-Hernández *et al.* (2013). En el presente trabajo, se observó que el mayor número de especies fue determinado por la amplia representación de especies de los géneros *Arothron*, *Caranx*, *Haemulon*, *Halichoeres*, *Kyphosus* y *Stegastes*. Aunado al número de especies, la mayor riqueza, diversidad y equidad fueron influenciadas por la modesta representatividad numérica de las especies dominantes. Paradójicamente, en San Agustín, Cacaluta, Violín y La Entrega los valores mínimos de estos parámetros comunitarios se registraron también en ambientes coralinos, los cuales a diferencia de los ambientes donde se registraron los máximos, se caracterizaron por su poca profundidad así como fueron ambientes con poca complejidad topográfica (i. e. rugosidad). Ejemplificando lo anterior, los ambientes de menor abundancia, riqueza y diversidad en San Agustín presentaron una representación del sustrato coralino mayor al 97% (transectos 1, 2 y 3), sin embargo se caracterizaron por ser topográficamente poco complejos. Correspondiendo con lo anterior, Ramírez-Gutiérrez (2010) indica un patrón similar de los valores mínimos de diversidad y riqueza en estos ambientes, así mismo destaca que la rugosidad fue mínima en estos ambientes, por lo tanto determinó que la cobertura de coral vivo presentó una asociación negativa con la riqueza y diversidad

íctica. Lo anterior revela que los hábitats arrecifales con escasa complejidad topográfica típicamente soportan una menor abundancia y riqueza íctica (Syms y Jones, 2000; Gratwicke y Speight 2005a,b; Graham *et al.*, 2006).

Respecto a la mayor riqueza, diversidad y equidad en los ambientes coralinos de estas localidades, se destaca que en términos generales, además de la mayor representación del sustrato coralino, fueron altamente rugosos y presentaron profundidades superiores a dos metros. La conjunción de estos atributos, dotaron a estos ambientes de una mayor estructuración, condición que influencia la abundancia y diversidad de la comunidad íctica (Bell y Galzin, 1984). Correspondiendo con lo anterior, estos atributos del hábitat mostraron una serie de relaciones significativas con los parámetros comunitarios. En San Agustín, la abundancia, número de especies, riqueza y diversidad se relacionaron con la rugosidad, diversidad del sustrato y profundidad respectivamente. A este respecto, es importante aclarar que estas relaciones fueron determinadas por las características presentes en el transecto 4. La conjunción del sustrato rocoso y coralino determinó un mayor contraste estructural. Los ambientes coralinos de la Entrega y Riscalilo presentaron una mayor rugosidad, probablemente resultado de la conjunción de diversas especies coralinas (Herrer-Olayo en prep). Como se indicó, la incidencia y desarrollo de distintas especies coralinas, determina un mayor número de microhábitats y recursos, así como incrementa la complejidad topográfica, lo cual influencia la presencia y abundancia de un gran número de especies (Bell y Galzin, 1984; Roberts y Ormond, 1987; Chabanet *et al.*, 1997; Ohman y Rajasuriya, 1998; Nanami y Nishihira, 2002; Álvarez-Filip *et al.*, 2011b). Lo anterior correspondió con el análisis de correlación, ya que en Riscalilo la rugosidad se relacionó con la cobertura coralina. En este sentido, se destaca que en ambas localidades la cobertura coralina mostró su influencia en la determinación de la abundancia, coincidiendo con un gran número de trabajos (Bell y Galzin, 1984; Roberts y

Ormond, 1987; Chabanet *et al.*, 1997; Ohman y Rajasuriya, 1998; Sano, 2000; Nanami y Nishihira, 2002; Garpe y Omán, 2003; Álvarez-Filip *et al.*, 2011b,c).

En Cacaluta la cobertura coralina se relacionó de manera negativa con la equidad y positivamente con la dominancia. Probablemente esta situación es determinada por las condiciones de exposición al oleaje en las cuales se suscriben estos ambientes. Este tipo de condiciones influyen la presencia de especies planctófagas, correspondiendo con amplia representación numérica de *C. atrilobata*. La dependencia de esta especie a las características de exposición es determinada por la diversidad y abundancia de los recursos alimenticios (zooplancton oceánico) (Floeter *et al.*, 2004; Galván-Villa. *et al.*, 2010). Finalmente, la profundidad se relacionó con el número de especies en Cacaluta, coincidiendo con los resultados de López-Pérez *et al.* (2008) ya que indican un patrón de distinción espacial resultado de este atributo. Contrariamente en Violín, la riqueza de especies muestra decrementos respecto al incremento en la profundidad. Lo anterior fue determinado por la incapacidad de identificar las especies resultado de la acción del oleaje.

En otro orden, los ambientes de mayor dominancia del sustrato rocoso fueron los que presentaron la mayor abundancia en Chachacual, Maguey y Órgano. Para este conjunto de localidades, la mayor abundancia fue determinada por la amplia representación numérica de individuos de *C. atrilobata*, *T. lucasanum* y *A. pacificus*. Respecto a *C. atrilobata*, Juárez-Hernández (2008) y Juárez-Hernández *et al.* (2013) indican un patrón similar de contribución numérica de este planctófago así como de *T. lucasanum* en la determinación de la mayor abundancia sobre estos ambientes. En relación con *A. pacificus*, López-Pérez *et al.* (2008, 2010, 2012) menciona que es una de las especies más abundantes en Bahías de Huatulco. Sin embargo, en el presente estudio este apogónido presentó una escasa frecuencia temporal y espacial, coincidiendo con lo

reportado por Ramos-Santiago (2004). De manera general, estos ambientes se ubican en la parte externa de las localidades, condición que determinó una mayor exposición a las corrientes y oleaje así como una mayor profundidad. Lo anterior es relevante, ya que *C. atrilobata* exhibe un patrón que se relaciona con estas condiciones (Floeter *et al.*, 2004; Espinoza y Salas, 2005; Juárez-Hernández, 2008; Galván-Villa. *et al.*, 2010; Juárez-Hernández *et al.*, 2013). A este respecto, Sebens (1990) afirma que muchos organismos exhiben una distribución espacial predecible asociada a la estructura biótica y física del hábitat, como es el caso de esta especie, ya que como planctófago tiene una preferencia por zonas donde la exposición es mayor (Hobson, 1991). La dependencia de esta especie a las características de exposición es determinada por la diversidad y abundancia de los recursos alimenticios (zooplancton oceánico) (Floeter *et al.*, 2004; Galván-Villa. *et al.*, 2010). Ferreira *et al.* (2001) y Floeter *et al.* (2007) mencionan un patrón muy semejante de distribución y abundancia para *C. multilineata*, con mayor abundancia en sitios de mayor exposición. Por lo tanto, las causas subyacentes de los gradientes de exposición como una de las fuerzas determinantes de la estructuración de las comunidades de peces arrecifales parecen estar relacionado con la disponibilidad de alimento y refugio (Hobson, 1991; Williams, 1991; Beukers y Jones, 1997; Floeter *et al.*, 2007).

De la misma forma, estos ambientes se caracterizaron por poseer el mayor número de especies, riqueza, diversidad, equidad y menor dominancia en Chachacual y Maguey. Respecto a esta última, el patrón espacial es diferente del descrito por Juárez-Hernández (2008) y Juárez-Hernández *et al.* (2013), ya que el mayor número de especies, riqueza, diversidad y equidad fueron características de ambientes coralinos. En el presente estudio, el mayor número de especies, la mayor riqueza y diversidad en ambas localidades fue determinado por la amplia representación de especies de los géneros *Caranx*, *Haemulon*, *Halichoeres*, *Kyphosus*, *Lutjanus* y *Stegastes*, así como las especies

pertenecientes a la familia Cirrhitidae, mientras que la mayor equidad y dominancia fue resultado de la escasa abundancia de las especies dominantes. Como se mencionó, estos ambientes se caracterizaron por la alta representación del sustrato rocoso, además de este sustrato, estos ambientes fueron conformados por coral y/o arena, condición que les otorga una mayor diversidad de sustratos, determinando que se registraran especies de peces características de cada uno de estos sustratos, influyendo de forma directa en el incremento de la riqueza y diversidad de la comunidad de peces (Öhman y Rajasuriya, 1998; Nanami y Nishihira, 2002). Lo anterior coincide con lo encontrado en La Entrega, ya que un ambiente mixto (i. e. conformado por más de un sustrato) presentó el mayor número de especies, riqueza, diversidad, equidad y menor dominancia, siendo estadísticamente significativa la relación diversidad del sustrato y diversidad íctica. Como se mencionó, además de la diversidad de sustratos, estos ambientes se caracterizaron por ser altamente rugosos y presentar profundidades superiores a dos metros. La conjunción de sustratos provee a estos ambientes de una mayor estructuración topográfica, lo cual se refleja en los valores de rugosidad, así mismo la profundidad añade un grado de mayor estructuración del hábitat determinando una alta heterogeneidad. Correspondiendo con esta situación, en San Agustín, Chachacual, Violín, La Entrega y Maguey el arreglo íctico fue influenciado por este atributo (diversidad del sustrato), destacando que este atributo, así como la rugosidad y profundidad influenciaron el número de especies, abundancia, riqueza y diversidad en Maguey. En Órgano, resaltó la influencia negativa de la rugosidad y profundidad en el número de especies y diversidad. Esta situación fue determinada por la nula visibilidad de este ambiente, ya que de manera regular es sometido a la acción constante de oleaje y por ende genera una escasa visibilidad. En conjunción, estas condiciones limitaron la correcta ejecución del censo visual influyendo directamente en la identificación de las especies de peces.

La menor abundancia fue característica de manera casi general de ambientes con una dominancia del sustrato arenoso (Riscalillo, Chachacual, Cacaluta, Maguey) ó que incluyeron este sustrato (San Agustín, Órgano y La Entrega). Estos ambientes se caracterizaron por su poca rugosidad y profundidad denotando un hábitat poco complejo y homogéneo. En este sentido, Claro *et al.* (1990) así como Giakoumi y Kokkoris (2013) indican que un hábitat homogéneo atrae a una menor cantidad de especies de peces, a causa de la poca variedad de los refugios que ofrece. Así mismo, Hixon y Beets (1993) mencionan que estos ambientes proporcionan un número reducido de refugios y recursos lo que favorece altas tasas de competencia y depredación. Correspondiendo con lo anterior, los ambientes arenosos de Riscalillo y Maguey se registró el menor número de especies, diversidad, riqueza y mayor dominancia coincidiendo con lo reportado por Ramos-Santiago (2004), Juárez-Hernández (2008) y Juárez-Hernández *et al.* (2013). Respecto a Maguey, se destaca que el sustrato arenoso presentó una correlación negativa con la abundancia, diversidad, y equidad; mientras que con la dominancia mostró una correlación positiva. Sin embargo, es importante considerar que todos los ambientes (no importando su complejidad) contribuyen al mantenimiento de la diversidad regional de peces, ya que algunas especies de peces usan diferentes tipos de hábitats en diferentes etapas de su desarrollo ontogénico (Nagelkerken *et al.*, 2000, 2001, 2002; Cocheret de la Moriniere *et al.*, 2002)

La clasificación y ordenación denotaron la nula similitud de estos ambientes arenosos respecto al resto de ambientes en las localidades de Chachacual Cacaluta, Maguey y Violín. Esta diferenciación en términos del arreglo íctico observado en la clasificación y ordenación, así como en la composición y abundancia íctica fue estadísticamente significativa de acuerdo a los análisis realizados, coincidiendo con lo reportado por Juárez-Hernández *et al.* (2013). Giacomo y Kokkoris (2013) en el archipiélago de las

Cícladas (Mar Egeo) indican resultados similares, ya que cuantificaron la nula similitud de especies de ambientes arenosos respecto al resto de ambientes analizados, reafirmando que el ensamblaje de peces asociados a ambientes arenosos es particularmente distinto.

En síntesis, los resultados del presente estudio avalan la hipótesis propuesta respecto a la variabilidad en los parámetros comunitarios en relación al tipo de sustrato (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Juárez-Hernández, 2008; López-Pérez *et al.*, 2012;), así como su diferenciación estadística en la composición y estructura (Juárez-Hernández *et al.*, 2013). Así mismo, se esperaba que los ambientes coralinos fueran los de mayor abundancia, riqueza y diversidad íctica. De forma parcial este atributo mostró una serie de las relaciones con estos parámetros comunitarios en algunas localidades, sin embargo, es importante aclarar que estas relaciones fueron determinadas por la conjunción de la cobertura coralina y los demás atributos (diversidad de sustratos, rugosidad y profundidad).

A este respecto, raramente un solo atributo influencia los diferentes parámetros comunitarios. Por lo que su conjunción determina diferentes grados de complejidad estructural del hábitat. A este respecto, Tokeshi y Arakaki (2012) indican que el concepto de complejidad del hábitat involucra la existencia de diferentes tipos de elementos que constituyen un hábitat. Por lo tanto, Gratwicke y Speight, (2005a,b) indican que para la determinación del grado de complejidad de un hábitat se deben de considerar diferentes elementos, dentro de los que destacan la rugosidad (Risk, 1972; Luckhurst y Luckhurst, 1978; Roberts y Ormond, 1987; Jennings *et al.*, 1996; Chabanet *et al.*, 1997; Ohman y Rajasuriya, 1998), diversidad del sustrato (Roberts y Ormond 1987, Ohman y Rajasuriya 1998), cobertura de sustrato duro (Carpenter *et al.*, 1981, Sano *et al.*, 1984; Cohen *et al.*, 1993, Guidetti 2000, Khalaf y Kochzius 2002), profundidad y exposición a oleaje Roberts y

Ormond, 1987; Adjeroud *et al.*, 1998; Friedlander y Parrish, 1998; Öhman y Rajasuriya, 1998; Ferreira *et al.*, 2001; Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Lecchini *et al.*, 2003; Dominici-Arosemena y Wolff, 2005, 2006; Brokovich *et al.*, 2006). Generalmente, se ha inferido que ambientes complejos soportan un mayor número de individuos y especies, ya que esta condición puede mediar la operación de los procesos de reclutamiento, competencia y depredación de la ictiofauna (Murdoch y Oaten, 1975; Holt, 1987; Hixon y Menge 1991; Jones y Syms, 1998; Almany, 2004), por lo tanto influyen la riqueza y abundancia de esta (Risk, 1972; Gorman y Karr, 1978; Luckhurst y Luckhurst, 1978; Roberts y Ormond, 1987; Gorham y Alevizon, 1989; McClanahan, 1994; Caley y St John, 1996; Beukers y Jones, 1997; Horan *et al.*, 2000, Ángel y Ojeda, 2001; Ferreira *et al.*, 2001; Harding y Mann, 2001; Munday, 2002; Espinoza y Salas, 2005; Lingo y Szedlmayer, 2006). La influencia sobre estos procesos es resultado principalmente de la abundancia de microhábitats, refugios y recursos que estos ambientes otorgan (Bell *et al.*, 1991; Sebens, 1991, Friedlander y Parrish, 1998; Bellwood y Wainwright, 2002; Benfiel *et al.*, 2008). De acuerdo a Ángel y Ojeda (2001), la complejidad estructural hace al hábitat no solo más complejo desde el punto de vista arquitectónico sino también biológicamente. Por ello es posible que la complejidad también se refleje en la estructura y organización trófica del arrecife. Price *et al.* (2011) indica que la complejidad asociada a los ecosistemas coralinos resulta o propicia incrementos en las tasas evolutivas de diversidad morfológica e innovaciones tróficas, concluyendo que la complejidad del hábitat no solo permite la biodiversidad sino que también la genera.

Un gran número de relaciones fueron reveladas entre la comunidad íctica y rugosidad. En este orden, Risk (1972), así como Luckhurst y Luckhurst (1978) definen este atributo como el radio entre la silueta del sustrato y la distancia lineal, revelando qué tan sinuoso es el contorno del suelo. Un gran número de estudios indican que la rugosidad ó

complejidad topográfica es un factor determinante de la abundancia, número de especies y diversidad de las comunidades ícticas (Risk, 1972; Luckhurst y Luckhurst, 1978; Roberts y Ormond, 1987; McCormick, 1994; Caley y St. John, 1996; Friedlander y Parrish, 1998; Öhman y Rajassuriya, 1998; Chapman y Kramer, 2001; Friedlander *et al.*, 2003; Gratwicke y Speight, 2005a; Zawada *et al.*, 2006; Shumway *et al.*, 2007; Villegas-Sánchez *et al.*, 2009; Benfield, *et al.*, 2008; Dustan *et al.*, 2013). De tal relevancia es este atributo, que ha sido examinado en escalas desde centímetros a kilómetros (Risk, 1972; Luckhurst y Luckhurst, 1978; McCormick, 1994; Zawada *et al.*, 2006; Knudby y LeDrew, 2007; Kuffner *et al.*, 2007; Shumway *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2007; Purkis *et al.*, 2008; Walker *et al.*, 2009; He *et al.*, 2012; Dustan *et al.*, 2013). En el presente estudio, dos técnicas fueron empleadas para la cuantificación de este atributo del hábitat (método de cadena y estimación visual), ambas presentaron valores similares y estadísticamente se correlacionaron. De lo anterior, es importante mencionar que la técnica visual fue la elegida para realizar el análisis respecto a los parámetros comunitarios ya que logísticamente fue de mayor eficiencia y de menor impacto para el sustrato analizado. La rugosidad es una propiedad clave de los sistemas de arrecifes de coral, ya que afecta significativamente numerosos procesos bióticos y físicos a través de múltiples escalas espaciales (Dustan *et al.*, 2013). La relación de la comunidad íctica y rugosidad se fundamenta en el hecho de que sitios con mayor rugosidad proporcionan áreas de superficie amplias para la colonización de algas, gorgónidos y esponjas, determinando áreas altamente productivas (Barnes, 1988; Mumby, 2006), ofreciendo un mayor número de microhábitats y recursos (Martin-Smith, 1993; Connell y Kingsford, 1998; Dominici-Arosemena y Wolff, 2005; Espinoza y Salas, 2005; Gratwicke y Speight, 2005a, b; Villegas-Sánchez *et al.*, 2009). Martin-Smith (1993) menciona que el asentamiento de epifauna está regido por la alta rugosidad del sustrato porque es proporcional al área de contacto para los organismos. Además de los recursos que proporciona este atributo,

presenta influencia en la disminución de la depredación (Eklöv y Diehl, 1994; Idjadi y Edmunds, 2006), disminuye los encuentros entre especies territoriales y no territoriales (Levin *et al.*, 2000) e incrementa las tasas de reclutamiento de peces (Idjadi y Edmunds, 2006; Stier y Osenberg, 2010). Respecto a los procesos físicos, se menciona que la rugosidad ejerce un profundo efecto en la hidrodinámica, ya que determina el flujo de agua alrededor, a través y sobre el arrecife (Munk y Sargent, 1954; Monismith, 2007; Hearn, 2008; Nunes y Pawlak, 2008), optimizando la disipación de energía, tasas de transferencia de masa y con ello mejorando la captación u absorción de nutrientes (Hearn *et al.*, 2001; Shashar *et al.*, 1996). Sheppard *et al.* (2005) indican que la transmisión de la energía de las olas se disipa de manera significativa por la fricción con la rugosidad por lo que la reducción o pérdida de esta provocaría que las costas donde se ubican estos recibieran el doble de energía por parte de las olas, aumentando el riesgo de erosión costera así como inundaciones en las zonas bajas. Biológicamente, la pérdida de este atributo puede tener consecuencias en los procesos de pre y post establecimiento, afectando la abundancia, riqueza y diversidad, así como la productividad en pesquerías (Beukers y Jones 1997; Graham *et al.*, 2007). El efecto negativo en el reclutamiento es determinado por la carencia de sitios de establecimiento y refugios (Graham *et al.*, 2007). Así mismo, la pérdida o disminución en la rugosidad puede ejercer efectos negativos sobre la comunidad coralina, ya que las áreas altamente rugosas permiten que las larvas coralinas se adhieran y crezcan en sustratos altos, minimizando la influencia y movimiento de sedimentos (Friedlander *et al.*, 2003; Friedlander *et al.*, 2005). Álvarez-Filip *et al.* (2011a) indica que la rugosidad en los arrecifes coralinos del Caribe ha disminuido drásticamente en los últimos cuarenta años. Destaca que arrecifes con valores de rugosidad mayores a dos, representaban más del 80% en la década de los setenta, mientras que en la actualidad estos son escasos, ya que los arrecifes planos (rugosidad menor a 1.5) comprenden más del 75%.

Como se indicó, los ambientes con una mayor rugosidad fueron conformados por más de un sustrato, la combinación más recurrente fue la del sustrato rocoso y coralino, mientras que en ambientes coralinos al parecer la mayor rugosidad se relaciona con una mayor riqueza de especies coralinas. En el presente estudio, la diversidad de sustratos se determinó únicamente como el número de elementos presentes en un transecto (i. e. roca, arena, coral). Un gran número de correlaciones fueron registradas entre este atributo y los parámetros comunitarios (principalmente con la abundancia, número de especies, riqueza y diversidad). La relevancia de este atributo se fundamenta en el hecho de que una mayor diversidad de sustratos se relaciona con una mayor riqueza, abundancia y estructura del hábitat y por ende con el grado de complejidad estructural, determinando una mayor disponibilidad de refugios y microhábitats (Ault y Johnson, 1998; Jones y Syms, 1998; Tolimieri 1998a,b; Nagelkerken *et al.*, 2001, 2002). En este sentido, Tokeshi y Arakaki (2012) indican que las características micro topográficas propias de cada sustrato como orientación, concavidad y textura incrementa la complejidad, influenciando la colonización de organismos sésiles, lo cual a su vez influencia al resto de organismos. De esta manera, este atributo ejerce un efecto diferencial en la ictiofauna (Roberts y Ormond, 1987), ya que de acuerdo a sus características se crean preferencias específicas de elección que influyen directamente en la distribución y abundancia de los peces (Ruitton *et al.*, 2000). Resultado de lo anterior, en estos ambientes confluyen especies de peces característicos de cada sustrato, influyendo directamente en el incremento de la riqueza y diversidad íctica (Öhman y Rajasuriya, 1998; Tolimieri 1998a; Nanami y Nishihira, 2002; Juárez-Hernández, 2008; Juárez-Hernández *et al.*, 2013). La combinación más recurrente de sustratos fue la de roca con coral o viceversa, al parecer esta combinación proporciona un mayor número de áreas de refugio y alimento (Hixon y Beets, 1989; Dominici-Arosemena *et al.*, 2005.). La combinación de sustratos determina

una mayor rugosidad por lo tanto una mayor estructuración del hábitat, en este sentido la diversidad de la comunidad íctica arrecifal depende de la complejidad de la construcción del arrecife, razón por la cual un arrecife coralino plano tendrá una menor disponibilidad de refugios y microhábitats (Hobson, 1974; Hatcher, 1981; Syms y Jones, 2000; Almany, 2004).

La cobertura de coral vivo, ha sido considerada como uno de los atributos de mayor influencia en la determinación de la riqueza, abundancia y diversidad íctica (Sano, 2000; Garpe y Omán, 2003). La cobertura coralina provee una alta variabilidad estructural, proporcionando abundantes refugios para peces residentes (Munday, 2000; Nanami *et al.*, 2005) y disminuyendo las tasas de depredación (Hixon y Menge, 1991; Hixon y Beets, 1993; Almany, 2004). Un gran número de estudios avalan esta relación (Carpenter *et al.*, 1981; Chabanet *et al.*, 1997; Bell y Galzin, 1984; Bouchon-Navarro *et al.*, 1985; Sano *et al.*, 1987; Hourigan *et al.*, 1988; Bell *et al.*, 1991; Sebens, 1991; Beukers y Jones, 1997; Hatcher, 1997; Lewis, 1997a; Lirman, 1997; Munday, 1997, 2000; Sano, 2000; Garpe y Öhman, 2003; Halford *et al.* 2004; Bozec *et al.*, 2005; Nanami *et al.*, 2005). Levin *et al.* (2000) así como Nanami y Nishihira (2001) indican que este atributo proporciona un gran número de recursos (alimento y microhábitats), influenciando la reducción de la competencia. Respecto a estos recursos alimenticios, Grassle (1973) indica la existencia de más de 107 especies de diferentes phyla en una colonia de *Pocillopora damicornis*. Este componente representa una parte integral en la dinámica de nutrientes y las redes tróficas, ya que son una fuente alimenticia para un gran número de familias de peces como Balistidae, Cirrhitidae, Haemulidae, Lutjanidae, Labridae y Serranidae (Enochs y Hockensmith, 2008). Aunado a la importancia por si misma de la cobertura coralina, las áreas con una mayor riqueza y diversidad de especies coralinas genera áreas topográficamente complejas. A este respecto, Álvarez-Filip *et al.* (2011b) indican que la

rugosidad no es una simple función de la cobertura coralina y que este atributo está en función de la forma de la especie dominante. Mencionan que en arrecifes dominados por corales ramificadas (*Acropora* spp) poseen niveles elevados de rugosidad en comparación con en arrecifes dominados por corales planos (*Agaricia* spp). Concluye que la rugosidad se incrementa conforme la cobertura coralina, pero la tasa de incremento depende de la composición de la comunidad coralina y en particular de la identidad, morfología y características funcionales de las especies dominantes. Ejemplificando esta situación, se ha estimado que la abundancia y diversidad de especies del género *Pocillopora* influyen positivamente sobre la mayoría de los parámetros comunitarios de la ictiofauna (Brusca y Thomson, 1975; Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera *et al.*, 1999; Villarreal-Cavazos *et al.*, 2000; Reyes Bonilla, 2001; Álvarez-Filip, 2004; Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006). La complejidad estructural influenciada por el esqueleto del coral provee una gran disponibilidad de refugios (Bell y Galzin, 1984; Chabanet *et al.*, 1997; Ohman y Rajasuriya, 1998; Bruno y Bertness, 2001; Álvarez-Filip *et al.*, 2011c), y regula procesos biológicos claves como reclutamiento, competencia y depredación (Beukers y Jones, 1997; Sale, 1991a; Hixon, 1991, Almany, 2004) y por lo tanto ejerce una fuerte influencia en la abundancia y diversidad en las comunidades de peces. En este contexto, la diferenciación en el ensamblaje de peces se relaciona con la composición y estructura de la comunidad coralina (Gladfelter *et al.* 1980; Ebersole, 1985; Tolimieri, 1995; Munday *et al.*, 1997, Holbrook *et al.*, 2000, 2002b). De tal importancia es esta relación, que pequeños cambios en su cobertura (deterioro o mortalidad) determina decrementos en la abundancia y diversidad de la ictiofauna, resultado de la afectación de los procesos de colonización, reclutamiento y estructura trófica (Lewis, 1998; Syms y Jones, 2000; Booth y Beretta, 2002). Sin embargo, otros autores no han encontrado esta relación, ya que en algunos casos la cobertura de coral vivo tiene poca influencia en la abundancia y riqueza (Lukchurst y Luckhurst, 1978; Callum y Ormond, 1987; Roberts y Ormond, 1987; Booth y

Beretta 1994; Chapman y Kramer, 1999; Lecchini *et al.*, 2003; Lecchini *et al.* 2005). Las razones de esta nula influencia es que solo afecta un porcentaje pequeño de especies (especies especialistas).

Como se indicó, un gran número de ambientes conformados principalmente por el sustrato rocoso se caracterizaron por poseer una gran riqueza y diversidad íctica. En este orden, la cobertura de roca es un predictor importante de la riqueza de peces en ambientes marinos del Pacífico Mexicano, principalmente en aquellos donde la cobertura de coral no es el principal elemento estructural del hábitat bentónico (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Campos-Dávila *et al.*, 2005; Galván-Villa *et al.*, 2010). Su influencia en la abundancia y riqueza íctica radica en su geología y fisiografía (i. e. variabilidad de la forma y tamaño de las rocas), ya que determina superficies complejas y rugosas resultando en un mayor número de oquedades y amplia variabilidad en el diámetro de estas, proporcionando un mayor número de microhábitats, refugios y zonas de alimentación (Kellison y Sedberry, 1998; Ferreira *et al.* 2001, Floeter *et al.* 2007; Giakoumi y Kokkoris, 2013). Respecto a los recursos alimenticios, el sustrato rocoso permite el desarrollo y permanencia de microalgas, macroalgas, corales, esponjas así como una gran variedad de organismos parciamente sésiles y sésiles (Bonaca y Lipej, 2005; Gratwicke y Speight, 2005a). Tokeshi y Arakaki (2012) indican que las superficies rocosas son hábitats importantes para los organismos acuáticos, particularmente sésiles, ya que las diferencias en su geometría de las rocas influyen sobre su composición y estructura.

Respecto a la exposición y profundidad, diversos estudios han encontrado correlación positiva con la riqueza, diversidad abundancia íctica (Roberts y Ormond, 1987; Adjeroud *et al.*, 1998; Friedlander y Parrish, 1998; Öhman y Rajasuriya, 1998; Ferreira *et al.*, 2001;

Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Lecchini *et al.*, 2003; Dominici-Arosemena y Wolff, 2005, 2006; Brokovich *et al.*, 2006), así como su influencia en la composición de especies y longitud de estas (Sánchez-Ortiz *et al.*, 1997; Ferreira *et al.*, 2001; Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Depczynski y Bellwood, 2005; Dominici-Arosemena y Wolff, 2005; López-Pérez *et al.*, 2008; Benfield *et al.*, 2008). En el presente estudio, la exposición al oleaje no fue cuantificada, sin embargo, es obvio que cada localidad así como cada ambiente presenta diferencias respecto a este atributo. En este sentido, los ambientes que se encontraron sujetos a esta condición de mayor exposición fue característica la mayor abundancia de especies de hábitos planctófagos, coincidiendo con los resultados de Juárez-Hernández (2008) y Juárez- Hernández *et al.* (2013). Diversos estudios en islas del Océano Pacífico han encontrado diferencias significativas en la riqueza de especies de peces entre zonas expuestas y protegidas, lo que se relaciona principalmente con las características morfológicas de los peces y sus capacidades de nado respecto al nivel de energía del oleaje (Friedlander *et al.*, 2003; Fulton y Bellwood, 2004). Al parecer las causas subyacentes de los gradientes de exposición como una de las fuerzas determinantes de la estructuración de las comunidades de peces arrecifales parecen estar relacionado principalmente con la disponibilidad de alimento (Hobson, 1991; Williams, 1991; Beukers y Jones, 1997; Floeter *et al.*, 2007). Arreola-Robles y Elorduy-Garay (2002) indicaron la importancia que tiene la localización del sitio (protegido o expuesto) y la exposición a las corrientes y vientos prevalecientes, sobre los patrones de abundancia, riqueza y diversidad de peces. Así mismo, Villegas-Sánchez *et al.* (2009) indican que en Isla San José, la profundidad y la exposición al oleaje fueron los factores principales que influyen positivamente sobre la riqueza, abundancia y diversidad íctica en esta localidad. Finalmente, respecto a la profundidad se indica que su gradiente influye en la temperatura, así como en los procesos hidrodinámicos e intensidad luminosa (Bayle-Sempere *et al.*, 1994; Chabanet y Letourneur, 1995; García-Charton y Pérez-Ruzafa,

2001) por lo que puede determinar la composición y estructura íctica. En el presente trabajo, la profundidad fue uno de los atributos que influenciaron el patron multivariado de la comunidad íctica de Violín y La Entrega, coincidiendo con lo reportado por López-Pérez *et al.* (2008) quienes señalan que este atributo fue un factor de diferenciación para la comunidad de peces.

Efecto de la mortalidad coralina en la comunidad íctica de Maguey y Violín

Durante las tres últimas décadas se han observado diversas áreas con una extensa mortalidad de corales pétreos, tanto en áreas cercanas a desarrollos humanos, como en arrecifes remotos y aislados, por lo tanto los arrecifes coralinos son considerados como uno de los ecosistemas marinos de mayor vulnerabilidad (Hoegh-Guldberg, 1999). La mortalidad y deterioro pueden ser atribuidas a una gran variedad de causas naturales y antropogénicas (Pandolfi *et al.*, 2003; Côté *et al.*, 2005). Factores como mareas bajas, ciclones, huracanes, tsunamis y variaciones severas de la temperatura oceánica se consideran como causas naturales (Hughes *et al.*, 2003). De lo anterior, destacan las variaciones en la temperatura, ya que determinan una condición llamada blanqueamiento. Ante las variaciones en la temperatura, el coral sufre estrés fisiológico, provocando la pérdida del balance existente en la relación simbiótica con la zooxantela (Reaser *et al.*, 2000), induciendo la disminución de los pigmentos fotosintéticos y/o la expulsión de la zooxantela, perdiendo la coloración (Booth y Beretta, 2000). Otros factores que pueden determinar eventos de blanqueamiento y mortandad son la excesiva radiación ultravioleta, exposición aérea, reducción de la salinidad, contaminación, toxinas e incremento en las tasas de sedimentación (Williams y Bunkley-Williams, 1990; Glynn, 1991; Smith y Buddemeier, 1992; Brown, 1997; Hoegh-Guldberg, 1999). De lo anterior, destacan los tres últimos factores, ya que pueden ser atribuibles a actividades antropogénicas, los cuáles han sido señaladas como las causas más importantes de degradación y mortalidad coralina (Hughes 1994; Garzón-Ferreira *et al.*, 2005; Burke *et al.*, 2011). Estas actividades incluyen la explotación no controlada de recursos vivos e inanimados, desarrollo costero y urbanización (Rieg *et al.*, 2012) y tienen el potencial de incrementar en gran medida la erosión, la entrada de sedimentos, nutrientes y contaminantes hacia aguas corriente abajo (Walling 1997; Rawlins *et al.*, 1998; Neil *et al.*,

2002; Syvitski *et al.* 2005; Wilkinson y McElroy 2007), determinando cambios a largo plazo en diversas y relevantes características físicas de ambientes costeros acuáticos (Tilman *et al.*, 2001; Lotze *et al.*, 2006; Brodie *et al.*, 2012). Un gran número de ecosistemas costeros acuáticos han sido severamente impactados y modificados a través de la alteración de los regímenes de sedimentación, determinando un aumento en la entrada de nutrientes, incremento en la turbidez y por lo tanto causando la reducción de la penetración de la luz (Cloern, 2001; Díaz y Rosenberg, 2008; Fabricius, 2005. Fabricius *et al.*, 2012). De estos ecosistemas, destacan los arrecifes coralinos, ya que resultado de su valor económico existe un creciente desarrollo costero y urbanización (Rogers, 1990; Hawkins *et al.*, 2006; Richmond *et al.*, 2007; Wolanski *et al.*, 2009) y por lo tanto están sujetos a grandes cargas de sedimentos (Brodie *et al.*, 2012).

A este creciente desarrollo, las comunidades coralinas de bahías de Huatulco no están exentas, ya que en los últimos años ha existido un incremento en la urbanización, desarrollo costero e infraestructura turística, lo que se ha manifestado en problemas de calidad ambiental y contaminación (Magaña-Melgoza y Vega-González, 1991; Luna-Vargas, 1993), así como una creciente degradación (López-Pérez *et al.*, 2002; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004) y daño considerable sobre las comunidades coralinas (CONANP, 2003; Gally-Fonseca, 2010), lo que amenaza la integridad y biodiversidad de estas bahías.

Fabricius *et al.* (2005) y Richmond *et al.* (2007) coinciden que las principales consecuencias del desarrollo costero y urbanización, es el incremento en la descarga de sedimentos. Esta condición tiende a disminuir la calidad del agua, alterando del flujo de nutrientes, provocando la disminución de la cobertura y riqueza coralina y por lo tanto influyendo en la composición del bentos arrecifal. Lo anterior es de suma relevancia, ya

que estos ecosistemas así como las especies que dependen de estos son particularmente sensibles a incrementos en las tasas de sedimentación (Fabricius, 2005; Richmond, 1993; Rogers, 1990; Ryan *et al.*, 2008; Wenger *et al.*, 2011). Por lo tanto, Hubbard (1986) indica que la sedimentación puede ser considerada como el factor determinante en la distribución de los organismos arrecifales y de manera general en el desarrollo de este. Así mismo, Field *et al.* (2000) menciona que la sedimentación excesiva derivada de la escorrentía terrestre, cambios en el uso de suelo y dragado, en conjunción con otros factores de estrés propios de procesos naturales y actividades antropocéntricas generan impactos substanciales en la salud de coral, provocando decrementos dramáticos en la cobertura de coral vivo. Específicamente, este tipo de disturbio altera la frecuencia de tallas, reduce el tamaño de las colonias coralinas y minimiza las tasas de establecimiento, supervivencia y desarrollo establecimiento (Rogers, 1990; Rogers, 1983; Babcock y Smith, 2000; Piniak y Brown, 2008; Erftemeijer *et al.*, 2012).

Coincidiendo con lo anterior, resultado de cambio de uso de suelo dos eventos de disturbio y mortalidad fueron observados en las comunidades coralinas de Maguey y Violín. Específicamente en Maguey, este evento muy probablemente esté relacionado con la construcción de un andador escénico por parte de Fonatur, el cual se inició a finales del 2008 y contemplaba la comunicación con Punta Maguey (Castañeda, 2009; Vélez-Ascencio, 2009). Se destaca que esta obra fue clausurada por parte de la Procuraduría Federal de Protección Ambiental (PROFEPA), resultado de la alteración de áreas destinadas a la conservación y se emitió una sanción económica a esta institución (Fonatur). Resultado de lo anterior, en el muestreo de enero del 2009 se observó una gran concentración de mucus e incremento en la turbidez. Se destaca que ambas condiciones fueron puntualmente localizadas en los transectos 7, 8 y 9 (Fig. 47). Posteriormente, en el muestreo de marzo del mismo año se detectó en dichos ambientes

un cambio de fase, ya que pasaron de ser mayoritariamente coralinos a ambientes con una total dominancia de algas (algas calcáreas). Estas observaciones coinciden con lo descrito por Herrera-Olayo (en prep) quien indica que la cobertura de coral vivo en esta zona es mínima. De acuerdo a Juárez-Hernández (2008), estos ambientes se caracterizaban por presentar una alta cobertura coralina, oscilando entre 75 al 95% de coral vivo, así como se encontraban en buen estado (sin signos de alteración), contrastando con lo observado en el presente estudio. El incremento en la turbidez, la presencia de mucus y el patrón de mortalidad coralina respecto a la profundidad (mayor mortalidad en zonas someras) revelaría que este disturbio fue generado por la incursión de sedimento de origen terrígeno hacia estos ambientes.

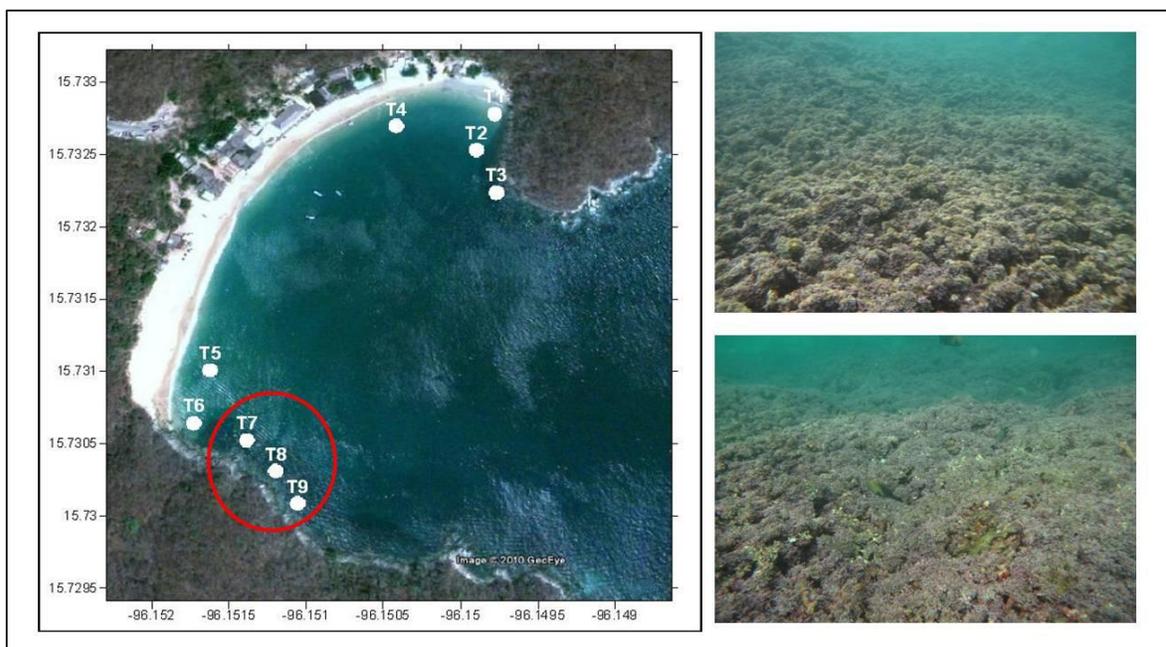


Figura 47. Ubicación y fotografías subacuáticas de los ambientes impactos en Bahía Maguey (Fotografía Satelital: Google Maps. Fotografías subacuáticas: Colección digital de especies del laboratorio de Ictiología y Ecología Costera de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa).

En Violín un evento de las mismas características fue observado. Resultado de la construcción de un andador escénico, denominado como “Sección de Andador de Usos

Múltiples Escénico II” por parte de Fonatur en el año 2010, se presentó la incursión de material propio de la obra hacia el interior de la bahía. De acuerdo a la información aportada por personal del Parque Nacional Huatulco, el arrastre de este material hacia el interior de la bahía se presentó en julio de ese año (Fig. 48). Se destaca que esta obra fue clausurada por parte de PROFEPA e imponiendo una sanción económica a los desarrolladores de esta obra (Fonatur) (Mendoza, 2011; PROFEPA, 2011). El efecto de este disturbio fue observado en agosto del 2010.



Figura 48. Fotografías de la construcción del andador escénico “Sección de Andador de Usos Múltiples Escénico II” y fotografías subacuáticas de los ambientes impactados en Bahía Violín. (Fotografías: Parque Nacional Huatulco, Fotografías subacuáticas: Colección digital de especies del laboratorio de Ictiología y Ecología Costera de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa).

Herrera-Olayo (en prep) indica que como resultado de este disturbio, la comunidad coralina resultó severamente afectada, señalando que la mortalidad coralina ascendió a más del 90% y recalca un incremento significativo en la cobertura algal (Fig. 48).

Granja-Fernández y López-Pérez (2008) destacan que el proceso de urbanización implicó la apertura de áreas de selva, la remoción de grandes cantidades de suelos y la modificación de afluentes naturales (CONANP. 2003), implicando la alteración y en algunos casos la aniquilación de las comunidades coralinas (Glynn y Leyte-Morales, 1997; Leyte-Morales, 2000; López-Pérez *et al.*, 2002). En este orden, un gran número de trabajos han reportado las consecuencias de este tipo de eventos, Rogers (1979) indica que el ensombrecimiento en un área de 20 m² resultado del incremento en la turbidez por sedimentación en el arrecife de San Cristóbal en Puerto Rico altero la estructura comunitaria, provocando blanqueamiento y mortalidad de un gran número de especies coralinas. Hawkins *et al.* (2006) y Burke *et al.* (2011) indican que en la Isla de Santa Lucía (mar Caribe) se ha observado un decremento del 70% en la cobertura coralina en los últimos 15 años resultado de incrementos en los niveles de sedimentación determinados por la actividades de desarrollo costero, urbanización y así como de la agricultura.

Diversos estudios señalan que ante este tipo de disturbio, los corales poseen mecanismos y estrategias que pueden minimizar el efecto de estos. Dentro de estos, se ha señalada la producción de mucilago como principal mecanismo para hacer frente a las elevadas tasas de sedimentación (Erftemeijer *et al.*, 2012). Sin embargo, su producción y frecuente remplazo, genera un gran costo metabólico ya que se emplea una parte importante de la producción fotosintética diaria, lo que generalmente conduce al decremento de células productoras de mucus (Peters y Pilson, 1985; Riegl y Bloomer, 1995; Riegl y Branch, 1995; Vargas-Ángel *et al.*, 2006; Erftemeijer *et al.*, 2012). Riegl y Branch (1995) indican

que en condiciones de estrés (sedimentación y turbidez), los corales emplean más de una tercera parte de la producción diaria de energía en la producción de mucus. La energía empleada en este mecanismo puede inhibir el crecimiento así como la reducción en otros procesos metabólicos relevantes (Dodge y Vaisnys, 1977; Rogers, 1983; Edmunds y Davies, 1989). Aunado a esto, la menor penetración de luz por incrementos en la turbidez, provoca que se inhiba la producción fotosintética y se incremente la respiración (Fabricius y Wolanski, 2000). La reducción en la actividad fotosintética conduce a un decremento en la productividad de la zooxantelas y en las tasas de calcificación (Richmond, 1993; Fabricius, 2005; Erftemeijer *et al.*, 2012). Las consecuencias de estos eventos minimiza la capacidad competitiva frente a otros organismos, como macroalgas (Hoegh-Guldberg, 1999). La disponibilidad de espacio posterior a eventos de disturbio permite la colonización de un ensamblaje diverso de algas filamentosas y calcáreas (Díaz-Pulido y McCook, 2002; Enochs y Hockensmith, 2008). Al incrementarse la cobertura algal se reduce el espacio disponible para el reclutamiento coralino (Bégin, 2012), inhibiendo el crecimiento y fecundidad e incrementados la mortalidad de los corales (Box y Mumby, 2002; Foster *et al.*, 2008). En el área de estudio, estos cambios de fase han sido observados principalmente resultado de cambios en la temperatura del mar. En este orden, López-Pérez *et al.* (2001) registraron una mortandad de corales entre 90 y 95%, seguida de una invasión de algas filamentosas y coralinas en un lapso de semanas a meses atribuible principalmente al evento El Niño de 1998 y factores antropocéntricos.

El conjunto de condiciones derivadas de eventos de disturbio en la comunidad coralina, influencia cambios en otros miembros de la fauna arrecifal, incluidos los peces (Brock *et al.*, 1965; Amesbury, 1981; Rogers, 1990; Gilmour, 1999; Bray y Clark, 2004). En este orden, las colonias de coral vivo son fundamentales en el establecimiento de las larvas de diversas especies (Sweetman, 1985), así mismo estas colonias son el refugio de un

gran número de especies de peces adultos (Munday *et al.*, 1997). Pequeños cambios en su cobertura ejercen una disminución en la abundancia y diversidad íctica, resultado de la reducción en el número y calidad de refugios y recursos, afectando los procesos de colonización, reclutamiento y estructura trófica (Lewis, 1998; Syms y Jones, 2000; Booth y Beretta, 2002). Por lo tanto, Pratchett *et al.* (2008) concluyen que los cambios en la composición de la comunidad coralina y decrementos en su cobertura determinan la pérdida de complejidad del hábitat, por lo tanto alteran la composición de especies, abundancia y diversidad de la comunidad íctica. Coincidiendo con lo anterior, resultado de los eventos de disturbio en el área de estudio se observaron y cuantificaron cambios en la comunidad íctica posterior a estos eventos. Particularmente, destacan los resultados de Maguey ya que el patrón multivariado de la comunidad (composición y abundancia) es diferente antes y después de este evento, así como se cuantificaron cambios en la abundancia de ciertas especies (Tabla 5). En este contexto, la proporción de peces con una dependencia evidente y directa con los corales es de alrededor del 9 al 11% (Jones *et al.* 2004; Munday *et al.*, 2007), por lo tanto este conjunto de especies poseen una mayor sensibilidad a los disturbios en las comunidades coralinas. Este conjunto de especies incluye a los peces que desarrollan su ciclo de vida completo dentro de los intersticios de las colonias coralinas (Munday *et al.*, 2007), especies que se refugian dentro de los corales (Holbrook *et al.*, 2002a) y los peces que se establecen en o cerca de los corales, pero que no necesariamente se encuentran asociadas con el coral a lo largo de sus vida (Booth y Beretta, 2002; Feary *et al.*, 2007a). Así mismo, destaca el grupo de peces que se alimentan directamente del coral y de sus recursos asociados (Pratchett *et al.*, 2006). Coincidiendo con lo anterior, aproximadamente el 13% de la comunidad íctica de Maguey presentó decrementos en su abundancia, ya que de acuerdo al análisis empleado reveló la ausencia únicamente de dos especies posterior a este disturbio (*C. oxycephalus* y *L. novemfasciatus*), así como el decremento en la abundancia de cinco especies (*C.*

humeralis, *J. nigrirostris*, *H. passer*, *L. argentiventris*, *M. bairdii* y *M. dorsalis*) (Tabla 5). Es importante señalar que el análisis realizado indicó el decremento en la abundancia de otras especies (*F. commersonii*, *S. crumenophthalmus* y *U. concentricus*), sin embargo estas no fueron consideradas para la discusión de este análisis resultado de su escasa representación temporal.

Cirrhitichthys oxycephalus pertenece al 10% de los peces que pueden ser clasificados con una dependencia clara del coral (Pratchett *et al.*, 2008), ya que vive, se alimenta y reproduce dentro de la colonia coralina (Pratchett *et al.*, 2008). De acuerdo a Thomson *et al.* (1979), Villareal (1988), Romero-Ponce (2002) así como González-Cabello y Bellwood (2009) indican que esta especie presenta una mayor afinidad a áreas de gran cobertura coralina, teniendo como preferencia el género *Pocillopora*. Por lo tanto, resultado de su amplia dependencia, este conjunto de especies es uno de los más afectados por la pérdida de coral vivo (Halford *et al.*, 2004; Munday, 2004; Bellwood *et al.*, 2006a,b; Pratchett *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2006). Esta especie presenta una gran afinidad con especies del género *Pocillopora* por lo tanto, ante la mortalidad de estas especies pueden recurrir a otras alternativas, sin embargo el uso de corales huésped alternativos ejerce efectos dramáticos en su crecimiento y longevidad, con implicaciones potencialmente serias en el éxito reproductivo (Munday, 2001).

Lutjanus novemfasciatus emplea las formaciones coralinas como refugio en el día y gran parte de sus recursos alimenticios es la biota asociada a esta. Lewis (1998) indica que los disturbios en los arrecifes coralinos disminuyen el número y calidad de sitios de refugio así como la reducción de recursos alimenticios de ciertas especies, por lo tanto la ausencia de esta especie es consecuencia de la escases de recursos propios del arrecife (invertebrados). Como se mencionó, los arrecifes coralinos son una fuente de recursos

alimenticios propios y asociados (Guzmán y Robertson, 1989; Enochs y Hockensmith, 2008), ya que la gran abundancia de microestructuras en las colonias coralinas está fuertemente correlacionada con una gran diversidad de especies de invertebrados (Nanami y Nishihira, 2001; Nanami *et al.*, 2005). Enochs y Hockensmith (2008) destacan la importancia y diversidad de este grupo de organismos, denominados como coelobites (criptofauna). Este componente representa una parte integral en la dinámica de nutrientes y redes tróficas, ya que son una fuente alimenticia para un gran número de familias de peces como Balistidae, Cirrhitidae, Haemulidae, Lutjanidae, Labridae y Serranidae (Enochs y Hockensmith, 2008). Estos autores señalan que los eventos de disturbio reduce la biomasa criptica (invertebrados), propiciando la disminución de biomasa de grupos tróficos superiores que directamente o indirectamente utilizan esta comunidad como fuente de energía (carnívoros y piscívoros). Concluyen que el colapso de las poblaciones de presas y depredadores posterior a la mortalidad coralina puede determinar el cese de funciones críticas del ecosistema conduciendo a la degradación de este. Concordando con estos argumentos, otro miembro de esta familia (*L. argentiventris*), así como *H. passer* mostraron decrementos en su abundancia, relacionándose de igual forma con la pérdida de recursos alimenticios. Ambas especies, presentan una dependencia de la cobertura coralina, destacando que la abundancia del lutjanido se relaciona con la cobertura coralina (López-Pérez *et al.*, 2012), mientras que *H. passer* se encuentra asociado a los recursos alimenticios asociados a la comunidad coralina (Pérez-España, 1994).

Otras especies que exhiben decrementos en su abundancia fueron *C. humeralis* y *J. nigrirostris*. Ambas especies son consideradas como coralívoros obligados (Froese y Pauly, 2014) por lo tanto presentan una alta sensibilidad ante la pérdida de coral vivo (Pratchett *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2006). En términos generales, la disminución de

cobertura de coral vivo, siempre causan decrementos en la abundancia de estas especies (Wilson *et al.*, 2006). Dentro de este grupo trófico, las especies especialistas (i. e. que solamente se alimentan o consumen una o pocas especies de coral) a menudo sufren una gran disminución en su abundancia, ya que son incapaces de usar recursos alternativos (Munday, 2004; Pratchett *et al.*, 2006). Lo anterior determina severos efectos negativos en su condición fisiológica y crecimiento, influyendo directamente en el éxito reproductivo y tamaño de la población (Kokita y Nakazono 2000; Pratchett *et al.*, 2004; Munday, 2004; Pratchett *et al.*, 2006). Ambas especies son coralívoros facultativos (Allen y Robertson, 1998), por lo que son afectados en menor medida en decrementos moderados de cobertura coralina, ya que pueden compensar sus necesidades alimenticias incrementando la ingesta de presas no coralinas. Sin embargo, los corales representan un componente necesario e importante en su dieta, por lo que aun estas especies son afectados por la pérdida extensiva coralina (Pratchett *et al.* 2006, 2008).

En términos generales, los eventos de disturbio involucran la exposición de la comunidad coralina a un gran número de organismos erosionadores, cuales atentan contra la integridad de estas estructuras carbonatadas. Progresivamente, este proceso determina el debilitamiento de los esqueletos coralinos generando escombros coralinos, de esta forma reduciendo la complejidad topográfica característica de estos sistemas (Graham *et al.*, 2008). Sano *et al.* (1987) y Sheppard *et al.* (2002) indican que estos procesos contribuyen al decremento, a largo plazo, de la complejidad estructural y pueden finalmente resultar en arrecifes estructuralmente depauperados. Por lo tanto, la pérdida de cobertura coralina y cambios en la composición de especies genera la reducción en la variedad de hábitats disponibles a macro y microescala, lo cual probablemente conduce a pérdidas de complejidad del hábitat (Sale, 1991; Lindahl *et al.*, 2001; Garpe *et al.*, 2006) y la biodiversidad asociada de invertebrados y peces (Reaka-Kudla, 1997; Loya *et al.*, 2001;

Wilson *et al.*, 2006). Ambos atributos (cobertura de coral vivo y complejidad del hábitat) influyen la composición, distribución, abundancia y riqueza de peces (Jones, 1988; Holbrook *et al.*, 2000, 2002b, 2006; Munday, 2000; Jones *et al.*, 2004). En este sentido, la cobertura coralina es importante para peces especialistas que dependen de los corales para alimento o refugio (Williams, 1986; Lewis, 1998; Syms, 1998; Munday, 2000; Pratchett *et al.*, 2006), mientras que la complejidad topográfica desempeña un papel clave en el incremento de la diversidad de peces de arrecife coralino (Lindahl *et al.*, 2001; Gratwicke y Speight, 2005b; Graham *et al.*, 2006). La complejidad influye relevantemente las interacciones bióticas como la depredación y competencia, así como la abundancia local de peces de arrecife coralino, especialmente durante la primera etapa de sus vidas (Almany, 2004; Hixon y Jones, 2005). Por lo tanto, la reducción y/o pérdida de la complejidad estructural es espacialmente perjudicial para los peces de tallas pequeñas y juveniles, ya que son altamente susceptibles a la depredación y a menudo dependen de microhábitats específicos para evadir a sus depredadores (Hixon y Beets, 1993; Beukers y Jones, 1997).

En conjunción, la disminución de cobertura de coral vivo, cambios en la composición de especies de la comunidad coralina y la subsecuente pérdida de complejidad del hábitat ejercen la alteración de la composición de especies, y determinan el colapso de la diversidad y abundancia de la comunidad íctica (Williams, 1986; Sano *et al.*, 1987; Jones *et al.*, 2004; Halford *et al.*, 2004; Munday, 2004a; Bellwood *et al.*, 2006a; Pratchett *et al.*, 2006; Pratchett *et al.*, 2008). Coincidiendo con estos argumentos, en el presente estudio se observó una clara tendencia de disminución en los valores de los atributos comunitarios (número de especies, riqueza, diversidad y equidad) posterior a este disturbio, contrariamente a la dominancia, la cual muestra una tendencia de incremento. Se destaca que estadísticamente únicamente la equidad y dominancia mostraron

diferencias significativas. Los resultados del presente trabajo son contrastantes con los obtenidos por Juárez-Hernández (2008), ya que indica que los ambientes coralinos (particularmente el transecto 7) se caracterizaban por poseer una gran número de especies ($\bar{X}=14$), riqueza ($\bar{X}=3$) y diversidad ($\bar{X}=2.5$), lo cual es diferente con los resultados del presente estudio (número de especies ($\bar{X}=9$), riqueza ($\bar{X}=2$) y diversidad ($\bar{X}=1.6$)).

Amesbury (1981) encontró que el número de especies ícticas disminuyó significativamente en puntos de muestreo cercanos a una construcción. Indica que el sepultamiento de un parche coralino resultó en la desaparición de todas las especies de peces, mientras que el entierro parcial de otro parche coralino determinó el declive del 50% del número de especies. Experimentalmente Sano *et al.*, 1987 convirtió un arrecife saludable, diverso y topográficamente complejo en una superficie plana y homogénea de escombros coralinos. Como consecuencia, indica que 47 de las 62 especies de peces exhiben extinciones locales, mientras que las especies restantes manifestaron decrementos significativos en su abundancia. Así mismo, indica que de las especies ausentes fueron parcialmente remplazadas por especies generalistas, destacando que la riqueza de especies total en estos ambientes modificados fue una pequeña fracción de la riqueza de especies registrada en el arrecife. Diversos autores documentaron cambios en la abundancia de 116 especies de peces, posterior a un evento de blanqueamiento y mortalidad coralina cambios en la abundancia de 116 especies de peces de arrecife coralino. Concluyen que 45 de las 116 especies exhiben cambios significativos en su abundancia y el rango de respuesta va de extinciones locales a diversos incrementos en la abundancia (Shibuno *et al.*, 1999; Booth y Beretta, 2002; Spalding y Jarvis, 2002; Munday, 2004a; Sano, 2004; Pratchett *et al.*, 2006).

Jones *et al.* (2004) encontró que más de 75 % de los peces arrecifales exhiben decrementos en su abundancia como resultado de una extensiva mortalidad coralina, denotando que la importancia de los corales para los peces ha sido subestimada. Este autor indica que más del 65% de las especies se establecen preferentemente en o sobre el coral y concluye que existe una relación proporcional del decremento en la abundancia de cada especie respecto al uso proporcional en el establecimiento del coral vivo. En este mismo orden, Munday *et al.* (2008) demuestran que la mortalidad coralino determina la pérdida de hábitat adecuado para los nuevos reclutas, así como la supresión de señales que influyen el establecimiento, ambas condiciones probablemente son responsables de los decrementos en la abundancia de una gran variedad de especies. Correspondiendo con lo anterior, Wilson *et al.* (2006) indican que más del 62% de las especies investigadas muestran decrementos en su abundancia posterior a la pérdida de cobertura coralina del 10%. Estos decrementos en la abundancia fueron más notables en los peces dependientes del coral (i. e. habitantes y coralívoros), sin embargo algunas especies planctófagas y carnívoras también muestran estos decrementos en su abundancia. Respecto a las especies planctívoras, el efecto de la mortalidad coralina puede ser explicada por la disminución en las tasas de reclutamiento resultado de su dependencia al coral en las primeras etapas de su vida (juveniles) ya que muestran una fuerte asociación a la cobertura coralina para el establecimiento (Booth y Beretta, 1994; Feary *et al.*, 2007 b). Wilson *et al.* (2006) indica que un gran número de especies de peces durante un parte de su vida son dependientes o están asociadas con los corales. Como se menciono, un gran número de especies peces se establecen cerca del coral, aun cuando los adultos de estas especies no son dependientes del coral (Jones *et al.*, 2004; Feary *et al.*, 2007 b). Esta situación explica porque un rango más amplio de especies exhibe una respuesta a gran escala sobre la pérdida de coral respecto a lo estimado.

Generalmente los peces herbívoros a menudo incrementan su abundancia posterior a la pérdida de cobertura coralina (Wilson *et al.*, 2006), presumiblemente debido a que un mayor número de áreas comienzan a ser disponibles para el crecimiento algal. Sin embargo, inclusive este grupo sufren decrementos en su abundancia con la pérdida de la estructura del hábitat (Sano *et al.*, 1987; Garpe *et al.*, 2006). La pérdida de complejidad y estructura del hábitat coincide con los decrementos en el número de individuos de *M. dorsalis* y *M. bairdii*, ya que ambas especies se encuentran asociadas a áreas topográficamente complejas, coincidiendo con lo propuesto por Lewis (1997b), el cual indica que la disminución de la cobertura coralina y la subsecuente pérdida de complejidad topográfica ejerce un mayor efecto en la familia Pomacentridae. Además de esta situación, el cambio de fase indudablemente propicia cambios en la estructura algal, lo cual determinaría el colapso de la especie de la que regularmente se alimentan estas damiselas herbívoras (Dominici y Wolff, 2006). Muy probablemente este cambio influencia el decremento en la abundancia de otras especies pertenecientes a este grupo trófico (*P. punctatus*, *K. analogus*, *K. elegans*, *P. laticlavus*).

Contrastantemente, *S. rectifraenum* exhibe incrementos en su abundancia probablemente derivado de la reducción por competencia con las otras damiselas. Montgomery y Gerking (1980) así como Moreno-Sánchez *et al.* (2011) indican que esta especie es omnívora alimentándose principalmente de invertebrados y algas, y su mayor abundancia es característica de áreas de escaso relieve (arena) (López-Pérez *et al.* 2012). En este sentido, las únicas especies que probablemente se benefician de la pérdida coralina y degradación arrecifal son las especies de tallas pequeñas generalistas y herbívoros que habitan áreas de bajo relieve y escombros, como gobios, blenidos y algunos pomacéntridos (Syms y Jones, 2000; Bellwood *et al.*, 2006a; Glynn, 2006). De igual manera, se observó el incremento en la abundancia de *H. notospilus*, *H. chierchiaie*, *H.*

nicholsi y *O. steindachneri*. Este conjunto de especies regularmente se asocian a áreas de baja complejidad como escombros coralinos (Dominici-Arosamena y Wolff, 2006, López-Pérez *et al.*, 2012).

Es importante destacar que las comunidades de peces poseen una capacidad considerable de resiliencia ante ciertas perturbaciones, siempre y cuando se restablezcan las condiciones físicas y biológicas del hábitat bentónico (Halford *et al.*, 2004). Sin embargo, aun cuando estas condiciones se restablecen, la resiliencia de las comunidades ícticas puede estar limitada si un conjunto diferente de especies coralinas dominan el hábitat (Berumen y Pratchett, 2006; Munday *et al.*, 2008)

En Violín, los análisis realizados respecto al efecto de este disturbio en la composición, abundancia, riqueza, diversidad, equidad y dominancia de la comunidad íctica no indicaron cambios. Probablemente, lo anterior es resultado del menor seguimiento temporal de la comunidad íctica, ya que este evento de mortalidad coralina ocurrió al concluir el periodo de muestreo. Es importante destacar que el análisis gráfico muestra decrementos en número de especies, abundancia, riqueza y diversidad posterior a la mortalidad coralina, sin embargo, como se mencionó ninguno de estos decrementos fueron estadísticamente significativos.

Finalmente, Herrera-Olayo (en prep) señala que esta bahía (Violín) presenta signos de recuperación, destaca la reducción en la cobertura algal así como la presencia de nuevos reclutas. Muy probablemente la mayor resiliencia en esta localidad se relacione con diversos factores, de estos, como se señaló en secciones anteriores, el intenso oleaje. Riegl *et al.* (1996), Hubmann *et al.* (2002) así como Sorauf y Harries (2010) señalan que los corales que se suscriben y crecen en áreas de oleaje moderado a intenso,

generalmente no necesitan de mecanismos activos (producción de mucus) de eliminación de sedimentos, ya que la turbulencia generada por el oleaje asiste en la eliminación pasiva de sedimento acumulado en el tejido coralino. Además, en esta localidad no existe infraestructura turística y su acceso es limitado, por lo que la presencia de turistas es escasa. La ausencia de agentes de estrés de origen antropogénico promueven la resiliencia en las comunidades coralinas impactadas (West y Salm, 2003). Contrariamente en Maguey, la presencia y frecuencia de este tipo de agentes es común, lo que explicaría la menor resiliencia de la comunidad coralina, coincidiendo con lo reportado por Herrera-Olayo (en prep) ya que señala que no existen indicios de recuperación y se observa una progresiva y amplia degradación. Probablemente, aunado a la incidencia de agentes de estrés, el escaso o nulo oleaje imperante en esta localidad, determinó la magnitud de este disturbio así como compromete la resiliencia de la comunidad coralina.

CONCLUSIONES

1. La ictiofauna de Bahías de Huatulco está constituida por más de 88 especies pertenecientes a 66 géneros y 37 familias.
2. Pomacentridae, Labridae y Carangidae fueron las familias mejor representadas. Las especies que presentaron la mayor abundancia y frecuencia de ocurrencia espacio-temporal fueron *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes acapulcoensis* y *Microspathodon dorsalis*, por lo que fueron consideradas como dominantes. Estas especies de manera constante formaron un grupo de alta similitud resultado de su amplia representación espacio-temporal.
3. La comunidad íctica de Bahías de Huatulco presenta una mayor afinidad con las comunidades ícticas de Panamá y Costa Rica que con las del Pacífico central mexicano.
4. Entre localidades, la composición, abundancia y diversidad íctica es significativamente diferente. El mayor número de especies, la mayor riqueza y diversidad fueron características de Maguey, La Entrega, Órgano y Violín, mientras que los valores mínimos fueron propios de San Agustín, Riscalillo, Chachacual y Cacaluta. La abundancia y número de especies no se relacionaron con el área coralina.
5. Se reconoce el patrón de alternancia de la abundancia y diversidad respecto a la época climática. La mayor abundancia de peces es característica de la época de sequía, determinada por especies residentes y visitantes (*Selar crumenophthalmus*). El mayor número de especies, así como la mayor riqueza y

diversidad se presentan en la época de lluvias relacionándose con la mayor temperatura, decrementos en la representación numérica de las especies dominantes y ausencia de especies cíclicas.

6. La composición, abundancia y diversidad íctica es significativamente diferente entre sustratos. El mayor número de especies, así como la mayor abundancia, riqueza y diversidad fueron características de los ambientes conformados por más de un sustrato.
7. La rugosidad y diversidad del sustrato fueron los atributos que influenciaron la composición, abundancia, número de especies, riqueza y diversidad íctica.
8. La inadecuada planeación y ejecución de proyectos de desarrollo costero determinó la alteración de las comunidades coralinas de Maguey y Violín. Este disturbio determinó cambios significativos en la composición, abundancia, equidad y dominancia de la comunidad íctica de Maguey.

LITERATURA CITADA

- Aburto- Oropeza, O., Sala, E. y C. Sánchez-Ortiz. 2000. Feed behavior, hábitat use and abundance of the angelfish *Holacanthus passer* (Pomacanthidae) in the souther Sea of Cortés. *Environ. Biol. Fish.* 57:435-442.
- Aburto-Oropeza, O. y F. E. Balart. 2001. Community structure of reef fishes in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Mar. Ecol.* 22(4): 283-305.
- Acosta, C. A. y D. N. Robertson. 2002. Diversity in coral reef fish communities: The effects of habitat patchiness revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 227: 87-96.
- Adjeroud, M., Letourner, Y., Procher, M. y B. Salvat, B. 1998. Factors influencing spatial distribution of fish communities on a fringing reef at Mauritius, SW Indian Ocean. *Env. Biol. Fishes.* 53: 169–182.
- Alejandro Samaniego, D. 2010. Evaluación del grado de deterioro de la placa arrecifal de la bahía Riscalillo, Parque Nacional Huatulco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Fes Zaragoza. 64p
- Allen, G. R. y D. R. Robertson. 1996. Peces del Pacífico Oriental Tropical. CONABIO, agrupación Sierra Madre y CEMEX. 327 p.
- Álvarez-Filip, L. 2004. Influencia del Hábitat Sobre la Asociaciones de Peces en el Arrecife Coralino de Cabo Pulmo, B.C.S. Mexico. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 102 p.
- Álvarez-Filip L. 2010. Habitat complexity in coral reefs: patterns of degradation and consequences for biodiversity. Tesis de Doctorado. University of East Anglia. 118 p.
- Álvarez- Filip, L., Côté, I. M., Gill, J.A., Watkinson, A.R. y N.K. Dulvy. 2011c. Region wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story?. *Glob. Chan. Bio.* 17: 2470-2477.
- Álvarez-Filip, L., Dulvy, N.K., Côté, I.M., Watkinson, A.R. y J. A. Gill. 2011b. Coral identity underpins reef complexity on Caribbean reefs. *Ecol Appl.* 21(6): 23-31.
- Álvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M. y A. R. Watkinson. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proc R Soc B* 276: 3019-3025.
- Álvarez-Filip, L., Gill, J.A., Dulvy, N.K., Perry, A.L., Watkinson, A.R. y I.M. Côté. 2011a. Drivers of region-wide declines in architectural complexity on Caribbean reefs. *Coral Reefs.* Coral Reefs 30 (4), 1051-1060.
- Álvarez-Filip, L., Reyes-Bonilla, H. y L. E. Calderon-Aguilera. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Mar. Ecol.* 27: 253-262.
- Álvarez-Filip L. y Reyes-Bonilla H. 2006. Comparison of Community Structure and Functional Diversity of Fishes at Cabo Pulmo Coral Reef, Western Mexico Between 1987 and 2003. In: Suzuki Y. (Ed.), *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium.* Okinawa, Japan: 216–225.
- Almany, G. R. 2004. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages?. *Oikos* 106: 275-284.

- Amesbury, S. 1981. Effects of turbidity on shallow water reef fish assemblages in Truk, Eastern Caroline Islands. In: Proceedings Fourth International Coral Reef Congress, Manila, vol. 6, pp. 491–496.
- Amezcua-Linares, F. 1996. Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. Instituto de Ciencias Marinas y Limnología, UNAM. México. 184 p.
- Ángel, A. y P. F. Ojeda. 2001. Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the Northern Chilean Coast: the Effect of Habitat Complexity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 217: 81-91.
- Arias-González, J. E., Nuñez-Lara, E., Rodríguez-Zaragoza, F. A. y P. Legendre. 2011. Indicadores del paisaje arrecifal para la conservación de la biodiversidad de los arrecifes de coral del Caribe. *Cienc. Mar.* 37: 87-96.
- Aronson, R. B. y Precht, W. F. 2001 White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* 460: 25-38.
- Arreola-Robles J.L. y J. F. Elorduy-Garay. 2002. Reef fish diversity in the region of La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 70: 1-18.
- Ault, T. R. y C. R. Johnson. 1998. Spatially and temporally predictable fish communities on coral reef. *Ecol. Monog.* 68(1): 25-50.
- Babcock, R. y L. Smith, L. 2000. Effects of sedimentation on coral settlement and survivorship. In: Proceedings Ninth International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia. 1: 245-248.
- Barjau, E., Rodríguez-Romero, J., Galvan, F., Gutierrez, F., y J. Lopez. 2012. Estructura temporal y espacial de la comunidad de peces arrecifales de la Isla San José, Golfo de California, México. *Rev. Biol. Trop* 60 (2): 649-667.
- Barnes, D. J. 1988. Seasonality in community productivity and calcification at Davies reef, central Great Barrier Reef, paper presented at 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia.
- Barrientos-Villalobos, J. 2000. Diversidad y abundancia de la ictiofauna de los arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco. Tesis profesional de licenciatura en biología. Univ. Aunτό. Pue. 52 p.
- Bayle-Sempere, J. T., Ramos-Esplá, A. A. y J. A. García-Charton. 1994. Intra- Annual Variability of an Artificial Reef Fish Assemblage in the Marine Reserve of Tabarca (Alicante, Spain, SW Mediterranean). *Bull. Mar. Sci.* 55: 826-837.
- Bégin, C. 2012. Land Use and Sedimentation Impacts on coral reefs. Ph.D. Thesis. Simon Fraser University. Canada. 188 p.
- Bell, S. S., McCoy, E. D. y H. R. Mushinsky. (eds) 1991. Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall.
- Bell, J. D., Craik, G. J. S., Pollard, D. A. y B. C. Russell. 1985. Estimating the length frequency distributions of large reef fish underwater. *Coral Reefs*, 4: 41-44.

- Bell, J. D. y R. Galzin. 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 265–274.
- Bellwood, D.R., Hoey, A.S., Ackerman, J.L. M. y M. Depczynski. 2006a. Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Glob. Chan. Bio.* 12: 1-8.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P. y A. S. Hoey. 2006b. Sleeping functional group drives coral reef recovery. *Current Biology* 16: 2434-2439.
- Bellwood, D.R. y P. C. Wainwright, P.C. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. Pp. 5-32. In: *Coral reef fishes, dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Sale, P. F. (ed). Academic Press, San Diego, CA.
- Benfield, S., Baxter, L., Guzman, H. y J. M. Mair. 2008. A comparison of coral reef and coral community fish assemblages in Pacific Panama and environmental factors governing their structure. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom* 88:1331-1341.
- Berumen, M.L. y M. S. Pratchett. 2006. Recovery without resilience: persistent disturbance and long-term shifts in the structure of fish and coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs* 25: 647-653.
- Beukers, J. S. y G. P. Jones. 1997. Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia* 114: 50-59.
- Bonaca, M.O. y L. Lipej. 2005. Factors affecting habitat occupancy of fish assemblages in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea). *Mar. Ecol.* 26 (1): 42-53.
- Booth, D. J. y G. A. Beretta. 2002. Change in a fish assemblage after a coral reef bleaching event. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 245: 205-212.
- Bouchon-Navarro, Y., Bouchon, C. y M. L. Harmelin-Vivien. 1985. Impact of coral degradation on a chaetodontid fish assemblage (Moorea, French Polinesia). *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.* 5: 427-432.
- Boyero, L. 2002. Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient?. *Mar. Fresh. Resea.* 53:753–755.
- Bozec, Y.M., Dole´dec, S., y M. Kulbick. 2005. An analysis of fish–habitat associations on disturbed coral reefs: chaetodontid fishes in New Caledonia. *J. Fish Biol.* 66: 966-982.
- Bray, R. N. 1981. Influence of water current s and zooplankton densities on the daily foraging movements of the blacksmith, *Chromis punctipinnis*, a planktivorous reef fish. *Fish. Bull. U. S.* 78: 829-841.
- Bray, R. N. y S. Clark. 2004. Dredging and coral: a decision support system for managing dredging activities in coral reef ecosystems. In: Paper presented at the 17th World Dredging Congress, 27 September – 1 October 2004, Hamburg, Germany. WODCON XVII 2004, Paper A3–2, 16 pp.
- Briggs, J. C. 1961. The East Pacific Barrier and the distribution of marine shore fishes. *Evolution* 15:545-554.
- Briggs, J. C. 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, New York-

- Brock, V. E. 1982. A critique of the visual census method for assessing coral reef fish population. *Bull. Mar. Sci.* 32: 269-276.
- Brock, V.E., Jones, R.S. y Helfrich, P. 1965. An ecological reconnaissance of Johnston Island and the effects of dredging. University of Hawaii, Hawaii Marine Laboratory, Technical Report No. 5, 1–56 pp.
- Brock, R. E. y J. H. Brock. 1977. A method for quantitatively assessing the faunal community on coral rock. *Limnol. Oceanogr.* 22:948-951.
- Brodie, J.E., Kroon, F.J., Schaffelke, B., Wolanski, E.C., Lewis, S.E., Devlin, M.J., Bohnet, I.C., Bainbridge, Z.T., Waterhouse, J. y A. M. Davis. 2012. Terrestrial runoff the the Great Barrier Reef: an update of issues, priorities and management responses. *Mar. Pollut. Bull.* 65 (4-9): 81-100.
- Brokovich, E., Baranes, A. y M. Goren. 2006. Habitat structure determines coral reef fish assemblages at the northern tip of the Red Sea. *Ecol. Indic.* 6: 494-507.
- Bruno, J. F. y E. Z. Selig. 2007. Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS ONE* 2 (8), e711.
- Bruno, J. F. y M. D. Bertness. 2001 Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. Pp. 201-218. In: *Marine community ecology*. Bertness, M. D., Gaines S. D. y M. E. Hay (eds). Sunderland.
- Bryant, D., Burke, J., McManus, J. y M. Spalding. 1998. Reefs at risk: A map-based indicator of threats to the world's coral reefs. World Resource Institute, Washington DC.
- Buckley, R. M. y G. J. Hueckel. 1989. Analysis of visual transect for fish assessment on artificial reef. *Bull. Mar. Sci.* 44(2): 327-342.
- Burke, L., Reytar, K., Spalding, M. y A. Perry. 2011. Reefs at Risk revisited. World Res Institute, Washington DC. 114 p.
- Buzas, M. A., Collins, L. S. y S. J. Culver. 2002. Latitudinal difference in biodiversity caused by higher tropical rate of increase. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 7841–7843.
- Caley, M. J. 1993. Predation, recruitment and the dynamics of communities of coral reef fish. *Mar. Biol.* 117, 33–43.
- Caley, M. J. 1995. Community dynamics of tropical reef fishes: Local patterns between latitudes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 129 (1-3): 7-18.
- Calderón-Aguilar, C. M. 2008. Riqueza y distribución de macroalgas asociadas a corales en Bahía Maguey, Huatulco, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. 65 p.
- Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., López-Pérez, R. A. , Cupul-Magaña, A. L., Herrero-Pérezrul, M. D., Carriquiri, J. D. y P. Medina-Rosas. 2009. Fauna asociada a los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 35:39-45.
- Caley, M. J. y J. S. John. 1996. Refuge availability structures assemblages of tropical reef fishes. *J. Anim. Ecol.* 65: 414-428.

- Campos-Dávila, L., Cruz-Escalona, V. H., Galván-Magaña, F., Abitia-Cárdenas, A., Gutiérrez-Sánchez, F. J. y E. F. Balart. 2005. Fish assemblages in a Gulf of California marine reserve. *Bull. Mar. Sci.* 77(3): 347-362.
- Carpenter, R. C. 1988 Mass mortality of a Caribbean sea urchin: immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 85: 511-514.
- Carpenter, K. E., Micalat, R.I., Albaladejo, V.D. y V. T. Corpuz. 1981. The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium 2*: 497-502.
- Castañeda, Jorge. Clausuró la Profepa dos obras de Fonatur en Huatulco. Notihuatulco [en línea]. 20 de febrero de 2009. [fecha de consulta: 15 Junio 2009]. Disponible en: <<http://huatulconoticias.com/?p=3174>>
- Cervigón, F. 2005. La ictiofauna marina de Venezuela: una aproximación ecológica. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 44(1): 3-28.
- Cesar, H., Burke, L. y L. Pet-Soede. 2003. The economics of worldwide coral reef degradation. CEEC, Arnhem.
- Cesar, H. S. J., editor. 2000. Collected essays on the economics of coral reefs. CORDIO, Department for Biology and Environmental Sciences, Kalmar University, Kalmar, Sweden.
- Chabanet, P., Ralambondrainy, H., Amanieu, M., Fauré, G. y R. Galzin. 1997. Relationships between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs*. 16: 93–102.
- Chabanet, P. y Y. Letourneur. 1995. Spatial patter of size distribution of four fish species on Reunion Coral Reef. *Hydrobiologia*. 300: 299-308.
- Chapman, M.R. y D. L. Kramer. 1999. Gradients in coral reef fish density and size across the Barbados Marine Reserve boundary: effects of reserve protection and habitat characteristics. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 181: 81-96.
- Chapman, M.R. y D. L. Kramer. 2000. Movements of fishes within and among fringing coral reefs in Barbados. *Env. Biol. Fishes*. 57: 11–24.
- Charbonnel, E., Serre, C., Ruitton, S., Harmelin, J. G. y A. Jensen. 2002. Effects of increased habitat complexity on fish assemblages associated with large artificial reef units (French Mediterranean coast). *ICES J. Mar. Sci.* 59: 208-213.
- Chávez-Comparán, J. C., Patiño-Barragán, M., Calderón-Riveroll, G., Lezama Cervantes, C., Lara-Chávez, B., Ibarra-Casillas, M. y S. Bautista-Laureano. 2010. Lista de peces generada por censos visuales submarinos en la Isla Socorro Colima, México. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras* 1 (27): 72-78.
- Chávez-Comparan, J. C. y R. Macías-Zamora. 2006. Structure of reef fish communities in the littoral of Colima, Mexico. *J. Biol. Science* 6: 65-75.
- Cheal, A. J. y A. A. Thompson. 1997. Comparing visual counts of coral reef fish: implications of transect width and species selection. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 158: 241-248.
- Cheney, K. L. y I. M. Coté. 2003. Habitat choice in adult longfin damselfish: territory characteristics and relocation times. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 287: 1-12.

- Chiappone, M. 2001. Conservación de Arrecifes coralinos en Areas Marinas Protegidas: Estudio del Nacional del Este, Republica Dominicana. Publications for Capacity Building, The Nature Conservancy headquartes. USA. 120 p.
- Choat, H. J. y D. R. Bellwood. 1991. Reef Fishes: Their History and evolution. Pp. 39-47. In: The Ecology of Fishes on Coral Reef. P. F. Sale (ed.). Academic Press. Inc. San Diego, California.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Aus. J. Ecol.* 18:117-143.
- Clarke K.R. y M. Ainsworth. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92: 205-219.
- Clarke K. R. y R. Gorley. 2001. PRIMER V5: User Manual/ Tutorial. PRIMER-E Plymouth, UK.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 1994. Change in Marine Communities. Plymouth Marine Laboratory, 144 pp
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 2001. Change in marine communities (An approach statistical analysis and Interpretation). Primer, Eltd.
- Clarke, R. D. 1977. Habitat distribution and species diversity of chaetodontid and pomacentrid fishes near Bimini, Bahamas. *Mar. Biol.* 40: 277-289.
- Clarke, R. D. 1988. Chance and order in determining fish species composition on small coral patches. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 115:197–212.
- Claro, R., García-Arteaga, J. P., Valdés-Muñoz, E. y L. M. Sierra. 1990. Características de las comunidades de peces en los arrecifes del Golfo de Batabanó. Pp. 1-49. In: Asociaciones de peces en el Golfo de Batabanó. Academia, La Habana. R. Claro (ed.).
- Cocheret de la Moriniere, E., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I. y G. Van der Velde. 2002. Post-settlement life cycle migration patterns and habitat preference of coral reef fish that use seagrass and mangrove habitats as nurseries. *Estuar. Coast Shelf. Sci.* 55: 309-321.
- Cloern, J.E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 210: 223-253.
- Cohen, A. S., Bills, R., Cocquyt, C. Z. y A. G. Caljon. 1993. The impact of sediment pollution on biodiversity in Lake Tanganyika. *Conserv. Biol.* 7: 667-677.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and share species from samples. Version 8.2. University of Connecticut.
- CONANP, 2003. Programa de Manejo Parque Nacional Huatulco. SEMARNAT CONANP, México.
- Connell, S. D. 1997. The relationship between large predatory fish and recruitment and mortality of juvenile coral reef-fish on artificial reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 209: 261-278.
- Connell, S.D. y M. J. Kingsford. 1998. Spatial, temporal and habitat-related variation in the abundance of large predatory fish at One Tree Reef, Australia. *Coral Reefs* 17: 49-57.

- Cortés, J. 1997. Biology and geology of Eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs* 16: 39-46.
- Cortés, J., McIntyre, I. J. y P. W. Glynn. 1994. Holocene growth history of an eastern Pacific fringing reef, Punta Islotes, Costa Rica. *Coral Reefs* 13: 65-73.
- Côté, I.M., Gill, J.A., Gardner, T.A. y A. R. Watkinson. 2005. Measuring coral reef decline through meta-analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 360: 385–395.
- Cruz-Cisneros, M., Palacios-Salgado, D. S. y A. A. Rojas-Herrera. 2012. Vareacion de la abundancia y composicion de especies de peces de fondo rocoso de la Bahía de Acapulco, Guerrero, México. Resúmenes del XIII Congreso Nacional de Ictiología y 1er Simposio Latinoamericano de Ictiología, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. 332 pp.
- Davis, W. P. y R. S. Birdsong. 1973. Coral reef fishes which forage in the water column. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 24: 292-306.
- Del Mónaco, C. Narciso, S., Frank, A., Gimenez, E. y F. Bustillos. 2010. Evaluación de las comunidades de corales y peces de algunos arrecifes de la isla La Tortuga y cayos adyacentes, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 44 (3): 355-378.
- Del Moral-Flores, L. F., González-Acosta, A. F., Espinosa-Pérez, H., Ruiz-Campos, G. y J. L. Castro-Aguirre. 2013. Lista anotada de la ictiofauna de las islas del golfo de California, con comentarios sobre sus afinidades zoogeográficas. *Rev. Mex. Bio.* 84: 184-214.
- Depczynski, M. y D. R. Bellwood. 2005. Wave energy and spatial variability in community structure of small cryptic coral reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 303: 283–293.
- Diaz, R.J. y R. Rosenberg. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321: 26-29.
- Díaz-Pulido, G. y L. J. McCook. 2004. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs*. 23: 225-233.
- Di Franco, A., Baiata, P. y M. Milazzo. 2013. Effects of recreational scuba diving on Mediterranean fishes: evidence of involuntary feeding?. *Medit. Mar. Sci.*, 14 (1): 15-18.
- Dickens, L.C., Goatley, C.H.R., Tanner, J.K. y Bellwood, D.R., 2011. Quantifying relative diver effects in underwater visual censuses. *PLoS ONE*, 6 (4), e18965.
- Dodge, R.E. y J. R. Vaisnys. 1977. Coral populations and growth patterns: responses to sedimentation and turbidity associated with dredging. *J. Mar. Res.* 35: 715-730.
- Doherty, P.J. 1983. Tropical territorial damselfishes: is density limited by aggression or recruitment?. *Ecology* 64: 176-190.
- Dominici-Arosemena, A., Brugnoli-Olivera, E., Cortés-Núñez, J., Molina-Ureña, H. y M. Quesada-Alpizar. 2005. Community structure of eastern Pacific reef fishes (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Tecnociencia* 7: 19-41.
- Dominici-Arosemena, A. y M. Wolff. 2006. Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panamá): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgol. Mar. Res.* 60: 287-305.
- Dustan, P., Doherty, O. y S. Pardede. 2013. Digital Reef Rugosity Estimates Coral Reef Habitat Complexity. *PLoS ONE* 8 (2): e57386.

- Ebersole, J.P. 1985. Niche separation of two damselfish species by aggression and differential microhabitat utilization. *Ecology* 66: 14–20.
- Edmunds, P.J. y P. S. Davies. 1989. An energy budget for *Porites porites* (Scleractinia) growing in a stressed environment. *Coral Reefs* 8: 37-43.
- Eklöv, P. y S. Diehl. 1994. Piscivore efficiency and refuging prey: the importance of predator search mode. *Oecologia* 98: 344-353.
- Elorduy-Garay, F. J. y S. V. Jiménez-Gutiérrez. 2000. Metodología para el estudio de los peces de arrecifes. Pp: 209-228. In: Recursos arrecifales del Golfo de California. . Aburto-Oropeza y C. A. Sánchez-Ortiz (eds). Universidad Autónoma de Baja California Sur. México.
- Enochs, I.C. y G. Hockensmith. 2008. Effects of coral mortality on the community composition of cryptic metazoans associated with *Pocillopora damicornis*. Proc. 11th Int. Coral Reef Symp., Ft. Lauderdale: 1375-1379.
- Erftemeijer, P. L. A., Hagedorn, M., Laterveer, M., Craggs, J. y J. R. Guest. 2012. Effect of suspended sediment on fertilisation success in the scleractinian coral *Pectinia lactuca*. *J. of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92 (Special Issue 04): 741-745.
- Espinoza, M. y E. Salas. 2005. Structure of reef fish communities in Catalinas Islands and Ocotal beach, North Pacific of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 53. 523-536.
- Ezcurra, E. 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras? La riqueza y rareza biológicas en las comunidades naturales. *Ciencias*. 4: 82-88.
- Fabricius, K.E., 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Mar. Poll. Bull.* 50: 125-146.
- Fabricius, K.E., De'ath, G., Humphrey, C., Zagorskis, I. y B. Schaffelke. 2012. Intra-annual variation in turbidity in response to terrestrial runoff on near-shore coral reefs of the Great Barrier Reef. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 116: 57-65.
- Fabricius, K. E., De'ath, G., McCook, L., Turak, E. y D. Williams. 2005. Changes in algal, coral and fish assemblages along water quality gradients on the inshore Great Barrier Reef. *Mar. Poll. Bull.* 51: 384-398.
- Fabricius, K.E. y E. Wolanski. 2000. Rapid smothering of coral reef organisms by muddy marine snow. *Estuar. Coast Shelf. Sci.* 50: 115-120.
- Fariña-Pestano, A. F. y E. Méndez De Elgueazabal. 2009. Variación estacional de la estructura comunitaria de peces en dos arrecifes: rocoso-coralino y de octocorales, en el Bajo Las Caracas, Venezuela. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(1): 153-162.
- Feary, D.A., Almany, G.R., Jones, G.P. y M. I. McCormick. 2007a. Coral degradation and the structure of tropical reef fish communities. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 333: 243-248.
- Feary, D.A., Almany, G.R., McCormick, M.I. y G. P. Jones. 2007b. Habitat choice, recruitment and the response of coral reef fishes to coral degradation. *Oecologia* 153: 727–737.

- Ferreira, C. E., Goncalves, E. A. y R. Coutinho. 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Env. Biol. Fish.* 61: 353-369.
- Fiedler, P. C. 1992. Seasonal climatologies and variability of the tropical eastern Pacific surface waters. NOAA Tech. Rpt. 109: 1-65.
- Field, M.E., Bothner, M., Jokiel, P. y A. Ogston, A. 2000. Response of a reef to sediment overload: Molokai, Hawaii. Meeting abstract, In: Ninth International Coral Reef Symposium, Bali.
- Fischer, J. W. Krupp, F., Schneider, W. Soomer, C. Carpenter, K. E. y V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Roma, FAO. 2:647-1200.
- Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., Dominici-Arosemena, A. y I. R. Zalmon. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *J. Fish Biol.* 64: 1680-1699.
- Floeter, S. R., Krohling, W., Gasparini, J. L., Ferreira, C. L. y R. Zalmo. 2007. Reef fish community structure on a coastal islands of the southeastern Brazil: The influence of exposure and benthic cover. *Environ. Biol. Fish.* 78(2): 147-160.
- Flynn, A. J. y D. A. Ritz. 1999. Effect of habitat complexity and predatory style on the capture success of fish feeding on aggregated prey. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 79: 487-494.
- FONATUR. 1985. Estudio integral de aprovechamiento litoral y usos del suelo en playas y Bahías de Huatulco, Oaxaca.
- Fonseca-Gally, S. F. 2010. Evaluación del grado de deterioro de la placa arrecifal de la bahía San Agustín, Parque Nacional Huatulco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Fes Zaragoza. 61p.
- Foster, N. L., Box, S. J. y P. J. Mumby. 2008. Competitive effects of macroalgae on the fecundity of the reef-building coral *Montastraea annularis*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 367:143-152.
- Friedlander, A. G., Aeby, E., Brown, A., Clark, S. C., Dollar, S. C., Hunter, P. J., Smith, J. B., Walsh, I., Williams, I. y W. Wiltse. 2005. The State of Coral Reef Ecosystems of the Main Hawaiian Islands. In: Memorandum NT (ed) The State of Coral Reef Ecosystems of the United States and Pacific Freely Associated States 522 p.
- Friedlander, A. M., Brown, E. K., Jokiel, P. L., Smith, W. R. y K. S. Rodgers. 2003. Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs* 22:291-305.
- Friedlander A, Parrish, J. D., y R. C. DeFelice. 2002. Ecology of the introduced snapper *Lutjanus kasmira* (Forsskal) in the reef fish assemblage of a Hawaiian bay. *J. Fish. Biol.* 60:28-48
- Friedlander, A. M. y J. D. Parrish. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 224: 1-30.
- Friedler, P. C. y L. D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific. *Rev. Prog. Ocnogr.* 69: 143-180.

- Froese, R. y D. Pauly. 2010. Fishbase World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org
- Fulton C. J. y D. R. Bellwood. 2005. Wave-induced water motion and the functional implication for coral reef fish assemblages. *Limnol. Oceanogra.* 50:255-2664.
- Galván-Magaña, F., Gutiérrez-Sánchez, F., Abitia-Cárdenas, L.A., Rodríguez-Romero, J., 2000. The distribution and affinities of the shore fishes of the Baja California Sur lagoons. In *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. Pp. 383-398. Manuwar, M., Lawrence, S.G., Manuwar, I.F. y D.F. Malley. (eds). *Ecovision World Monograph Series.*, Backhuys Publishers.
- Galván-Piña, V. H., Galván-Magaña, F., Abitia-Cárdenas, L. A., Gutiérrez-Sánchez, F. J. y J. Rodríguez-Romero. 2003. Seasonal structure of fish assemblages in rocky and sand habitats in Bahía de La Paz, México. *Bull. Mar. Sci.* 72(1): 19-35.
- Galván-Villa, C. M. 2008. Peces asociados a corales ramosos del género *Pocillopora* en el arrecife de Playa Mora, Bahía Tenacatita, México. *Ciencia y Mar* 11(34):17-24.
- Galván-Villa, C. M., Arreola-Robles, J. L., Ríos-Jara, E. y F. A. Rodríguez-Zaragoza. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la isla Isabel, Nayarit, México. *Rev. Biol. Mar. Ocea.* 45:311-324.
- Galván-Villa, C. M., López-Uriarte, E. y J. L. Arreola-Robles. 2011. Diversidad, estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados al arrecife coralino de playa Mora, bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiológica* 21:135-146.
- Galzin, R. 1987. Structure of fishes communities of French Polynesian coral reefs. I. Spatial scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41: 129-136.
- García-Charton, J. A., Pérez-Ruzafa, A., Sánchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J.T., y O. Reñones. 2004. Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. *Mar. Biol.* 144: 161-182.
- García-Charton, J. A. y A. Pérez-Rufaza. 2001. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Mar. Biol.* 138: 917-934.
- Garpe, K.C., Yahya, S.A.S., Lindahl, U. y M. C. Ohman. 2006. Long-term effects of the 1998 coral bleaching event on reef fish assemblages. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 315: 237-247.
- Garpe, K. C. y M. C. Öhman. 2003. Coral and fish distribution patterns in Mafia Island Marine Park, Tanzania: fish-habitat interactions. *Hydrobiologia* 498: 191-211.
- Garzón-Ferreira, J., Zea, S. y J.M. Díaz, 2005. Incidence of partial mortality and other health indicators in hard-coral communities of four Southwestern Caribbean atolls. *Bull. Mar.Sci.*, 76(1): 105-122.
- Gaston, K.J. 2000. Global Patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220-227.
- Giakoumi, S. y G. D. Kokkoris. 2013. Effects of habitat and substrate complexity on shallow sublittoral fish assemblages in the Cyclades Archipelago, North-Eastern Mediterranean Sea. *Mediterranean Mar. Sci.* 14: 58-68.
- Gilmour, J.P. 1999. Experimental investigation into the effects of suspended sediment on fertilisation, larval survival and settlement in a scleractinian coral. *Mar. Biol.* 135: 451-456.

- Gilmour, J.P., Cooper, T.F., Fabricius, K.E. y L. D. Smith. 2006. Early warning indicators of change in the condition of corals and coral communities in response to key anthropogenic stressors in the Pilbara, Western Australia. Australian Institute of Marine Science, Technical report, 94p.
- Giraldo, A., Gómez, C. y F. Ospina. 2001. Abundance and spatial distribution of *Thalassoma lucasanum* in a coral reef of the Eastern Tropical Pacific. *Bull. Mar. Sci.* 68 (1): 147-152.
- Gladfelter, W. B., Odgen, J. C. y E. H. Gladfelter. 1980. Similarity and diversity among coral reef fish communities: A comparison between tropical western Atlantic (Virgin Islands) and tropical central Pacific (Marshall Islands) patch reefs. *Ecology* 61: 1156-1168.
- Glynn, P. W. y W. H. de Weerd. 1991. Elimination of two reef-building hydrocorals following the 1982-83 El Niño warming event. *Science* 253:69-79.
- Glynn, P.W. 1985. El-Nino associated disturbance to coral reefs and post disturbance mortality by *Acanthaster planci*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 26: 295-300.
- Glynn, P.W. 1991. Coral reef bleaching in the 1980s and possible connections with global warming. *Tre. Ecol. Evol.* 6: 175-179.
- Glynn, P.W. 1997. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. In *Life and Death of Coral Reefs*. Birkeland New (ed.). New York: Chapman & Hall, 68-95.
- Glynn, P.W. 2006. Fish utilization of simulated coral reef frameworks versus eroded rubble substrates off Panama, eastern Pacific. *Proceedings of the Tenth International Coral Reef Symposium, Okinawa* 1: 250-256.
- Glynn, P. W., Veron, J. E. N., y G. M. Wellington. 1996. Clipperton atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15: 71-99.
- Glynn, P. W. y G. E. Leyte-Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reefs development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.* 45(3): 1033-1047.
- Glynn, P. W. y G. M. Wellington. 1983. *Corals and coral reefs of the Galapagos Islands*. University of California Press, Berkeley.
- Glynn P. W. y J. S. Ault. 2000. A biogeography analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*. 19: 1-23.
- Golbuu, Y., Victor, S., Penland, L., Idip, D., Jr., Emaurois, C., Okaji, K., Yukihiro, H., Iwase, A. y R. van Woessik. 2007. Palau's coral reefs show differential habitat recovery following the 1998-bleaching event. *Coral Reefs* 26: 319-332.
- Goldman, B. y F. H. Talbot 1976. Aspects of the ecology of coral reef fishes. Pp. 125-154 In: *Biology and Geology of Coral Reefs*, Vol 3. Jones, O. A. y R. Endean (eds). Academic Press, New York.
- Gómez, F. y C. Viera. 1996. Ictiofauna asociada a los arrecifes coralinos hermatípicos de la ensenada de Utria (Pacífico Colombiano). *Universitas Scientiarum* 3 (2): 53-61.

- González-Cabello, A. y D. R. Bellwood. 2009. Local ecological impacts of regional biodiversity on reef fish assemblages. *J. Biogeogr.* 36: 1129-1137.
- González-Díaz, A. A. y M. Soria-Barreto. 2013. Lista sistematica preliminar de los peces del estado de Nayarit, México. *Biociencias* 2(3): 200-215
- Goodson, G. 1988. *Fishes of the Pacific Coast: Alaska to Perú, including the Gulf of California and the Galápagos Islands.* Stanford University Press. Stanford. 267 pp.
- Gorman, O. T. y J. R. Karr. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59: 507-515.
- Gorham, J. C. y W. S. Alevizon. 1989. Habitat complexity and the abundance of juvenile fishes residing on small scale artificial reefs. *Bull Mar Sci* 44: 662–665.
- Graham, N. A. J., Wilson, S. K., Jennings, S., Polunin, N. V. C., Bijoux, J. P. y J. Robinson. 2006. Dynamic fragility of oceanic coral reef ecosystems. *Proc Natl Acad Sci USA* 103: 8425-8429.
- Graham, N.A. J. Wilson, S. K., Jennings, S., Polunin, N.V.C. y J. Robinson. 2007. Lag effects in the impacts of mass coral bleaching on coral reef fish, fisheries, and ecosystems. *Conserv. Biol.* 21: 1291-1300.
- Granja-Fernández, M.R. y R.A. López-Pérez. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Rev. Biol. Trop.* 56(3):1179-1187.
- Grassle, J. F. 1973. Variety in coral reef communities. Pp. 237-270. In: *Biology and Geology of Coral Reefs, Vol 3.* Jones, O. A. y R. Endean (Editors). Academic Press, New York.
- Gratwicke, B. y M. R. Speight. 2005a. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J. Fish Biol.* 66: 650-667.
- Gratwicke, B. y M. R. Speight. 2005b. Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 292: 301-310.
- Greenberg, L. A., Paszkowski, C. A. y W. M. Tonn. 1995. Effects of prey species composition and habitat structure on foraging by two functionally distinct piscivores. *Oikos* 74: 522-532.
- Grove, J. S. 1984. Influence of the 1982-83 El Niño on the ichthyofauna of the Galapagos archipelago. *Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter* 28: 18-19.
- Grove, J. 1989. El Niño 1982-1983 and new records of Indo-west Pacific fishes at the Galápagos. *Annual Report Western Malacological Society* 21: 5.
- Guidetti, P. 2000. Differences among fish assemblages associated with nearshore *Posidonia oceanica* beds, rocky-algal reefs and unvegetated sand habitats in the Adriatic Sea. *Estuar. Coast Shelf. Sci.* 50 (4): 515-529.
- Guzmán, M. H. y J. Cortés. 1993. Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: revisión y perspectivas. *Rev. Biol. Trop.* 41: 535-557.

- Halford, A., Cheal, A.J., Ryan, D. y D. M. Williams 2004. Resilience to large-scale disturbance in coral and fish assemblages on the Great Barrier Reef, Australia. *Ecology* 85: 1892–1905.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. y P. D. Ryan. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>)
- Harding, J. M. y R. Mann. 2001. Oyster reefs as fish habitat: opportunistic use of restored reefs by transient fishes. *J Shellfish Res* 20: 951-959.
- Hastings, P. A. 2000. Biogeography of the tropical eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *Zool. J. Linn. Soc.* 128:319–335.
- Hatcher, B. G. 1981. The interaction between grazing organism and the epilithic algal community of coral reef; a quantitative assessment. Pp.515-524. In: Gómez, E., Birkeland, C., Buddemeier, R., Johannes, Marsh, J. y R. Tsuda (eds) *Fourth international coral*.
- Hatcher, B. G. 1997. Coral reef ecosystems: How much greater is the whole than the sum of the parts? *Coral reefs*. 16: S77-S91.
- Hay, M. E. 1991. Fish-Seaweed Interactions on Coral Reefs. Pp.96-119. In: *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. P. Sale (ed). Academic Press, Inc., San Diego, CA.
- Hawkins, B. A. 2001. Ecology's oldest pattern. *Ecol. Evol.* 16: 470.
- Hawkins, J.P., Roberts, C.M., Dytham, C., Schelten, C. y M. M. Nugues. 2006. Effects of habitat characteristics and sedimentation on performance of marine reserves in St. Lucia. *Biol. Cons.* 127: 487-499.
- Hawkins, J. P., Roberts, C. M., Van't Hof, T., De Meyer, K., Tratalos, J. y C. Adam. 1999. Effects of Recreational Scuba Diving on Caribbean Coral and Fish Communities. *Cons. Biol.* 13 (4): 888-897.
- Hawkins, J.P. y C. M. Roberts. 1997. Estimating the carrying capacity of coral reefs sympth for scuba diving. *Proc 8th Int. Coral Reef Symp.* 2: 1923-1926.
- Hawkins, J.P., y C. M. Roberts. 1992. Effects of recreational SCUBA diving on fore-reef slope communities of coral reefs. *Biol. Cons.* 62 (3): 171–178.
- He, H., Ferrari, R., McKinnon, D., Roff, G. A. y R. Smith. 2012. Measuring reef complexity and rugosity from monocular video bathymetric reconstruction. *Proc 12th Int Coral Reef Symp*, Cairns, Australia pp 1-5.
- Hearn, C. J., Atkinson, M. J. y J. L. Falter . 2000. A physical derivation of nutrientuptake rates in coral reefs: Effects of roughness and waves, *Coral Reefs* 20. 347-356.
- Hixon, M.A. 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities. Pp. 475-508. In: *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. P. F. Sale (ed). Academic Press, San Diego, CA.
- Hixon M. A. 2009. Garden of ghosts. Pp. 50-51 In: *Thoreau's legacy: American stories about global warming*. Hayes R, (ed.) Cambridge, Massachusetts: Union of Concerned Scientists and Penguin Classics.

- Hixon, M. A. y B. A. Menge. 1991. Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. *Theor. Popul. Biol.* 39: 178-200.
- Hixon, M.A. y G. P. Jones. 2005. Competition, predation, and density-dependent mortality in demersal marine fishes. *Ecology* 86: 2847-2859.
- Hixon, M. A. y J. P. Beets 1989. Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: Experiments with artificial reefs. *Bull. Mar. Sci.* 44:666-680.
- Hixon, M. A. y J. P. Beets. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.* 63: 77-101.
- Hobson, E.S. 1974. Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fish. Bull.* 72: 915-1013.
- Hobson, E.S. 1991. Trophic relationships of fishes specialized to feed on zooplankters above coral reefs. Pp. 69-95. In: *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. P. Sale (ed). Academic Press, Inc., San Diego, CA.
- Hobson, E. S. y J. R. Chess. 1978. Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Fish. Bull.* 76:133-153.
- Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Fresh. Resea.* 50: 839-866.
- Hoegh-Guldberg, O. 2004. Coral reefs in a century of rapid environmental change. *Symbiosis.* 37:1-31.
- Holbrook, S.J., Brooks, A.J. y R. J. Schmitt. 2002a. Predictability of fish assemblages on coral patch reefs. *Mar. Fresh. Res.* 53: 181-188.
- Holbrook, S. J., Brooks, A. J. y R. J. Schimtt. 2002b. Variation in structural attributes of patchforming corals and in patterns of abundance of associated fish. *Mar. Fresh. Res.* 53: 1045-1053.
- Holbrook, S.J., Brooks, A.J. y R. J. Schmitt. 2006. Relationships between live coral cover and reef fishes: implications for predicting effects of environmental disturbances. *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium* : 241-249.
- Holbrook, S.J., Forrester, G.E. y R. J. Schmitt. 2000. Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecologia* 122: 109-120.
- Holbrook, S.J. y R. Schmitt. 2002. Competition for shelter space causes density dependent predation mortality in damselfishes. *Ecology* 83: 2855-2868.
- Holt, R. D. 1987. Prey communities in patchy environments. *Oikos* 50: 276-290.
- Hooker, Y. 2009. Nuevos registros de peces costeros tropicales para el Perú. *Rev. Per. Biol.* 16(1): 33-41.
- Horan, D. L., Kershner, J. L., Hawkins, C. P. y T. A. Crowl. 2000. Effects of habitat area and complexity on Colorado River cutthroat trout density in Uinta mountain streams. *Transac Am Fish Soc* 129: 1250-1263.

- Hourigan, T. F., Tricas, T. C. y E. S. Reese. 1988. Coral reef fishes as indicators of environmental stress in coral reefs Pp. 107-136.. In "Marine Organisms as Indicators". Soule, D. F. y G. S. Kleppel (eds.). Springer-Verlang, New York.
- Hubbard, D.K. 1986. Sedimentation as a control of reef development: St. Croix. U.S.V.I. Coral Reefs 5: 117-125.
- Hubmann, B., Piller, W.E. y B. Riegl. 2002. Functional morphology of coral shape and passive hydrodynamic self-righting in recent *Manicina areolata*. *Senckenbergiana Lethaea* 82: 125-130.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265:1547-1551.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nystrom, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B. y J. Roughgarden. 2003. Climate change, human impacts and the resilience of coral reefs. *Science* 301: 929-933.
- Idjadi, J. A. y P. J. Edmunds. 2006 Scleractinian corals as facilitators for other invertebrates on a Caribbean reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 319: 117-127.
- Jameson, S. C., Ammar, M. S. A., Mostafa, H. M. y B. Riegl. 1999. A Coral damage index and it's application to diving sites in the Egyptian Red Sea. *Coral Reefs*. 18: 333-339.
- Jennings, S., Bouille, D. P. y N. V. C. Polunin. 1996. Habitat correlates of the distribution and biomass of Seychelles reef fishes. *Env. Biol. Fish.* 46: 15-25.
- Jiménez-Gutiérrez. S. V. 1999. Abundancia y estructura comunitaria de peces de arrecifes rocosos en la zona de Isla Cerralvo, B.C.S., Méx. Tesis de Maestría. CICIMAR. IPN. La paz, B.C.S. México. 91 pp.
- Jones, G. P. 1987. Some interactions between residents and recruits in two coral reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 114: 169-182.
- Jones, G.P. 1988. Experimental evaluation of the effects of habitat structure and competitive interactions on the juveniles of two coral reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 123: 115-126.
- Jones, G.P., McCormick, M.I., Srinivasan, M. y J. V. Eagle. 2004. Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 8251-8253.
- Jones, G.P., Polunin, N.V.C. y T.R. McClanahan. 2008. McClanahan. 2008. Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes: ecological and economic consequences. *Oceanogr. Mar. Biol.* 46: 251-296.
- Jones, G. P. y C. Syms, 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Aust. J. Ecol.* 23: 287-297.
- Juárez-Hernández, L. G. 2008. Composición, distribución y abundancia de la ictiofauna en la Bahía Maguey, Huatulco, Oaxaca, y su relación con la complejidad (estructura) del hábitat. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México. 136 p.

- Juárez-Hernández, L. G., Tapia-García, M. y B. Luna-Monsivais. 2013. Estructura de las comunidades de peces de las bahías Maguey y Cacaluta, Huatulco, Oaxaca. *Rev. Mex. Biodiv.* 84 (4): 1243-1257.
- Kaufman, D. M. 1995. Diversity of New-World mammals: universality of the latitudinal gradients of species and bauplans. *J. Mammal.* 76: 322–334
- Kellison G. T. y G. R. Sedberry. 1998. The effects of artificial reef vertical profile and hole diameter on fish off South Caroline. *Bull. Mar. Sci.* 62(3): 763-780.
- Khalaf, M. A. y M. Kochzius. 2002. Community structure and biogeography of shore fishes in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Helgol Meeresunters* 55: 252-284.
- Knudby, A. y E. LeDrew. 2007. Measuring structural complexity on coral reefs. In: Pollock N. W., Godfrey, J. M., eds. *Diving for Science 2007. Proc of the American Academy of Underwater Sciences 26th Symp* pp 181–188.
- Kokita, T. y A. Nakazono. 2001. Rapid response of an obligately corallivorous filefish *Oxymonacanthus longirostris* (Monacanthidae) to a mass coral bleaching event. *Coral Reefs* (20): 155-158.
- Kuffner, I. B, Brocke, J. E, Grober-Dunsmore, R., Bonito, V. E. y T. D. Hickey. 2007. Relationships between reef fish communities and remotely sensed rugosity measurements in Biscayne National Park, Florida, USA. *Environ. Biol. Fish.* 78: 71-82.
- Kulbicki, M. 1998. How the acquired behavior of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 222: 11-30.
- Lavín, M. F., Robles, J. F., Argote, M. L., Barton, E. D., Smith, R., Brown, J., Kosro, M., Transviña, A., Vélez, H. S. y J. Garcia. 1992. Física del Golfo de Tehuantepec. *Ciencia y Desarrollo.* 8 (103): 97-109.
- Lecchini, D., Adjeroud, M., Pratchett, M.S., Cadoret, L. y Galzin R. 2003. Spatial structure of coral reef fish communities in the Ryukyu Islands, southern Japan. *Oceanologica Acta* 26: 537–547.
- Lecchini, D., Shima, J., Banaigs, B. y R. Galzin. 2005. Larval sensory abilities and mechanisms of habitat selection of a coral reef fish during settlement. *Oecologia* 143: 326–334.
- Levin, P. S., Tolimieri, N., Nicklin, M. y P. F. Sale. 2000. Integrating individual behavior and population ecology: the potential for habitat-dependent population regulation in a reef fish. *Behav Ecol.* 11:565–571.
- Leyte-Morales, G. E. 1997. La colección de corales de la Universidad del Mar. *Ciencia y Mar.* 1: 3-16.
- Leyte-Morales, G. E. 2000. Perturbaciones naturales y antropogénicas en las comunidades coralinas de Oaxaca (1977–1998). Resúmen. XII Congreso Nacional de Oceanografía. Huatulco, Oaxaca, p. 5.
- Leyte-Morales, G.E. y A.M. López-Ortiz. 2004. Ictiofauna asociada a arrecifes de coral en siete localidades de Zihuatanejo Guerrero, México. In: *Sociedad Ictiologica Mexicana, A. C. (Ed). Resúmenes del IX Congreso Nacional de Ictiología. (Villahermosa, Tabasco). México. 13-16 de Septiembre 2004, p 117.*

- Lewis, A. R. 1997a. Recruitment and post-recruit immigration affect the local population size of coral reef fishes. *Coral Reefs* 16: 139-149.
- Lewis, A. R. 1997b. Effects of experimental coral disturbance on the structure of fish communities on large patch reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 161: 37-50.
- Lewis, A. R. 1998. Effects of experimental coral disturbance on the population dynamics of fishes on large patch reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* 230: 91-110.
- Lewis, S. M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol. Monogr.* 56:183-200.
- Lieske, E. y R. Myers. 1998. *Peces de arrecifes coralinos del Indo-Pacífico y Caribe.* Omega. Barcelona, España. 399 p.
- Lingo, M. E. y S. T. Szedlmayer. 2006. The influence of habitat complexity on reef fish communities in the northeastern Gulf of Mexico. *Environ. Biol. Fish.* 76: 71-80.
- Lincoln-Smith, M. P. 1989. Improving multispecies rocky reef fish censuses by counting different groups of species using different procedures. *Environ. Biol. Fishes.* 26: 29-37.
- Lindahl, U., Ohman, M.C. y C. K. Schelten. 2001. The 1997/1998 mass mortality of corals: effects on fish communities on a Tanzanian coral reef. *Mar. Poll. Bull.* 42: 127-131.
- Lirman, D. 1997. Reef fish communities associated with *Acropora palmata*: relationships to benthic attributes. *Bull. Mar. Sci.* 65: 235–252.
- Longhurst, A.R. y D. Pauly. 1987. *Ecology of tropical oceans.* Academic, Londres, Inglaterra. 407 p.
- Lopez-Ortiz, A. M. 2007. Estructura de la comunidad de peces de arrecife en ocho localidades de Ixtapa-Zihuatanejo, Guerrero, México. Tesis de Licenciatura. UMAR, Puerto Ángel, Oaxaca. 77 p.
- López-Pérez R. A., Benítez-Villalobos, F., López-Ortiz, A. M., López Pérez-Maldonado, I., Granja-Fernández, M. R. y M. T. Domínguez-Gómez. 2008. La comunidad arrecifal en isla Cacaluta, Oaxaca. Pp. 243-255. In: Diagnóstico de los recursos naturales de la bahía y micro-cuenca de Cacaluta, Domínguez-Licona, J. M. (ed.). Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca.
- López-Pérez, R. A., Calderon-Aguilera L.E., Zepeta-Vilchis, R. C., Perez Maldonado I. Lopez y A. M. Lopez-Ortiz. 2012. Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *J. App. Ich.* 29(2): 437-448.
- López-Pérez, R. A., Hernández-Ballesteros, L. M. y T. Herrera Escalante. 2002. Cambio en la dominancia de la comunidad arrecifal en Chachacual, Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar.* 16: 33-38.
- López-Pérez, R.A., López-Pérez-Maldonado, I., López-Ortiz, A.M., Barranco Servín, L.M., Barrientos-Villalobos, J. y G.E. Leyte-Morales. 2010. Reef fishes of the Mazunte-Bahías de Huatulco reef track, Oaxaca, Mexican Pacific. *Zootaxa* 2422(1): 53-62.

- López-Pérez, R. A., Mora-Pérez, M. G. y G. E. Leyte-Morales. 2007. Coral (Anthozoa: Scleractinia) recruitment at Bahías de Huatulco, Western México: Implications for coral community structure and dynamics. *Pac. Sci.* 61 (3): 355-369.
- López-Pérez, R. y L. Hernández-Ballesteros. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, Western Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 75 (3): 453-472.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H. y J. B. Jackson. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312: 1806-1809.
- Loya, Y., Sakai, K., Yamazato, K., Nakano, Y. y H. Sambali. 2001. Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecol. Lett.* 4: 122-131.
- Luckhurst, B. E. y K. Luckhurst. 1978. Analysis of the influence of substrate variables in coral reef fish communities. *Mar. Biol.* 49: 317-323.
- Luna-Vargas, I. L. E. 1993. Impacto de la infraestructura turística en Bahías de Huatulco, Oaxaca. Tesis Profesional. Univ. Nal. Autón. Mex. 180 p.
- Macpherson, E. 2002. Large-scale species richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:1715–1720.
- Madrid, V. J., Ruiz, L. A. y B. I. Rosado. 1998. Peces de la plataforma continental de Michoacán y sus relaciones regionales en el pacífico mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 46(2):267-276.
- Magaña-Melgoza, P. y E. Vega-Gonzalez. 1991. Problemática ambiental del desarrollo turístico Bahías de Huatulco, Oax. *Ing. Amb.* 4(12):6-12.
- Margalef, D. R. 1981. *Ecología*. (5ª Ed.) Omega. Barcelona, España. 951pp.
- Margalef, R. 1958. *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. Press. Chicago, 240 pp.
- Mar Palacios, M. y Zapata, F. A. 2011. Sesgos asociados a censos visuales de peces arrecifales en el Pacífico Oriental Tropical: Implicaciones del uso de transectos sencillos o de tamaño mixto, de la experiencia de los buzos y de la estimación de la talla. *Bol. Invemar* 40 (1): 117-138.
- Martin-Smith, K. M. 1993. Abundance of mobile epifauna: the role of habitat complexity and predation by fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 174: 243-260.
- McAllister, D.E. 1988, Environmental, economic and social costs of coral reef destruction in the Philippines. *Galaxea* 7: 161-178.
- McClanahan, T. R. 1994. Kenyan coral reef lagoon fish: effects of fishing, substrate complexity, and sea urchins. *Coral Reefs* 13: 231-241.
- McCormick, M. I. 1994. Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 112: 87-96.
- McCormick, M.I. 1995. Fish feeding on mobile benthic invertebrates: influence of spatial variability in habitat associations. *Mar. Biol.* 12: 627–637.

- Meekan, M. G., Wellington, G. M. y L. Axe. 1999. El Niño-Southern Oscillation events produce checks in the otoliths of coral reef fishes in the Galapagos Archipelago. *Bull. Mar. Sci.* 64, 383–390.
- Mejía, L. S. y J. Garzón-Ferreira. 2000. Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe sur occidental). *Rev. Biol. Trop.* 48 (4): 883-896.
- Mendoza, Mario. Clausura Profepa obras que afectaban el Parque Nacional Huatulco. PLANETA AZUL [en línea]. 2 de febrero de 2011. [fecha de consulta: 15 de abril 2011]. Disponible en: <<http://www.planetaazul.com.mx/site/2011/02/02/clausura-profepa-obras-que-afectaban-al-parque-nacional-huatulco/>>
- Menge, B. A., Lubchenko, J. y L. R. Ashkenas, 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65: 394–405.
- Milazzo, M., Anastasi, I. y T. J. Willis. 2006. Recreational fish feeding affects coastal fish behaviour and increases frequency of predation on damselfish (*Chromis chromis*) nests. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 310: 165-172.
- Moberg, F. y P. Rönnbäck. 2003. Ecosystem services of the tropical seascape: Interactions, substitutions and restoration. *Ocean Coast. Manage.* 46: 27-46.
- Monismith, S. G. 2007. Hydrodynamics of coral reefs, *Annual Review of Fluid Mechanics*, 39: 37-55.
- Montgomery, W. L. y S. D. Gerking. 1980. Marine macroalgae as foods for fishes: an evaluation of potential food quality. *Envir. Biol. Fish.* 5: 143-153.
- Montgomery, L. W. 1980a. Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 47: 9-24.
- Montgomery, L. W. 1980b. The impact of non-selective grazing by the giant blue damselfish, *Microspathodon dorsalis*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 30: 290-303.
- Mora, C. y A.F. Ospina. 2002. Experimental effects of La Niña cold temperatures on the survival of reef fishes from Gorgona Island (Tropical Eastern Pacific). *Mar. Biol.* 141: 789–793.
- Mora C. y D. Robertson. 2005a. Causes of latitudinal gradients in species richness: a test with fishes of the Tropical Eastern Pacific. *Ecology* 86: 1771-1792.
- Mora, C. y D. Robertson. 2005b. Factors shaping the range size frequency distribution of fishes in the Tropical Eastern Pacific. *J. Biog.* 32: 277-286
- Moreno-Sánchez, X.G. 2009. Estructura y organización trófica de la ictiofauna del arrecife de Los Frailes, B.C.S. México. Tesis de Doctorado, CICIMAR, La Paz, B.C.S., México.
- Moreno-Sánchez, X. G., Abitia-Cárdenas, L. A., Escobar-Sánchez, O. y D. S. Palacios-Salgado. 2011. Diet of the corals damselfish *Stegastes rectifraenum* (Teleostei:Pomacentridae) from the rocky reef at Los Frailes, Baja California Sur, México. *Mar. Bio. Rec.* 4(98): 1-5.

- Monreal-Gómez, M. A. y D. A. Salas de León. Dinámica y estructura termohalina, p. 13-26. In: M. Tapia-García (ed.). El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Mumby, P.J. 2006. The impact of exploiting grazers (scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs. *Eco. App.* 16: 747-769.
- Mumby, P.J., Dahlgren, C.P., Harborne A.R., Kappel C.V y F. Micheli. 2006. Fishing, Trophic Cascades, and the Process of Grazing on Coral Reefs. *Science* 311: 98-101.
- Mumby, P.J., Edwards, A. .J., Arias-González, E., Lindeman, K .C. y P. G. Blackwell. 2004. Mangrove enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature*, 427: 533-536.
- Munday, P. L. 2000. Interactions between habitat use and patterns of abundance in coral-dwelling fishes. *Env. Biol. Fishes.* 58: 355-369.
- Munday, P. L. 2002. Does habitat availability determine geographical-scale abundance of coraldwelling fishes. *Coral Reefs.* 21: 105-116.
- Munday, P. L. 2004a. Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Glo. Cha. Biol.* 10:1642-1647.
- Munday, P.L., Dixon, D.L., Donelson, J.M., Jones, G.P., Pratchett, M. S., Devitsina, G.V. y K. B. Doving. 2009. Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish. *Proc.Natl. Acad. Sci.USA* 2009, 106: 1848-1852.
- Munday, P. L., Donelson, J. M., Dixon, D. L. y G.G.K . 2009.. Effects of ocean acidification on the early life history of a tropical marine fish. *Proc.Roy. Soc. London. B Biol. Sci.* 276: 3275-3283.
- Munday, P.L., Jones, G.P., Pratchett, M.S. y A. J. Williams. 2008. Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish and Fisheries* 9 (3): 261-285.
- Munday, P.L., Jones, G.P., Sheaves, M., Williams, A.J. y G. Goby. 2007. Vulnerability of fishes of the Great Barrier Reef to climate change. Pp. 357-391. In: *Climate Change and the Great Barrier Reef.* Johnson, J.E y P.A. Marshall (eds). Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office, Townsville, Qld.
- Munday, P. L., Jones, G. P. y M. J. Caley. 1997. Habitat specialization and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 152: 227-239
- Munk, W. H. y M. C. Sargent. 1954. Adjustment of Bikini Atoll to ocean waves, in Bikini and Nearby Atolls, Marshall Islands, edited, pp. 275-280, Washington, D.C.
- Myers, M. C., Wagner, J. y C. Vaughan. 2011. Long-term comparison of the fish community in a Costa Rican rocky shore marine reserve. *Rev. Biol. Trop.* 59 (1): 233-246.
- Murdoch, W. W. y A. Oaten. 1975. Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.* 9: 1-132.
- Nagelkerken, I., Dorenbosch, M., Ververk, W. C. E. P., Cocheret de la Moriniere, E. y G. van der Velde. 2000. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile

coral reef fishes. Patterns in biotope association and spatial distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 202: 175-192.

- Nagelkerken, I., Kleijen, S., Klop, T., van den Brand, R. A. C. J., Cocheret de la Moriniere, E. y G. van der Velde. 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 214: 225-235.
- Nagelkerken, I., Roberts, C. M., van der Velde, G., Dorenbosch, M., Riel, M. C., Cocheret de la Moriniere, E. y P. H. Nienhuis. 2002. How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244: 299-305.
- Nanami, A., Nishihira, M., Suzuki, T. y H. Yokochi. 2005. Species specific habitat distribution of coral reef fish assemblages in relation to habitat characteristics in an Okinawan coral reef. *Env. Biol. Fish.* 72: 55-65.
- Nanami, A. y M. Nishihira. 2001. Survival rates of juvenile coral reef fishes differ between patchy and continuous habitats. *Bull. Mar. Sci.* 69:1209-1221.
- Nanami, A. y M. Nishihira. 2002. The structures and dynamics of fish communities in an Okinawan coral reef: effects of coral-based habitat structures at sites with rocky and sandy sea bottoms. *Env. Biol. Fish.* 63:353-372.
- Neil, D. T., Orpin, A. R., Ridd, E. V. y B. F. Yu. 2002. Sediment yield and impacts from river catchments to the Great Barrier Reef lagoon. *Mar. Fresh. Res.* 53: 733-752.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. John Wiley and Sons, Inc. New York. 4th edition. 601 pp.
- NOAA National Climatic Data Center, State of the Climate: El Niño/Southern Oscillation for 2009. retrieved on May 1, 2014 from <http://www.ncdc.noaa.gov/sotc/enso/2009>.
- Nunes, V., y G. Pawlak. 2008. Observations of bed roughness of a coral reef, *J. Coastal Res.* 24 (2): 39-50.
- Nyström, M., Folke C., y F. Moberg 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol. Evol.* 15: 413-417.
- Odgen, J. C. y P. S. Lobel. 1978. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Envir. Biol. Fish.* 3:49-63.
- Öhman, M. C. y A. Rajasuriya. 1998. Relationships between habitat structure and fish assemblages on coral and sandstone reefs. *Envir. Biol. Fish.* 53: 19-31.
- Öhman, M. C., Rajasuriya, A. y E. Olafsson. 1997. Reef fishes assemblages in northwestern Sri Lanka: distribution patterns and influence of fishing practices. *Envir. Biol. Fish.* 49: 45-61.
- Olaya-Restrepo, J., Reyes-Nivia, M.C. y A. Rodríguez-Ramírez. 2008. Ensamblajes de peces arrecifales del área de Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 37(1): 111-127.
- Ostrander, G., K. Meyer, E. Knobbe, D. Gerace y E. Scully. 2000. Rapid Transition in the Structure of a Coral Reef Community: The Effects of Coral Bleaching and Physical

Disturbance. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 97 (10): 5297-5302.

- Ormond, R. F., Roberts J. M. y R. Q. Jan. 1996. Behavioural differences in microhabitat use by damselfishes (Pomacentridae): implications for reef fish biodiversity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 202: 85–95.
- Palacios-Salgado, D.S. 2005. Asociaciones de peces en los arrecifes rocosos de la Bahía de Acapulco, Guerrero, México. Tesis de Maestría en Ciencias, Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar, Instituto Politécnico Nacional, 109 pp.
- Palacios-Salgado, D.S., Gutierrez, F.J. y Rojas, A.H. 2004. Asociaciones de peces en los arrecifes rocosos de la Bahía de Acapulco, Guerrero, México. Resúmenes del IX Congreso Nacional de Ictiología, Villahermosa, Tabasco, México. 114 pp.
- Pandolfi, J.M., Bradbury, R.H., Sala, E., Hughes, T.P., Bjorndal, K.A., Cooke, R.G., McArdele, D., McClenachan, L., Newman, M.J.H., Paredes, G., Warner, R.R. y J. B. C. Jackson. 2003. Global trajectories of the longterm decline of coral reef systems. Science 301: 955–958.
- Paredes, G. A. 2000. Reclutamiento de peces de arrecife en Los Islotes, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. UABCS. 52 pp.
- Parrish, F. A. y R. C. Boland. 2004. Habitat and reef-fish assemblages of banks in the Northwestern Hawaiian Islands. Mar. Biol. 144:1065-1073.
- Pérez-España, E. H., Galván. M. F. y C. A. Abitia. 1996. Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del suroeste del Golfo de California, México. Ciencias Marinas. 22(3):273-294.
- Peters, E. C. y M. E. Q. Pilson. 1985. A comparative study of the effects of sedimentation on symbiotic and asymbiotic colonies of the coral *Astrangia danae* Milne Edwards and Hime 1849. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 92: 215-230.
- Pielou, E. C. 1977. Mathematical Ecology. Wiley. New York. 385 p.
- Pielou, E. C. 1984. The interpretation of ecological data. A primer on clasification and ordination. Wiley. New York. 145 pp.
- Piniak, G.A. y E. K. Brown. 2008. Growth and mortality of coral transplants (*Pocillopora damicornis*) along a range of sediment influence in Maui, Hawaii. Pac. Sci. 62, 39-55.
- Plaisance, L., Caley, M. J., Brainard, R.E. y N. Knowlton, 2011. The diversity of coral reefs: What are we missing?. PLoS ONE 6(10): e25026.
- Polovina, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. I. The ECOPATH model and its application to french Frigate Shoals. Coral Reefs 3:1-11.
- Pratchett, M.S., Marnane, M.J., Berumen, M. L., Eagle, J. E. y D. J. Pratchett. 2008b. Habitat associations of juvenile versus adult butterflyfishes. Coral Reefs 27: 541-551
- Pratchett, M.S., Munday, P.L. y S. K. Wilson. 2009. Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes: ecological and economic consequences. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 46: 251-296.

- Pratchett, M.S., Wilson, S.K., Graham, N.A.J., Munday, P.L., Jones, G.P. y N. V. C. Polunin. 2008. Multiscale temporal effects of climate-induced coral bleaching on motile reef organisms. Pp. 257-289. In: *Coral Bleaching: Patterns and Processes, Causes and Consequences*, M. van Oppen y J.M. Lough (eds). New York: Springer.
- Pratchett, M.S., Wilson, S.K. y A. H. Baird. 2006. Declines in the abundance of Chaetodon butterflyfishes (Chaetodontidae) following extensive coral depletion. *J. Fish Biol.* 69: 1269-1280.
- Price, S. A., Holzman, R., Near, T. J. y P. C. Wainwright, 2011. Coral reefs promote the evolution of morphological diversity and ecological novelty in labrid fishes. *Ecol. Lett.* 14: 462-469.
- Pringle, C. M. 2000. River conservation in tropical versus temperature latitudes. Pp. 371-384. In: *Global Perspectives on River Conservation: Science, Policy and Practice*. Boon, P. J., Davies, B. R. y G. E. Petts (eds). John Wiley & Sons, LTD.
- PROFEPA. Clausura la Profepa obras que afectaban el Parque Nacional Huatulco. PROFEPA [en línea]. 28 de enero de 2011. [fecha de consulta: 30 de marzo 2011]. Disponible en: http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/v/3536/1/mx/clausura_la_profepa_obras_que_afectaban_el_parque_nacional_huatulco.html.
- Purkis, S. J., Graham, A. J. y B. E. Riegel. 2008. Predictability of reef fish diversity and abundance using remote sensing data in Diego Garcia (Chagos Archipelago). *Coral Reefs* 27: 167-178.
- Ramírez-Gutiérrez, J. M., Tapia-García, M., Ramos-Santiago, E. y R. Ulloa 2007. Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, Mexico. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 80 (4): 419-430.
- Ramos-Santiago, E. 2004. Estructura de la comunidad de peces en la Bahía La Entrega, Huatulco, Oaxaca. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México. 119 p.
- Rawlins, B. G., Ferguson, A. J., Chilton, P. J., Arthursons, R. S., y J. G. Grees. 1998. Review of agricultural pollution in the Caribbean with particular emphasis on small island developing states. *Mar. Poll. Bull.* 36: 658-668.
- Reaka-Kudla, M. L. 1997. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. Pp. 83-108. In: 'Biodiversity II: Understanding and Protecting our Biological Resources'. Reaka-Kudla, M. L., Wilson, D. E. y E. O. Wilson. (eds).
- Reaser, J. K., Pomerance, R. y P. O. Thomas. 2000. Coral bleaching and global climate change: scientific findings and policy recommendations. *Conserv. Biol.* 14: 1500-1511.
- Reyes-Bonilla, H. 2001. Effects of the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation on coral communities of the Gulf of California. *Bull. Mar. Sci.* 69: 251- 266.
- Reyes-Bonilla, H. y G. E. Leyte-Morales. 1998. Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 46: 679-681.
- Reyes-Bonilla, H. y L. Calderón-Aguilera. 1999. Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol.* 20 (3-4): 347-357

- Reyes-Bonilla, H. y R. A. López-Pérez. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México, *Cien. Mar.* 24:211-224.
- Richmond, R. H., Rongo, T., Golbuu, Y., Victor, S., Idechong, N., Davis, G., Kostka, W., Neth, L., Hamnett, M. y E. Wolanski. 2007. Watersheds and coral reefs: Conservation science, policy, and implementation. *Bioscience* 57:598-607.
- Riegl, B. M., Charles, R., Sheppard, C. y Purkis, S. J. 2012. Human Impact on Atolls Leads to Coral Loss and Community Homogenisation: A Modeling Study. *PLoS ONE* 7(6): 1-11.
- Riegl, B. M., Heine, C. y G. M. Branch. 1996. The function of funnel-shaped coral-growth in a high-sedimentation environment. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 145: 87-94.
- Richmond, R. H. 1993. Coral reefs: present problems and future concerns resulting from anthropogenic disturbance. *Amer. Zool.* 33: 524-536.
- Riegl, B. y G. M. Branch. 1995. Effects of sediment on the energy budgets of four scleractinian (Bourne 1900) and five alcyonacean (Lamouroux 1816) corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 186: 259-275.
- Riegl, B. y J. P. Bloomer. 1995. Tissue damage in hard and soft corals due to experimental exposure to sedimentation. Pp. 51-63. In: *Proceedings 1st European Regional Meeting ISKS, Vienna. Beitrage zur Palaeontologie von Oesterreich.*
- Riegl, B. y S. J. Purkis. 2009. Model of coral population response to accelerated bleaching and mass mortality in a changing climate. *Ecol. Modell.* 220: 192-208.
- Riegl, B. y W. E. Piller. 1999. Coral frameworks revisited: reefs and coral carpets in the Red Sea. *Coral Reefs* 18: 241-254.
- Risk, M. J., 1972. Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Res. Bull.* 153: 1-6.
- Robertson, D. R. 1982. Fish feces as fish food on a Pacific coral reef. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 7: 253-265.
- Robertson, D. R. 1996. Interspecific competition controls abundance and habitat of territorial Caribbean damselfishes. *Ecology* 77: 885-889.
- Robertson, D.R., Grove, J. S. y J. E. McCosker. 2004. Tropical transpacific shorefishes. *Pac. Sci.* 58: 507-565.
- Robertson, D. R. y G. R. Allen. 2008. Shorefishes of the tropical eastern Pacific online information system. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa (www.stri.org/sftep)
- Robertson, D.R. y K.L. Cramer. 2009. Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 380: 1-17.
- Roberts, C. M. y R. F. G. Ormond. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 41: 1-8.
- Robbins, B. D. y S. S. Bell. 1994. Seagrass landscapes: A terrestrial approach to the marine subtidal environment. *Trends Ecol. Evol.* 9 (8): 301-304.

- Rocha, L. A. y B. W. Bowen. 2008. Speciation in coral-reef fishes. *J. Fish. Biol.* 72: 1101-1121.
- Rodríguez-Romero, J. 2002. Análisis ecológico de la comunidad de peces de la isla Espíritu Santo y la montaña submarina de el bajo Espíritu Santo en el Sur del Golfo de California, México. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Nayarit. Posgrado Interinstitucional en Ciencias Pecuarias. 113pp.
- Rodríguez-Sánchez, E. O. 2006. Interpretación Oceanográfica de una zona costera de México usando Imágenes de Satélite de la Temperatura de la Superficie del Mar. Informe final de servicio social. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México. 17 p.
- Rogers, C. S. 1979. The effect of shading on coral reef structure and function. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 41: 269-288.
- Rogers, C. S. 1983. Sublethal and lethal effects of sediments applied to common Caribbean reef corals in the field. *Mar. Poll. Bull.* 14: 378-382.
- Rogers, C. S. 1990. Responses of coral reef and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 62: 185-202.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Romero-Ponce. R. C. 2002. Estructura comunitaria de peces asociados a cabezas de coral en cuatro localidades de Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. UABCS. 97 pp.
- Rosenblatt, R. H. 1967. The zoogeographic relationships of the marine shore fishes of tropical America. *Stud Trop Oceanogr* 5:579-592.
- Rosenzweig, M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *J. Mammal.* 73: 715-730.
- Ruitton, S., Francour, P. y C. F. Boudouresque. 2000. Relationships between algae, benthic herbivorous invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). *Estuar. Coast Shelf. Sci.* 50 (2): 217-230.
- Russell, B. C. y G. R. V. Anderson. 1978. Coral reef fish communities: unstable, high-diversity systems?. *Ecol. Monogr.* 48(4): 425-440.
- Ryan, K.E., Walsh, J.P., Corbett, D.R. y A. Winter. 2008. A record of recent change in terrestrial sedimentation in a coral-reef environment, La Parguera, Puerto Rico: A response to coastal development?. *Mar. Pollut. Bull.* 56: 1177-1183.
- Salas, E. y J. J. Alvarado. 2008. Lista de peces costeros del Parque Nacional Marino Ballena, Costa Rica, con anotaciones sobre su ecología. *Brenesia* 69: 43-58.
- Saldívar-Lucio, R. y H. Reyes-Bonilla. 2011. Monitoreo de la ictiofauna usando grupos taxonómicos superiores en el Parque Nacional Cabo Pulmo, México. *Rev. Biol. Trop.* 59 (2): 871-885.
- Sale, P. F. 1977a. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Am. Nat.* 111: 337-359.

- Sale, P. F. 1978. Coexistence of coral reef fishes - A lottery for living space. *Environ. Biol. Fishes* 3:85-102.
- Sale, F. P. 1979. Recruitment, loss and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes. *Oecologia*. 42: 159-177.
- Sale, P. F. 1980. The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol.* 18:367- 421.
- Sale, P. F. 1985. Patterns of recruitment in coral reef fishes. *Proc. Int. Coral Reef Congr.*, 5th 5:391-396.
- Sale, P.F. 1991a. Habitat structure and recruitment in coral reef fishes. Pp: 197-210. In: *Habitat Structure, the Physical Arrangement of Objects in Space*. Bell, S. S., McCoy, E. D., Mushinsky, H. R. (eds). London: Chapman & Hall.
- Sale, P.F. 1991b. Reef fish communities: open nonequilibrium systems. Pp. 564-598. In: *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Sale, P. F. (ed). Academic Press, San Diego, CA
- Sale, P. F. 1997. Visual census of Fishes. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, Panamá, 2: 1435-1440.
- Sale, P.F. 2002. *Dynamics and diversity in a complex ecosystem* (Ed. Sale, P.F.) Academic Press, San Diego, USA.
- Sale, P.F., Guy, J.A. y W. J. Steel. 1994. Ecological structure of assemblages of coral reef fishes on isolated patch reefs. *Oecologia* 98: 83-99.
- Sale, F. P. y B. J. Sharp. 1983. Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fish. *Coral Reefs* 2: 37-42.
- Sale, P.F. y R. Dybdahl. 1975. Determinants of community structure for coral reef fishes at settlement. *Ecology* 56: 1343-1355.
- Sale, F. P. y W. A. Douglas. 1984. Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reef and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*. 65 (2): 409-422.
- Sano, M. 1991. Patterns of habitat and food utilization in two coral reef sandperches (Mugiloididae): competitive or no-competitive coexistence? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 140: 209-223.
- Sano, M. 2000. Stability of reef fishes assemblages: responses to coral recovery after catastrophic predation by *Acanthaster planci*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 198: 121-130.
- Sano, M. 2004. Short-term effects of a mass coral bleaching event on a reef fish assemblage at Iriomote Island, Jap. *Fish. Sci.* 70: 41-46.
- Sano, M., M. Shimizu y Nose, 1987. Long-term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Iriomote Island, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: 191-199.
- Samoilys, M. A. 1997. *Manual for assessing fish stocks on Pacific coral reefs*. Department of Primary Industries, Brisbane, Australia. 75 p.

- Samoily, M. A. y G. Carlos. 2000. Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environ. Biol. Fish.* 57:289-304.
- Sebens, K. P. 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. Pp. 211-234. In: Bell, S. S., McCoy, E. D., Mushinsky, H. R. (eds.), *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman y Hall, New York.
- Shannon, C. E. y W. Wiener. 1963. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois. 117 pp.
- Shashar, N., Kinane, S., Jokiel, P. L. y M. R. Patterson (1996), Hydromechanical boundary layers over a coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* 199(1): 17-28.
- Sheppard, C. R., Dixon, D.J., Gourlay, M., Sheppard A. y R. Payet. 2005. Coral mortality increases wave energy reaching shores protected by reef flats: Examples from the Seychelles. *Estuar. Coast Shelf. Sci.* 64: 223-234.
- Sheppard, C. R. C., Spalding, M., Bradshaw, C. y S. Wilson. 2002 Erosion vs. recovery of coral reefs after 1998 El niño: Chagos reefs, Indian Ocean. *Ambio* 31: 40-48.
- Shibuno, T., Hashimoto, K., Abe, O. y Y. Takada. 1999. Short-term changes in structure of a fish community following coral bleaching at Ishigaki Island, Japan. *Galaxea* 1: 51-58.
- Shumway, C. A., Hofmann, H. A. y A. P. Dobberfuhl. 2007. Quantifying habitat complexity in aquatic ecosystems. *Fresh. Biol.* 52: 1065-1076.
- Siqueiros-Beltrones, D.A. 2005. Una paradoja sobre uniformidad Vs. orden y estabilidad en la medida de la diversidad de especies según la teoría de la información. *Ludus Vitalis* 24: 83-92.
- Small, A.M., Adey, W.H. y D. Spoon. 1998. Are current estimates of coral reef biodiversity too low? The view through the window of a microcosm. *Atoll Res. Bull.* 458: 1–20.
- Smith, C.L. 1978. Coral reef fish communities: A compromise view. *Env. Biol. Fish.* 3(1): 109-128
- Smith, C.L., y J. C. Tyler. 1972. Space resource sharing in a coral reef fish community. *Bull. Nat. His. Mus. Los Angeles, Sei. Bull.* 14: 125-170.
- Smith, S.V. y R. W. Buddemeier. 1992. Global change and coral reef ecosystems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 23: 89-118.
- Soberón, J. M. y J. L. Lorente . 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Cons. Biol.* 7 (3):480-488.
- Solís-Gil, C. y M. C. Jiménez-Quiroz. 2006. Estructura de la comunidad de peces de arrecife de Bahía de Banderas, México . Pp 166-173. In: *Los Recursos Pesqueros y Acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. Jiménez-Quiroz, M. C. , Espino-Barr, E. (eds.). SAGARPA, INP. México.
- Sorauf, J.E. y P. J. Harries. 2010. Morphological variation in *Manicina areolata* (Cnidaria: Scleractinia) from the Pleistocene of South Florida. *J. Paleo.* 84: 505-517.
- Sorokin, I. Y. 1995. *Coral Reef Ecology*. Springer, New York. 465 p.

- Spalding, M.D. y G. E. Jarvis. 2002. The impact of the 1998 coral mortality on reef fish communities in the Seychelles. *Mar. Pollut. Bull.* 44: 309-321.
- Springer, V. G. 1959. Systematics and zoogeography of the clinid fishes of the subtribe Labrisomini Hubbs. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas* 5:417-492.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Ame. Natu.* 133:240-256.
- Stephens, J.S. 1963. A revised classification of the blennioid fishes of the American family Chaenopsidae., *Univ. Calif. Pubs. Zool.* 68:1-165.
- Stier, A. C. y C. W. Osenberg. 2010. Propagule redirection: Habitat availability reduces colonization and increases recruitment in reef fishes. *Ecology* 91: 2826-2832.
- Sutton, M. 1985. Patterns of spacing in a coral reef fish in two habitats on the Great Barrier Reef. *Anim. Behav.* 33: 1322-1337.
- Syms, C. 1998. Disturbance and the structure of coral reef fish communities on the reef slope. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* 230: 151-167.
- Syms, C. y G. P. Jones. 2000. Disturbance, habitat structure, and the dynamics of coral reef fish community. *Ecology* 81(10): 2714-2729.
- Syvitski, J. P. M., Vorosmarty, C. J., Kettner, A. J. y P. Green. 2005. Impact of humans on the flux of terrestrial sediment to the global coastal ocean. *Science* 308:376-380.
- Sweatman, H.P.A. 1985. The influence of adults of some coral reef fishes on larval recruitment. *Ecol. Mon.* 55(4): 469-485.
- Talbot, F. H. 1965. A description of the coral structure of Tutia Reef (Tanganyika Territory, East Africa), and its fish fauna. *Proc. Zool. Soc. London* 145: 431-470.
- Talbot, F. H. y G. Anderson. 1978. Characteristics of marine fish communities of the Greater Barrier Reef region, and implications for management.. G.B.R.M.P.A.; Townsville (Australia). p. 292-303.
- Tapia-García, M. 1998. Evaluación ecológica de la ictiofauna demersal. p. 129-148. In: Tapia-García, M. (ed.). *El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos.* Universidad Autónoma Metropolitana, México. 240 p.
- Tapia-García, M., García-Abad, A., Carranza-Edwards y F. Vázquez-Gutiérrez. 2007a. Environmental characterization of the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofis. Int.* 46 (4): 249-260.
- Tapia-García, M., Stender, K. y L. G. Juárez-Hernández. 2007b. Guía de identificación de los corales pétreos de las Bahías de Huatulco. Colección "Manuales de Identidad de la CONANP". CONANP-SEMARNAT, México. 12p.
- Tapia-García, M. y L. G. Juárez-Hernández. 2006. Composición taxonómica, distribución y abundancia de las comunidades de peces de la zona costera de México: bahías del Parque Nacional Huatulco, Oaxaca. Informe final. UAMI/CBS. Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa, México, D. F. 69 p.

- Thomson, D.A., Findley, L.T. y A.N. Kerstitch. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortez University of Texas Press. 353 pp.
- Thresher, R. E. 1983a. Habitat effects on reproductive success in the coral reef fish, *Acanthochromis polyacanthus* (Pomacentridae). Ecology, 64, 1184-1199.
- Thresher, R. E. 1983b. Environmental correlates of the distribution of planctivorous fishes in the One Tree Reef lagoon. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10, 137-145.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. y D. Swackhamer. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. Science 292: 281-284.
- Tolimieri, N. 1998a. Effects of substrata, resident conspecifics and damselfish on the settlement and recruitment of the stoplight parrotfish, *Sparisoma viride*. Environ. Biol. Fish. 53:393-404.
- Tolimieri, N. 1998b. The relationship among microhabitat characteristics, recruitment and adult abundance in the stoplight parrotfish, *Sparisoma viride*, at three spatial scales. Bull. Mar. Sci. 62:253-268.
- Tolimieri, N. 1995. Effects of microhabitat characteristics on the settlement and recruitment of a coral reef fish at two spatial scales. Oecologia 102: 52-63.
- Tokeshi, M. y S. Arakaki. 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. Hydrobiologia 685:27-47.
- Trasviña, A. 1991. Offshore wind forcing in a coastal ocean: observations and modeling of the Gulf of Tehuantepec, México. Ph.D. Thesis, Bangor, Inglaterra.
- Trasviña, A., Lluch-Cota, D. A., Filonov E. y A. Gallegos. 1999. Oceanografía y El Niño. In: Magaña, V.O. (Editor): Los Impactos de El Niño en México. Dirección General de Protección Civil. Secretaría de Gobernación (México): 69-102 pp.
- Trasviña, A. y E. D. Barton. 1997. Los "Nortes" del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento, Pp. 25-46. In: Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Lavin, F. (ed.). Unión Geofísica Mexicana, Monografía No. 3.
- Trasviña A. y E. D. Barton. 2008. Summer circulation in the Mexican tropical Pacific. Deep-Sea Research. 55: 587-607.
- Tratalos, J.A. y T. J. Austin, 2001. Impacts of recreational SCUBA diving on coral communities of the Caribbean island of Grand Cayman. Biol. Cons. 102: 67-75.
- Trujillo-Millán, O. 2003. Reclutamiento de peces de arrecife en Isla Cerralvo y Punta Perico, B.C.S., México. Tesis de Maestría, CICIMAR, La Paz B.C.S. 84 pp.
- Trujillo-Ruiz, F. 2010. BOLETÍN INFORMATIVO 6/2009 SOBRE LA EVOLUCIÓN DE CONDICIONES "EL NIÑO" 2009-2010. SERVICIO NACIONAL DE METEOROLOGÍA E HIDROLOGÍA PROYECTO BOL/59514. Recuperado de: http://www.senamhi.gob.bo/meteorologia/enso/2009/N7_ENSO_diciembre_2009.
- Turok, M. y J. Acevedo. 2000. Protection of the colorful Mixteca and Nahoá indigenous dye traditions in Mexico: the saga of the *Plicopurpura pansa* snail. pp. 131-157. In: Use of

incentive measures for conservation and sustainable use of biological diversity. The Hague: United Nations Environmental Program (UNEP).

- Valdés-Muñoz, E. y A. D. Mocheck. 1994. Estructura etológica de las comunidades de peces. Pp. 142-162. In: Ecología de los peces marinos de Cuba. Claro, R. (ed). Instituto de Oceanología y CIQRO. México.
- Vargas-Angel, B., Riegl, B., Gilliam, D. y R. E. Dodge. 2006. An experimental histopathological rating scale of sediment stress in the Caribbean coral *Montastraea cavernosa*. In: Proceedings Tenth International Coral Reef Symposium, Okinawa, pp. 1168–1173.
- Vélez-Ascencio, Octavio. Profepa sanciona con \$600 mil a Fonatur por anomalías en andador de Huatulco. La Jornada [en línea]. 14 de febrero de 2009. [fecha de consulta: 15 Junio 2009]. Disponible en: <http://www.jornada.unam.mx/2009/02/14/index.php?section=estados&article=025n2es>.
- Villareal- Cavazos, A. .1988. Distribución y diversidad de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, B.C.S. Tesis de Licenciatura. UABCS, La Paz, B.C.S., México. 144 pp.
- Villareal-Cavazos, A., Reyes-Bonilla, H., Bermúdez-Almada, B. y A. Arizpe-Covarrubias. 2000. Los peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, México: Lista sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. Rev. Biol. Trop. 48(2-3): 413-424.
- Villegas-Sánchez, C. A. 2004. Ictiofauna de Arrecifes Rocosos en la Isla San José, B.C.S., México. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S., México. 84 pp.
- Villegas-Sánchez, C. A., Abitia-Cárdenas, L. A., Gutiérrez-Sánchez, F. J. y F. Galvan-Magaña. 2009. Rocky-reef fish assemblage at San José, México. Rev. Mex. Biodiv. 80: 169-189.
- Walker, B. K., Jordan, L. K. B. y R. E. Spieler. 2009. Relationship of reef assemblages and topographic complexity on southeastern Florida coral reef habitats. J. Coast. Res. 53: 39-48.
- Walker, B. W. 1966. The origins and affinities of the Galapagos shorefishes. In: Bowman RI (ed) The Galapagos. University of California Press, Berkeley, p 172–174
- Walker, S.P.W., Ryen, C.A. y M. I. McCormick. 2007. Rapid larval growth promotes sex change and growth acceleration in a protogynous hermaphrodite, *Paraperis snyderi*. J. Fish Biol. 71: 1347-1357.
- Walling, D. E. 1997. The response of sediment yields to environmental change. Pp 77-89. In. Human Impact on Erosion and Sedimentation. Walling, D. E. y J. Probst (ed).. IAHS Publication.
- Warner, R. R. y T. P. Hughes. 1988. The population dynamics of reef fishes. Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium. 1, 149-155.
- Weil, E. 2003. Coral and coral reefs of Venezuela. In: Latin American Coral Reefs, ed. J. L. Cortés, 303-330. Amsterdam: Elsevier
- Wenger, A.S., Johansen, J.L. y G. P. Jones. 2011. Suspended sediment impairs habitat choice and chemosensory discrimination in two coral reef fishes. Coral Reefs 30: 879-887.

- West, J.M. y R. V. Salm. 2003. Resistance and resilience to coral bleaching: implications for coral reef conservation and management. *Conserv. Biol.* 17: 956-967.
- Whittingham, E., Campbell, J. y P. Townsley. 2003. Poverty and reefs. DFID-IMM IOC/UNESCO, Paris, France.
- Wilkinson, B. H. y B. J. McElroy. 2007. The impact of humans on continental erosion and sedimentation. *Geological Society of America Bulletin* 119:140-156.
- Williams, D. McB. 1982. Patterns in the distribution of fish communities across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 1: 35-43.
- Williams, D. McB. 1986. Temporal variation in the structure of reef slope fish communities (central Great Barrier Reef): short term effects of *Acanthaster planci* infestation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28:157-164.
- Williams, E.H. y L. Bunkley-Williams. 1990. The world-wide coral reef bleaching cycle and related sources of coral mortality. *Atoll Res. Bull.* 335: 1-71.
- Williams, I. D., Walsh, W. J., Tissot, B. N. y L. E. Hallacher. 2006. Impact of observers' experience level on counts of fishes in underwater visual surveys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 310: 185-191.
- Wilkinson, C. R., editor. 2002. Status of coral reefs of the world: 2002. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia.
- Wilson, S.K., Graham, N.A.J., Pratchett, M.S., Jones, G.P. y N. V. C. Polunin. 2006. Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: are reef fishes at risk or resilient? *Glob. Chan. Bio.* 12: 2220-2234.
- Wilson, S.K., Graham N.A.J. y N. V. C. Polunin. 2007. Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Mar. Biol.* 151: 1069-1076.
- Wolanski, E., Martinez, J. A., Richmond, R. H. 2009. Quantifying the impact of watershed urbanization on a coral reef: Maunalua Bay, Hawaii. *Estuar. Coast Shelf. Sci.* 84: 259-268.
- Wolanski, E., Fabricius, K., Cooper, T. y C. Humphrey. 2008. Wet season fine sediment dynamics on the inner shelf of the Great Barrier Reef. *Estuar. Coast Shelf. Sci.* 77: 755-762.
- Wyrski, K. 1967. Circulation and water mass of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Int. J. Oceanol. Limnol.* 1: 117-147.
- Zakai, D., Levy, O. y N. E., Chadwick-Furman. 2000. Experimental fragmentation reduces sexual reproductive output by the reef building coral *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs* 19: 185-188.
- Zapata, F. y D. R. Robertson. 2006. How many shore-fish species are there in the tropical eastern Pacific. *J. Biog.* 34:38-51.
- Zawada, D. G., Piniak, G. A. y C. J. Hearn. 2006. Topographic complexity and roughness of a tropical benthic seascape. *Geophys. Res. Lett.* 37: L14604.

- Zawada, D. G. y J. E. Brock. 2009. A multiscale analysis of coral reef topographic complexity using lidar-derived bathymetry. *J. Coast. Res. Sic.* 53: 6-15.



Estructura de las comunidades de peces de las bahías Maguey y Cacaluta, Huatulco, Oaxaca

Structure of fish communities in Maguey and Cacaluta bays, Huatulco, Oaxaca

Luis G. Juárez-Hernández^{1✉}, Margarito Tapia-García² y Brian Luna-Monsivais²

¹División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, 09340 México, D. F., México.

²Departamento de Hidrobiología. Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, 09340 México, D. F., México.

✉ GIBBUAREZ@gmail.com

Resumen. En este estudio se describe la composición y estructura de las comunidades de peces de las bahías Maguey y Cacaluta. La caracterización de la ictiofauna se realizó a través de censos visuales por transectos, los cuales se efectuaron en febrero, abril y julio de 2004. En ambas localidades se censaron 2 874 individuos, pertenecientes a 42 especies. Las familias mejor representadas fueron Pomacentridae y Labridae. *Thalassoma lucasanum*, *Chromis atrilobata*, *Stegastes acapulcoensis* y *Microspathodon dorsalis* fueron las especies dominantes. La composición, riqueza de especies, abundancia, diversidad y dominancia presentó una marcada diferenciación espacial, lo que permitió distinguir 3 componentes ícticos en cada localidad: el componente arenoso, rocoso y coralino. El componente coralino se caracterizó por registrar la mayor riqueza de especies, abundancia y diversidad, lo cual es resultado de la alta complejidad estructural de los ambientes que lo integraron. El componente arenoso se caracterizó por presentar la mayor dominancia. La mayor abundancia se registró en la época de secas, determinada principalmente por el incremento en la abundancia de *C. atrilobata* y *T. lucasanum*. La mayor riqueza de especies y diversidad se presentaron en la época de lluvias, probablemente como resultado de las altas temperaturas y alta producción de los procesos costeros regionales.

Palabras clave: Parque Nacional Huatulco, ictiofauna, censos visuales, diversidad, componentes ícticos, *Chromis atrilobata*.

Abstract. This study describes the composition and structure of the fish communities in Maguey and Cacaluta Bays. Ichthyofauna was characterized using transect visual census in February, April and July of 2004. A census was taken in both localities of 2 874 individuals belonging to 42 species. Pomacentridae and Labridae were the families that were most represented. *Thalassoma lucasanum*, *Chromis atrilobata*, *Stegastes acapulcoensis* and *Microspathodon dorsalis* were the dominant species. Composition, species richness, abundance, diversity and dominance presented notable spatial differentiation, making it possible to distinguish 3 ictic components in each locality: sandy, rocky and coralline. The coralline component registered the greatest species richness, abundance and diversity due to the high structural complexity of its environment. The sandy component presented the greatest dominance. The dry seasons presented the greatest abundance, primarily determined by the increase in the abundance of *C. atrilobata* and *T. lucasanum*. The greatest species richness and diversity was present during rainy seasons, likely due to high temperatures and high production associated with regional coastal processes.

Key words: Huatulco National Park, ichthyofauna, visual census, diversity, ictic components, *Chromis atrilobata*.

Introducción

Los arrecifes coralinos han sido considerados como uno de los ecosistemas más diversos del planeta, en los cuales se estima que existen de 600 000 a 9 millones de especies (Reaka-Kudla, 1997; Small et al., 1998), entre los

que destaca el grupo de los peces como uno de los más diversos, ya que alrededor de 6 000 a 8 000 especies de peces habitan y dependen de estos ecosistemas (Moberg y Rönnbäck, 2003; Mumby et al., 2004).

La alta diversidad de peces en estos sistemas es a menudo explicada bajo el contexto de los numerosos microhábitats y refugios que proporcionan, los cuales son resultado de la complejidad estructural característica de estos ecosistemas (Bell et al., 1991; Sebens, 1991;

Friendlander y Parrish, 1998; Bellwood y Wainwright, 2002). La complejidad estructural está conformada por diversos atributos, de entre los que destacan la cobertura coralina y rugosidad. Estos atributos han mostrado influencia directa en la determinación de la abundancia y riqueza de especies de la ictiofauna (Bell y Galzin, 1984; Sano et al., 1987; Beukers y Jones, 1997; Lewis, 1997; Lirman, 1999; Garpe y Öhman, 2003; Nanami et al., 2005; Brokovich et al., 2006).

En el Pacífico mexicano, las principales formaciones coralinas se localizan en las islas Revillagigedo, bahía de Banderas, cabo Pulmo y bahías de Huatulco (Calderón et al., 2009), y se consideran a estas últimas de relevancia en el ámbito nacional por la alta riqueza de especies coralinas (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004) y especies de peces (Tapia-García et al., 2006; López-Pérez et al., 2010). En este contexto, la ictiofauna de la región ha sido poco estudiada, destacando localidades como las bahías Maguey, Órgano y Violín por no existir información respecto a la estructura de la comunidad.

Las bahías Maguey y Cacaluta se ubican dentro del Parque Nacional Huatulco y forman parte de un área marina prioritaria de acuerdo con la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Con base en esta designación se favorece la realización de actividades científicas, educativas y de recreo, compatibles con la conservación de los elementos naturales que alberga; sin embargo, esta designación multiusos a menudo incorpora componentes recreacionales y turísticos que representan un riesgo para este parque, lo que se ha manifestado en problemas de la calidad ambiental (Magaña-Melgoza y Vega-González, 1991; Luna-Vargas, 1993), degradación (López-Pérez et al., 2002) y deterioro sobre las comunidades coralinas (Conanp, 2003).

Ante la carencia de información referente a la estructura de la comunidad de peces y su relevancia en la dinámica del ecosistema, se planteó como objetivo principal establecer la estructura de la comunidad de peces con base en la composición de especies, diversidad y abundancia en las bahías Maguey y Cacaluta.

Materiales y métodos

Las bahías Maguey y Cacaluta se encuentran integradas en el complejo denominado "Bahías de Huatulco", el cual se localiza en la costa de Oaxaca entre los paralelos 15°40'48" y 15°45'36" N, 96°14'24" y 96°07'13" O, entre Puerto Ángel y el río Copalita (Conanp, 2003) (Fig. 1). La cobertura coralina del complejo es de aproximadamente de 45.9 hectáreas, está compuesta de 17 arrecifes bordeantes y se reportan 16 especies de corales hermatípicos (Glynn

y Leyte-Morales, 1997; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004; Tapia-García et al., 2007a). Todas las formaciones coralinas corresponden a la clasificación de arrecifes bordeantes o de franja.

El clima en la región es de tipo cálido subhúmedo con lluvias en verano, y se observan 2 épocas climáticas bien marcadas: la de secas (noviembre-abril) y la de lluvias (mayo-octubre). De octubre a abril se presenta una surgencia eólica en la parte central del golfo de Tehuantepec, lo que determina una variación de la temperatura superficial del agua de mar entre 18 y 25° C, y de mayo a octubre domina la corriente costera de Costa Rica, la cual determina temperaturas superiores a los 24° C (Tapia-García et al., 2007b).

La caracterización de la comunidad de peces se realizó a través de la técnica de censos visuales (Sale, 1980; Brock, 1982; Buckley y Hueckel, 1989), por medio de transectos de una longitud de 10 m. La elección de este método fue determinada por su carácter no destructivo, aunado a que proporciona descripciones cualitativas y cuantitativas de la estructura íctica (Ackerman y Bellwood, 2000; Chávez-Comparan y Macías Zamora, 2006). En cada bahía se ubicaron los transectos de acuerdo con los ambientes observados; arenoso, rocoso, coralino y mixtos; ya establecidos se procedió a obtener su ubicación geográfica mediante la utilización de un geoposicionador satelital Garmin modelo e-Trex Legend. Posterior a la colocación del transecto se colocaron 2 buzos, 1 de cada lado del transecto a una distancia de 2.5 m entre transecto y buzo, y aproximadamente se consideró un campo de visión de otros 2.5 m de distancia del lado opuesto del transecto, cubriendo un total de 100 m², en un tiempo no mayor a 5 minutos. Dos observadores, previamente entrenados, de acuerdo con lo propuesto por Sale y Douglas (1981) y Sale y Sharp (1983), realizaron el registro de las especies presentes, número de individuos por especie y observaciones generales; como tipo de sustrato, profundidad e incidencia del oleaje; con el objetivo de obtener una caracterización general de cada punto de muestreo, la cual fue información base para la denominación de los ambientes muestreados. Los censos se efectuaron en febrero y abril, época de secas, así como en julio, época de lluvias, del 2004. Los transectos en bahía Cacaluta se distribuyeron de la siguiente forma: ambiente rocoso (T1), ambiente coralino (T2, T3 y T4) y ambiente arenoso (T5) (Fig. 1). En Maguey, se distribuyeron en ambiente rocoso (T1), ambiente rocoso-coralino (T2), ambiente coralino (T4), ambiente coralino-rocoso (T5) y arenoso (T3) (Fig. 1). Al finalizar cada censo se repitió nuevamente el recorrido de forma detallada en el transecto para la búsqueda de especies crípticas, y de la misma forma se realizó una paneo con una videocámara Sony modelo TRV950, como

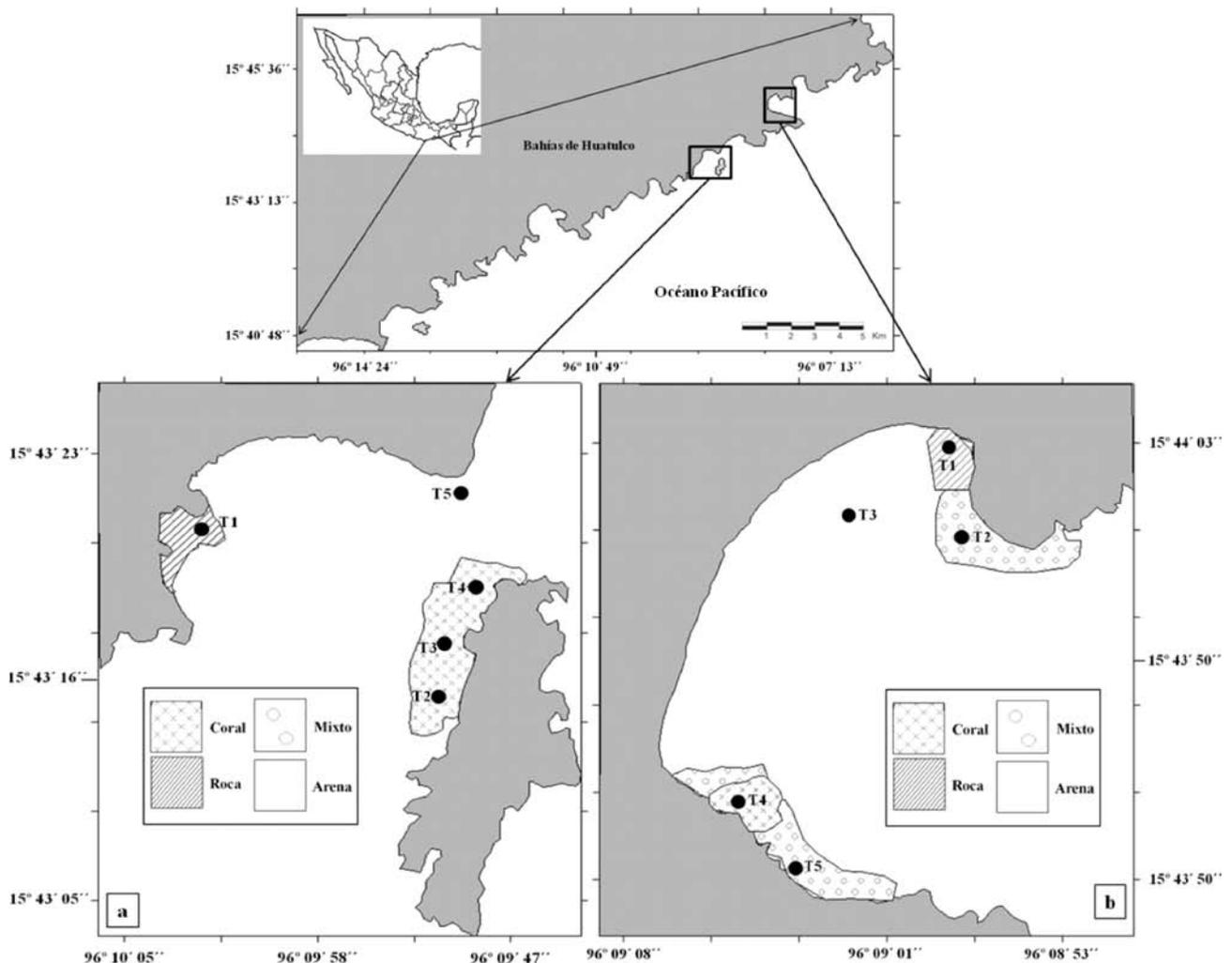


Figura 1. Localización geográfica de las bahías Cacaluta (a) y Maguay (b), y distribución de los puntos de muestreo. Cacaluta: ambiente rocoso (T1), ambiente coralino (T2, T3 y T4) y ambiente arenoso (T5). Maguay: ambiente rocoso (T1), ambiente rocoso-coralino (T2), ambiente coralino (T4) y ambiente coralino-rocoso (T5) y arenoso (T3).

respaldo a las observaciones realizadas. Las especies que implicaban algún problema para su identificación fueron fotografiadas con una cámara digital Canon modelo Power Shot G10. Ambos archivos, videos y fotos, constituyen parte de la colección digital de especies del laboratorio de Ictiología y Ecología Costera de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa. Las especies censadas fueron identificadas de acuerdo con los trabajos de Allen y Robertson (1994), Amezcua-Linares (1996) y Fischer et al. (1995). Se elaboró un listado sistemático acorde con Nelson (2006).

Para evaluar la eficiencia del muestreo por localidad ($N=15$), se realizaron curvas de acumulación de especies mediante estimadores no paramétricos (Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2, Bootstrap). Las curvas se

construyeron con 10 000 aleatorizaciones mediante el programa EstimateS v8.2 (Colwell, 2006). Los parámetros de riqueza de especies (S), abundancia (N), diversidad (H') (Shannon y Wiener, 1963) y dominancia (D') fueron estimados. El análisis espacial y temporal de estos parámetros por localidad, se efectuó mediante análisis de varianza de una vía, con el objeto de detectar diferencias significativas. Si la diferenciación era significativa ($p < 0.05$), se efectuaban pruebas de comparación múltiple (Tukey), con el afán de identificar el origen específico de ésta. En este sentido, si los datos no cumplían con los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk, $p > 0.05$) y homocedasticidad (prueba de Levene, $p > 0.05$), se efectuó la transformación más adecuada. El análisis de los parámetros entre localidades se realizó mediante

pruebas de t, cuando los datos cumplieron el supuesto de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk, $p > 0.05$). Si este supuesto no se cumplía, se aplicó la prueba U de Mann-Whitney. Estos análisis se realizaron mediante el paquete estadístico PAST v 2.15 (Hammer et al., 2001).

La evaluación del grado de similitud de la ictiofauna respecto a transectos-meses y localidad, se realizó mediante el índice de Bray-Curtis (Clarke y Warwick, 1994). La representación gráfica de la similitud se efectuó a través de un análisis de clasificación —dendrograma— con el algoritmo de ligamiento promedio no-ponderado —Upgma—. Además del análisis de clasificación, para la comparación de localidades, se realizó una ordenación mediante un escalamiento multidimensional no métrico. La designación de las unidades de muestreo espacio-temporales para estos análisis consistió en abreviaturas, las cuales integraban el número de transecto, primera letra del mes y la primera letra de la localidad; ejemplo: T3AM corresponde al transecto 3 del mes de abril de Maguey. A la par del análisis de los dendogramas generados, se realizaron análisis de similitud —Anosim— para la identificación de diferencias significativas en términos de composición y abundancia íctica entre los transectos, meses y localidades. Todos los análisis multivariados se realizaron mediante el paquete estadístico PRIMER v6 (Clarke y Gorley, 2006).

Resultados

En Maguey se censaron 1 431 individuos, pertenecientes a 35 especies distribuidas en 21 familias, y las familias Pomacentridae y Labridae fueron las mejor representadas en cuanto a número de especies (Cuadro 1). Los estimadores de riqueza empleados, indicaron que la representatividad del muestreo osciló entre 69% y el 87% de las especies esperadas. El valor máximo de riqueza esperada (50 especies) se obtuvo con el estimador no paramétrico Jack 2. *Chromis atrilobata*, *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes acapulcoensis* y *Microspathodon dorsalis* fueron las especies que presentaron la mayor abundancia relativa (Cuadro 2) y la mayor frecuencia de ocurrencia espacio-temporal (Cuadro 3). Especialmente, se detectaron diferencias significativas en la riqueza de especies ($p = 0.00021$), abundancia ($p = 0.0044$), diversidad ($p = 0.0099$) y dominancia ($p = 0.0003$) (Cuadro 4), siendo el ambiente arenoso (T3) en todos los casos responsable de esta diferenciación (Tukey, $p < 0.03$). Este ambiente se caracterizó por presentar los valores máximos de dominancia (0.8437) y los mínimos respecto a la riqueza de especies (1 especie), abundancia (6 individuos) y diversidad (0.3046 bits/individuo) (Fig. 3). La mayor riqueza de especies

(16 especies) y diversidad (2.122 bits/individuo) fueron características del ambiente coralino (T4) (Fig. 3), mientras que la mayor abundancia (256 individuos) se registró en el ambiente coralino-rocoso (T2) (Fig. 3). Temporalmente, estos parámetros no fueron estadísticamente diferentes, sin embargo, se indica que la mayor riqueza de especies ($\bar{X} = 9$ especies) y diversidad ($\bar{X} = 1.5422$) se registraron en julio (Fig. 4), mientras que la mayor abundancia ($\bar{X} = 139$ individuos) y dominancia ($\bar{X} = 0.3968$) fue característica de abril (Fig. 4). La clasificación de los transectos indicó una clara diferenciación espacial, la cual fue determinada por la nula similitud de los ambientes arenosos (T3JM, T3FM y T3AM) y rocosos (T1AM y T1JM) en relación con los ambientes restantes, así como entre ellos mismos (Fig. 5a). Respecto a los demás ambientes, 2 asociaciones destacaron por la máxima similitud entre sus elementos. La primera fue integrada por los ambientes coralino-rocoso, coralino y rocoso-coralino (T2, T4 y T5) de julio, así como la asociación de los ambientes coralino-rocoso y rocoso-coralino (T5 y T2) de febrero. Finalmente, el análisis de similitud confirmó que la composición y abundancia de la ictiofauna fue diferente entre transectos ($R = 0.30$, $p = 0.003$), siendo los ambientes arenosos y rocosos responsables de esta diferenciación. Temporalmente, la composición y abundancia de la ictiofauna no fue diferente ($R = 0.008$).

En Cacaluta se censaron 1 443 individuos, pertenecientes a 29 especies distribuidas en 18 familias y las familias Pomacentridae y Labridae fueron las mejor representadas en cuanto a número de especies (Cuadro 1). Los estimadores de riqueza empleados indicaron que la representatividad del muestreo osciló entre 65% y el 89% de las especies esperadas. El valor máximo de riqueza esperada (44 especies) se obtuvo con el estimador no paramétrico Jack 2 (Fig. 2b). *Thalassoma lucasanum*, *C. atrilobata*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* fueron las especies que presentaron la mayor abundancia relativa (Cuadro 2), así como la mayor frecuencia de ocurrencia espacio-temporal (Cuadro 3). Especialmente se detectaron diferencias significativas en la riqueza de especies ($p = 0.0022$), abundancia ($p = 0.030$), diversidad ($p = 0.0008$) y dominancia ($p = 0.0005$) (Cuadro 4), siendo el ambiente arenoso (T5) responsable en todos los casos de esta diferenciación (Tukey, $p < 0.05$). En el ambiente arenoso (T5) se registraron los valores máximos de dominancia (1) y los mínimos en la riqueza de especies (1 especie), abundancia (0 individuos) y diversidad (0.15) (Fig. 3). Los valores máximos de estos últimos fueron característicos del ambiente coralino (T2) (12 especies, 253 individuos y 1.589 bits/individuo) (Fig. 3). Temporalmente, estos parámetros no fueron diferentes estadísticamente, sin embargo, se indica que la mayor riqueza de especies ($\bar{X} = 7$ especies)

Cuadro 1. Lista sistemática y abundancia de los peces registrados en las bahías Maguey y Cacaluta —febrero, abril y julio de 2004—. Componente íctico: cc= componente coralino, cr= componente rocoso, ca= componente arenoso

<i>Especie</i>	<i>Maguey</i>	<i>Cacaluta</i>	<i>Componente íctico</i>
Myliobatidae			
<i>Aetobatus narinari</i> Euphrasen, 1790	1	—	cc
Gymnuridae			
<i>Gymnura marmorata</i> (Cooper, 1864)	4	—	cc
Hemirhamphidae			
<i>Hemirhamphus saltator</i> Gilbert y Starks, 1904	13	7	cc, cr
Holocentridae			
<i>Sargocentron suborbitalis</i> (Gill, 1863)	1	—	cc
Fistularidae			
<i>Fistularia commersonii</i> Rüppell, 1838	20	—	cc
Serranidae			
<i>Cephalopholis panamensis</i> (Steindachner, 1877)	1	—	cc
<i>Epinephelus labriformis</i> (Jenyns, 1843)	—	1	cc
Carangidae			
<i>Caranx caballus</i> Günther, 1868	—	10	cc
<i>Caranx caninus</i> Günther, 1867	11	—	cc, cr
Lutjanidae			
<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters, 1869)	3	1	cc
Haemulidae			
<i>Haemulon maculicauda</i> (Gill, 1862)	30	—	cr
<i>Haemulon sexfasciatum</i> Gill, 1862	45	2	ca, cc, cr
Kyphosidae			
<i>Kyphosus elegans</i> (Peters, 1869)	2	1	cc
Chaetodontidae			
<i>Chaetodon humeralis</i> Günther, 1860	5	2	ca, cc, cr
<i>Johnrandallia nigristrotris</i> (Gill, 1862)	11	2	cc, cr
Pomacanthidae			
<i>Holacanthus passer</i> Valenciennes, 1846	14	6	cc
Pomacentridae			
<i>Abudefduf concolor</i> (Gill, 1862)	1	—	cc
<i>Abudefduf troschelii</i> (Gill, 1862)	36	52	cc, cr
<i>Chromis atrilobata</i> Gill, 1862	365	264	cc, cr
<i>Microspathodon bairdii</i> (Gill, 1862)	2	1	cc
<i>Microspathodon dorsalis</i> (Gill, 1862)	98	94	cc, cr
<i>Stegastes acapulcoensis</i> (Fowler, 1944)	189	138	cc, cr
<i>Stegastes flavilatus</i> (Gill, 1862)	—	16	cc, cr
Cirrhitidae			
<i>Cirrhitus rivulatus</i> Valenciennes, 1846	—	2	cc
<i>Oxycirrhites typus</i> (Bleeker, 1857)	2	1	cc
Mugilidae			

Cuadro 1. Continúa

Especie	Maguey	Cacaluta	Componente íctico
<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	6	34	ca, cc
Labridae			
<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)	17	8	cc, cr
<i>Halichoeres chierchia</i> Di Caporiacco, 1947	12	—	cc, cr
<i>Halichoeres dispilus</i> (Günther, 1864)	1	—	cc
<i>Halichoeres nicholsi</i> (Jordan y Gilbert, 1882)	6	—	cc, cr
<i>Halichoeres notospilus</i> (Günther, 1864)	5	9	cc, cr
<i>Novaculichthys taeniourus</i> (Lacepède, 1801)	—	2	cr
<i>Thalassoma lucasanum</i> (Gill, 1862)	333	761	cc, cr
Bleniidae			
<i>Ophioblennius steindachneri</i> Jordan y Evermann, 1898	25	8	cc
Acanthuridae			
<i>Prionurus laticlavus</i> (Valenciennes, 1846)	10	—	cc
<i>Prionurus punctatus</i> Gill, 1862	155	7	cc
Balistidae			
<i>Balistes polylepis</i> Steindachner, 1876	1	1	cc
<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert y Starks, 1904)	—	3	cc
Ostraciidae			
<i>Ostracion meleagris</i> (Shaw, 1796)	—	1	cc
Tetraodontidae			
<i>Arothron meleagris</i> (Lacepède, 1798)	2	3	cc
Diodontidae			
<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758	3	6	ca, cc
<i>Diodon hystrix</i> Linnaeus, 1758	1	—	cc

y diversidad (\bar{X} = 1.085) se registraron en julio (Fig. 4); mientras que la mayor abundancia (\bar{X} = 139 individuos) se registró en febrero, y la mayor dominancia (\bar{X} = 0.589) en abril (Fig. 4). La clasificación de los transectos indicó una clara diferenciación espacial, la cual fue determinada por la nula similitud de los ambientes arenosos (T5AC y T5JC) y rocosos (T1AC, T1FC y T1JC) respecto a ellos mismos, así como con los ambientes coralinos. Respecto a los demás ambientes, la asociación de los ambientes coralinos (T2C y T3C) de abril, así como la asociación de los ambientes coralinos (T3C y T4C) de febrero destacaron por su alta similitud (Fig. 5b). El análisis de similitud confirmó que la variación espacial en la composición y abundancia de la ictiofauna fue significativa ($R= 0.408$, $p= 0.004$), siendo los ambientes arenosos y rocosos responsables de esta diferenciación. Temporalmente, la composición y abundancia de la ictiofauna no fue diferente ($R= 0.010$).

En ambas localidades se censaron 2 874 individuos, pertenecientes a 42 especies distribuidas en 22 familias

(Cuadro 1). La diversidad ($U= 42$, $p= 0.032$) y dominancia ($U= 35$, $p= 0.012$) fueron estadísticamente diferentes entre localidades, lo cual fue determinado por la mayor diversidad en Maguey, así como la mayor dominancia en Cacaluta (Figs. 3, 4). La clasificación de los transectos de ambas localidades reiteró la baja similitud de los ambientes arenosos y rocosos de ambas localidades. Respecto a los demás ambientes, el conjunto de grupos conformados presentaron una alta similitud ($> 50\%$), destacando que el arreglo de los grupos no reveló un patrón evidente de diferenciación por localidad (Fig. 6a). De las asociaciones de mayor similitud destacaron las integradas por los ambientes coralino-rocosos y rocoso-coralinos (T5JM, T2JM, T2FM y T5FM), así como la del ambiente coralino-rocoso y coralino (T5AM y T4AM) en Maguey (Fig. 6a). En Cacaluta destacó la asociación de los ambientes coralinos (T4JC y T3FC) (Fig. 6a). La ordenación de los ambientes reitera la nula similitud de los ambientes arenosos y rocosos de ambas bahías,

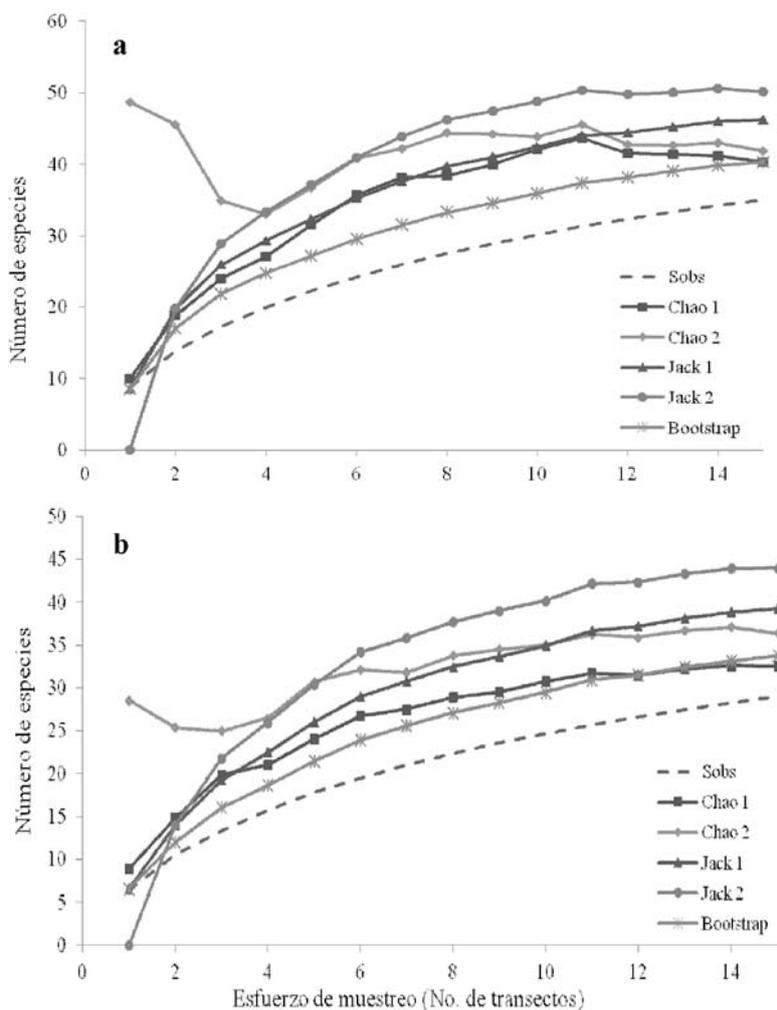


Figura 2. Curvas de acumulación de especies de peces observada (Sobs) y curvas de riqueza de especies determinadas con los estimadores no paramétricos (Chao 1, Chao 2, Jack 1, Jack 2 y Bootstrap) en las bahías Maguey (a) y Cacaluta (b).

contrariamente a la clasificación, este análisis revela un arreglo de los transectos por localidad (Fig. 6b). En este sentido, el análisis de similitud confirmó la existencia de diferencias en la composición y abundancia de la ictiofauna entre localidades ($R= 0.105$ $p= 0.030$).

Discusión

La riqueza de especies determinada por localidad en este estudio es menor comparada con la reportada en las bahías La Entrega (51 especies), San Agustín (64) y Cacaluta (58) (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez et al., 2007; López-Pérez et al., 2008). Estas diferencias son resultado del menor esfuerzo de muestreo en el presente estudio (15 transectos por localidad), comparado con el realizado en Cacaluta (90 transectos), La Entrega

(45) y San Agustín (45). Lo anterior fue confirmado con la evaluación del esfuerzo de muestreo, el cual en ambas localidades presentó una representatividad menor al 80%, sugiriendo un porcentaje no satisfactorio frente a la riqueza real de especies (Soberón y Llorente, 1993).

Las familias mejor representadas en ambas localidades fueron Pomacentridae y Labridae con un total de 7 especies y 4 géneros. Este patrón es consistente con el encontrado en otras localidades de bahías de Huatulco (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez et al., 2007; López-Pérez et al., 2010) y en otras regiones del Pacífico, como en los arrecifes del golfo de California (Pérez-España et al., 1996; Villarreal-Cavazos et al., 2000), Nayarit (Galván-Villa et al., 2010), Jalisco (Galván-Villa et al., 2011), Costa Rica (Espinoza y Salas, 2005) y Panamá (Benfield et al., 2008). Estas familias se encuentran dentro de las 10 dominantes

Cuadro 2. Distribución temporal de la abundancia relativa (%) de las especies dominantes en Maguey y Cacaluta

	Maguey			Cacaluta		
	Febrero	Abril	Julio	Febrero	Abril	Julio
<i>T. lucasanum</i>	0.317	0.116	0.341	0.5619	0.4238	0.642
<i>C. atrilobata</i>	0.251	0.286	0.178	0.1139	0.3687	0.0413
<i>S. acapulcoensis</i>	0.177	0.075	0.202	0.0925	0.0781	0.1404
<i>M. dorsalis</i>	0.075	0.057	0.087	0.0676	0.0531	0.0826

Cuadro 3. Distribución temporal de la frecuencia de presencia (%) de las especies dominantes en Maguey y Cacaluta

	Maguey			Cacaluta		
	Febrero	Abril	Julio	Febrero	Abril	Julio
<i>T. lucasanum</i>	80	40	80	80	60	80
<i>C. atrilobata</i>	40	60	60	60	60	20
<i>S. acapulcoensis</i>	80	80	80	80	80	60
<i>M. dorsalis</i>	80	80	80	80	60	60

Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza para examinar el efecto espacial sobre la riqueza de especies (S), abundancia (N), diversidad (H'n) y dominancia (D') en Maguey y Cacaluta

Localidad	S	N	H'n	D'
Maguey	F _(4,10) = 28 p= 0.00021	F _(4,10) = 7.56 p= 0.0044	F _(4,9) = 13.5 p= 0.0099	F _(4,9) = 17.25 p= 0.0003
Cacaluta	F _(4,10) = 9.11 p= 0.0022	F _(4,10) = 4.153 p= 0.030	F _(4,9) = 11.69 p= 0.0008	F _(4,9) = 7.768 p= 0.0005

en los arrecifes de los océanos Índico, Pacífico y Atlántico, a lo cual Sale (1991) sugiere que esta dominancia es atribuida a la evolución paralela que han tenido con los corales actuales desde principios del terciario.

Thalassoma lucasanum, *C. atrilobata*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* fueron las especies con la mayor abundancia y presencia espacio-temporal, lo cual coincide con el patrón registrado para otras localidades de Huatulco (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez et al., 2007), revelando el carácter de especies dominantes para esta área. Este patrón es similar con el registrado para otras regiones del Pacífico mexicano (Pérez-España et al., 1996; Villarreal-Cavazos et al., 2000; Álvarez-Filip et al., 2006).

Como resultado de la clara diferenciación espacial en ambas localidades respecto a la composición, estructura, riqueza de especies, abundancia, diversidad y dominancia de la ictiofauna, se diferenciaron 3 componentes ícticos: el componente íctico arenoso, el rocoso y el coralino.

El componente íctico arenoso se caracterizó por presentar la menor riqueza de especies, abundancia, diversidad y la mayor dominancia, lo cual probablemente es resultado

de su escasa complejidad estructural determinada por la escasa profundidad (< 1.5 m), nula heterogeneidad y baja exposición al oleaje. Esta condición limita el número de refugios y recursos, propiciando altas tasas de competencia y depredación (Hixon y Beets, 1993). Aunado a esta condición, se indica que la presencia de turistas en estos ambientes es constante, lo cual propicia cambios en la conducta de los peces. El componente arenoso de Maguey fue representado únicamente por *Mugil curema*, *Chaetodon humeralis* y *Haemulon sexfaciatum*, presentando estas 2 últimas amplias diferencias respecto a su abundancia. En Cacaluta, sólo se registró a *Diodon holocanthus* en el fondo arenoso.

El componente íctico rocoso se caracterizó por presentar valores intermedios de riqueza de especies, abundancia y diversidad. Las características de los ambientes rocosos en ambas localidades fueron baja exposición al oleaje y moderada heterogeneidad; determinada por conglomerados de roca ígnea y metamórfica de diversos tamaños. En ambas localidades, este componente fue integrado por más de 12 especies, destacando que *T. lucasanum*, *C. atrilobata*, *S.*

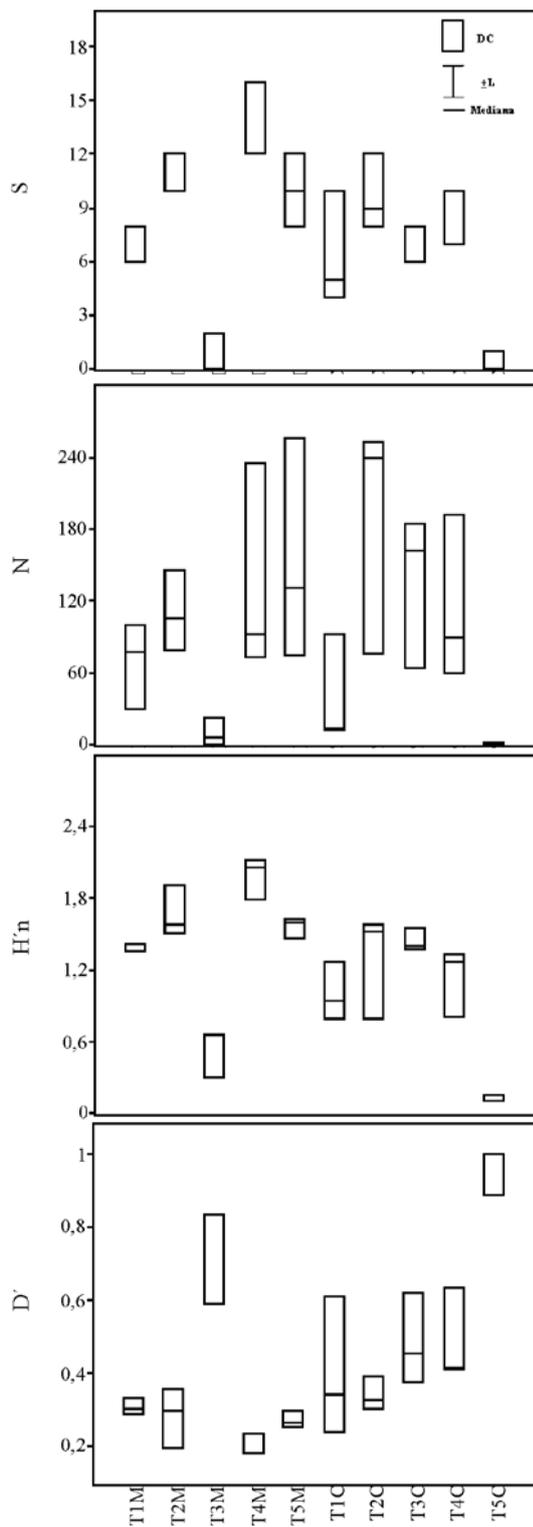


Figura 3. Variación espacial de la riqueza de especies (S), abundancia (N), diversidad (H'n) y dominancia (D') en Maguay (T1M, T2M, T3M, T4M, T5M) y Cacaluta (T1C, T2C, T3C, T4C, T5C). L= límites, DC= dispersión de cuartos y M= mediana.

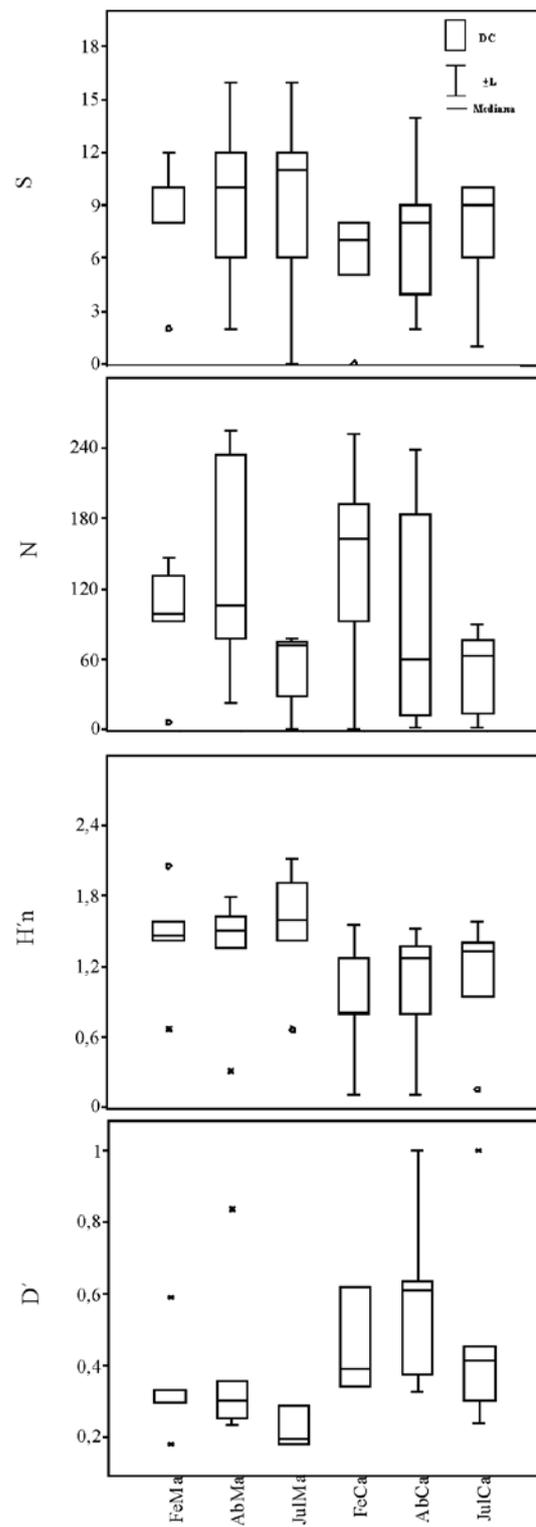


Figura 4. Variación mensual de la riqueza de especies (S), abundancia (N), diversidad (H'n) y dominancia (D') en Maguay (FeMa, AbMa, JuMa) y Cacaluta (FeCa, AbCa, JuCa). L= límites, DC= dispersión de cuartos y M= mediana.

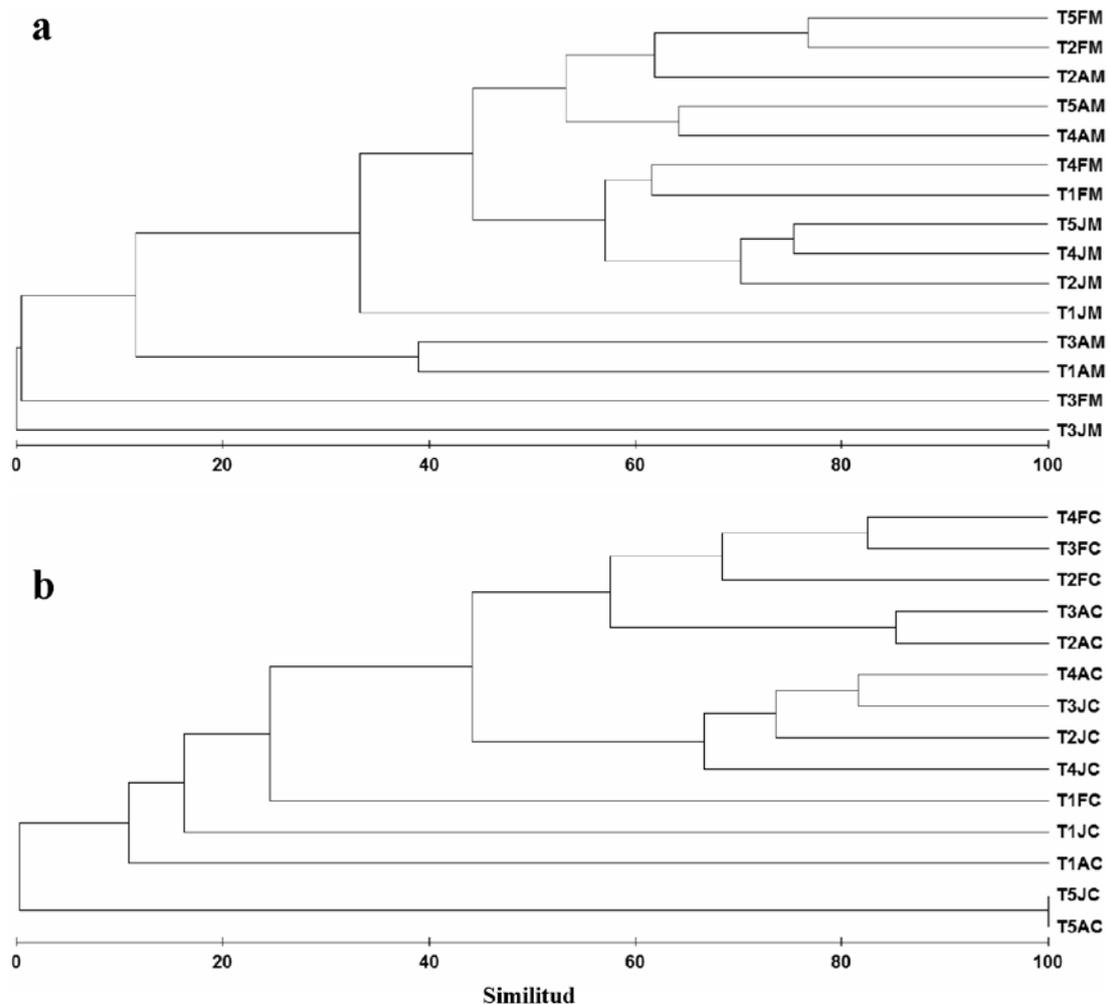


Figura 5. Clasificación de los puntos de muestreo espacio-temporales Maguey (a) y Cacaluta (b). Abreviaturas de los puntos de muestreo: T3AM corresponde al transecto 3 del mes de abril de bahía Maguey.

acapulcoensis y *M. dorsalis* registraron valores medios de abundancia.

Finalmente, el componente íctico coralino se caracterizó por registrar la mayor riqueza de especies, abundancia y diversidad. Estos ambientes presentaron características comunes como la dominancia del sustrato coralino, alta exposición al oleaje, así como profundidades mayores a 3 m. La conjunción de estas características proporciona una mayor complejidad estructural, lo que se refleja en el gran número de especies que integraron el componente íctico en Maguey (30 especies) y Cacaluta (27), indicando que la mayor complejidad estructural sustenta un mayor número de especies (Friedlander y Parrish, 1998; Jones y Syms, 1998; Sano, 2000; Gratwicke y Speight, 2005). Respecto a la cobertura coralina, ésta ha sido considerada como uno de los elementos de mayor relevancia en la determinación

de la complejidad estructural (Bell y Galzin, 1984) y, por lo tanto, en la riqueza de especies, abundancia y diversidad (Sano, 2000; Garpe y Öhman, 2003). En este sentido, la cobertura coralina provee abundantes refugios para peces residentes (Munday, 2000; Nanami et al., 2005), reduce la competencia por el gran número de recursos discretos, alimento y microhábitats, que proporciona (Levin et al., 2000; Nanami y Nishihira, 2001), así como disminuye las tasas de depredación (Hixon y Menge, 1991; Hixon y Beets, 1993; Almany, 2004).

Diversos estudios han demostrado que existen variaciones en la riqueza y abundancia de la ictiofauna relacionadas con diferentes grados de exposición al oleaje y profundidad (Galzin, 1987; Williams, 1991; Öhman et al., 1997; Friedlander y Parrish, 1998; Ferreira et al., 2001; Garpe y Öhman, 2003; Russ, 2003; Brokovich et al.,

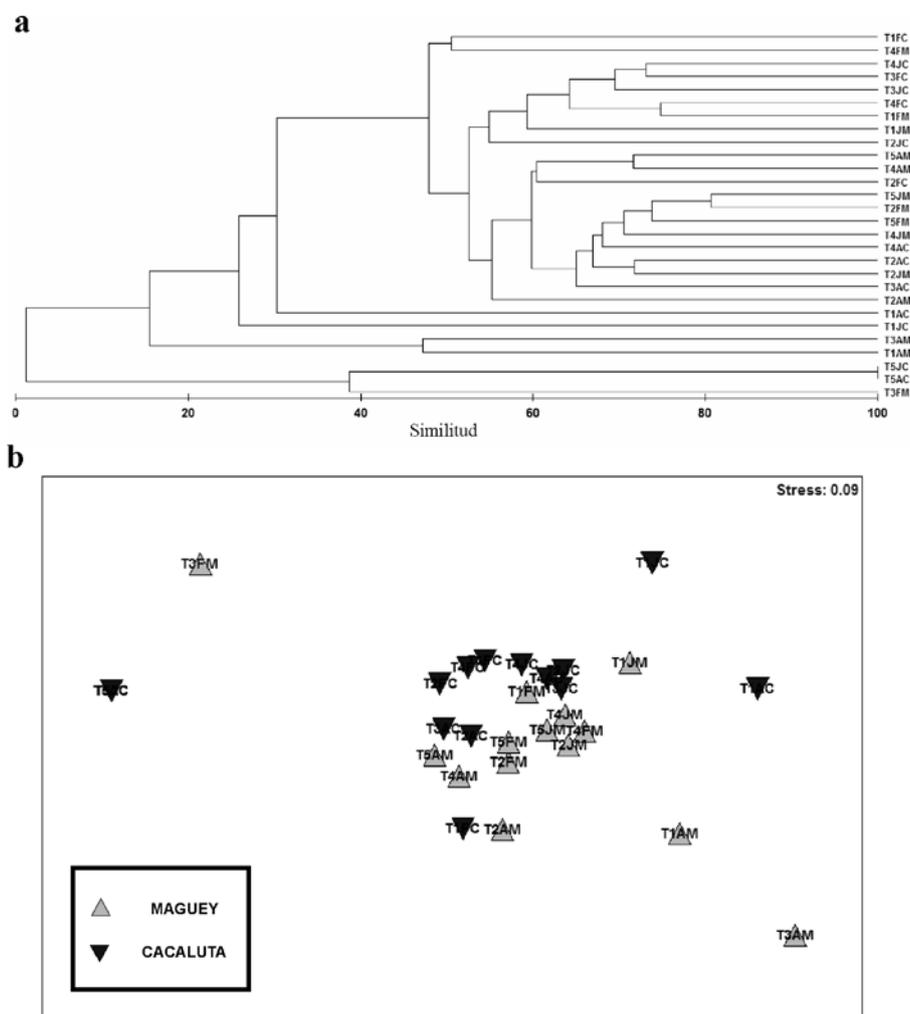


Figura 6. Clasificación (a) y ordenación (b) de los puntos de muestreo espacio-temporales de Maguey y Cacaluta. Abreviaturas de los puntos de muestreo: T3AM: transecto 3 del mes de abril de bahía Maguey.

2006). Lo anterior coincide con los resultados del presente estudio respecto a la abundancia, ya que ésta fue mayor en el ambiente coralino y coralino-rocoso (T4 y T5) de Maguey, así como el ambiente coralino (T2) de Cacaluta. La abundancia en estos ambientes fue determinada por *T. lucasanum* y *C. atrilobata*. En este contexto, Floeter et al. (2004) y Galván-Villa et al. (2010) indican que la dependencia de *C. atrilobata* a las características de estos ambientes está determinada por la diversidad y abundancia de sus recursos alimenticios, zooplancton oceánico.

Temporalmente, no se detectaron variaciones significativas en la composición, estructura, abundancia, diversidad y dominancia. Lo anterior es resultado de la escasa variabilidad mensual de la abundancia y riqueza de especies, así como la constante representación de las especies dominantes en los meses analizados (Cuadro

3). Aunado a esto, en este estudio no se observaron las especies *Selar crumenophthamus* y *Sardinops caeruleus* (Ramos-Santiago, 2004; Ramírez-Gutiérrez et al., 2007). Estas especies determinan cambios significativos en la abundancia y presencia de especies residentes, propiciando cambios en los valores de riqueza de especies, abundancia y diversidad (Ramírez-Gutiérrez et al., 2007). La presencia de estas especies se encuentra asociada a aspectos alimentarios, ya que suelen acercarse a la zona costera formando grandes cardúmenes en los meses donde el efecto de los vientos “tehuanos” transporta agua rica en nutrientes (marzo a abril), de esta forma, elevando la producción primaria en estas bahías (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998).

Respecto a la variación de la abundancia en los meses analizados, se indica que fue ligeramente mayor en la

época de secas —febrero y abril— en ambas localidades. Lo anterior, es diferente con lo registrado por Ramos-Santiago (2004) y Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) quienes indican que la mayor abundancia es característica de la época de lluvias. La mayor abundancia para la época de secas está determinada principalmente por el incremento en la abundancia de *C. atrilobata* y *T. lucasanum*, lo que se relaciona con la gran producción planctónica típica de esta época (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998; Lara-Lara et al., 1998). La mayor abundancia de *C. atrilobata* en abril coincide con lo registrado por Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) en San Agustín, así como en bahía Tenacatitla por Galván-Villa et al. (2011). La mayor riqueza de especies y diversidad se presentaron en la época de lluvias, coincidiendo con Ramos-Santiago (2004) y Ramírez-Gutiérrez et al. (2007). Esto probablemente sea resultado de las altas temperaturas y alta producción de los procesos costeros regionales (Lluch-Cota et al., 1997; Lara-Lara et al., 1998), propiciando incrementos en la disposición de recursos, impulsando a su vez una mayor cantidad de alimento, lo que se refleja en un incremento en el número de especies (Pérez-España et al., 1996). Por otro lado, los valores mínimos de estos parámetros fueron característicos de la época de secas coincidiendo con lo documentado por (Ramírez-Gutiérrez et al., 2007). En este contexto, Ramos-Santiago (2004) menciona un descenso en el número de especies y diversidad para esta época, con una relación positiva entre la riqueza de especies y temperatura.

López-Pérez y Hernández-Ballesteros (2004) mencionan que a pesar de la proximidad entre las localidades de bahías de Huatulco, las comunidades coralinas presentan estructuras significativamente distintas entre sí, las cuales son resultado de la amplia variabilidad en la riqueza de especies y diversidad por localidad. Coincidiendo con lo anterior, un patrón similar de diferenciación respecto a la composición, riqueza de especies y diversidad fue detectado en las localidades de Cacaluta y Maguey, destacando que la ictiofauna de esta última, fue significativamente más rica y diversa. La mayor riqueza de especies y diversidad registradas en Maguey, posiblemente sea resultado de la mayor diversidad de ambientes (rocoso, arenoso, coralino y combinación de éstos). La combinación de sustratos, rocoso y coralino en un mismo ambiente, determina que confluyan especies de peces características de estos sustratos, influyendo de forma directa en el incremento de la riqueza y diversidad de la comunidad de peces (Öhman y Rajasuriya, 1998; Nanami y Nishihira, 2002).

Durante los últimos años se ha observado un deterioro en la calidad ambiental de las bahías de Huatulco relacionado con su gran atractivo para el turismo (Magaña-Melgoza y Vega-González, 1991; Luna-Vargas, 1993), esta situación ha impactado negativamente en las comunidades

de arrecifes de coral (Conanp, 2003; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004) y muy probablemente en las comunidades de peces que las integran. Ante este hecho es de vital importancia que exista información suficiente sobre el estado ecológico actual de los peces y arrecifes coralinos, que sirva como un punto de referencia ante el impacto de las actividades humanas que sufre en la actualidad y que probablemente se incrementen en un futuro inmediato si no se toman las precauciones necesarias que eviten un deterioro de estos sistemas. Ante este panorama, la información obtenida con esta investigación, representa una base sólida para la posible toma de decisiones que se realizará para el manejo de estos ecosistemas prioritarios de México.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó a través del proyecto de investigación “Diagnóstico ecológico de los sistemas acuáticos de México, como base para su gestión ambiental” del departamento de Hidrobiología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa. A la Universidad Autónoma Metropolitana por darle las facilidades al primer autor para realizar los estudios de doctorado. A las autoridades del Parque Nacional Huatulco, en especial a su directora Arqueól. Silvia Niembro Rocas por el gran apoyo brindado y disposición para la autorización y ejecución del presente estudio. A los revisores que ayudaron con sus comentarios y sugerencia a mejorar significativamente la calidad del escrito.

Literatura citada

- Ackerman, J. L. y D. R. Bellwood. 2000. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series* 206:227-237.
- Allen, G. R. y D. R. Robertson. 1994. Peces del Pacífico oriental tropical. Conabio, agrupación Sierra Madre y Cemex. México, D. F. 327 p.
- Almany, G. R. 2004. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106:275-284.
- Álvarez-Filip, L., H. Reyes-Bonilla y L. E. Calderón-Aguilera. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 27:253-262.
- Amezcuca-Linares, F. 1996. Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico central mexicano. Instituto de Ciencias Marinas y Limnología, UNAM. México, D. F. 184 p.
- Bell, J. D. y R. Galzin. 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* 15:265-274.

- Bell, S. S., E. D. McCoy y H. R. Mushinsky. 1991. Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall. New York. 438 p.
- Bellwood, D. R. y P. W. Wainwright. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. *In* Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem, P. F. Sale (ed.). Academic Press, London. p. 5-32.
- Benfield, S., L. Baxter, H. Guzman y J. M. Mair. 2009. A comparison of coral reef and coral community fish assemblages in Pacific Panama and environmental factors governing their structure. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88:1331-1341.
- Beukers, J. S. y G. P. Jones. 1997. Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia* 114:50-59.
- Brock, V. E. 1982. A critique of the visual census method for assessing coral reef fish population. *Bulletin of Marine Science* 32:269-276.
- Brokovich, E., A. Barranes y M. Goren. 2006. Habitat structure determines coral reef fish assemblages at the northern tip of the Red Sea. *Ecological Indicators* 6:494-507.
- Buckley, R. M. y G. J. Hueckel. 1989. Analysis of visual transect for fish assessment on artificial reef. *Bulletin of Marine Science* 44:327-342.
- Calderón, L. E., H. Reyes-Bonilla, R. A. López-Pérez, L. Almicar, C. Magaña, D. Herrero-Perezrul, J. D. Carryquiry y P. Medina-Rosas. 2009. Fauna asociada a arrecifes coralinos del Pacífico mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 35:38-45.
- Chávez-Comparan, J. C. y R. Macías-Zamora. 2006. Structure of reef fish communities in the littoral of Colima, Mexico. *Journal of Biological Sciences* 6:65-75.
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial. PRIMER- E, Plymouth. 192 p.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and share species from samples. Version 8.2. University of Connecticut.
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2003. Programa de manejo Parque Nacional Huatulco. Dirección General de Manejo para la Conservación, Conanp. México, D. F. 205 p.
- Espinoza, M. y E. Salas. 2005. Estructura de las comunidades de peces de arrecife en las islas Catalinas y playa Ocotol, Pacífico norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 53:523-536.
- Ferreira, C. E., E. A. Goncalves y R. Coutinho. 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* 61:353-369.
- Fischer, J. W., F. Krupp, W. Schneider, C. Soomer, K. E. Carpenter y V. H. Niem. 1995. Guía FAO (Food and Agriculture Organization) para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Roma, FAO. 2:647-1200.
- Floeter, S. R., C. E. L. Ferreira, A. Dominici-Arosemena y I. Zalmon. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: a functional approach. *Journal of Fish Biology* 64:1680-1699.
- Friedlander, A. M. y J. D. Parrish. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 224:1-30.
- Galván-Villa, C. M., J. L. Arreola-Robles, E. Ríos-Jara y F. A. Rodríguez-Zaragoza. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la isla Isabel, Nayarit, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45:311-324.
- Galván-Villa, C. M., E. López-Uriarte y J. L. Arreola-Robles. 2011. Diversidad, estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados al arrecife coralino de playa Mora, bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiológica* 21:135-146.
- Galzin, R. 1987. Structure of fishes communities of French Polynesian coral reefs. I. Spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* 41:129-136.
- Garpe, K. C. y M. C. Öhman. 2003. Coral and fish distribution patterns in Mafia Island Marine Park, Tanzania: fish-habitat interactions. *Hydrobiologia* 498:191-211.
- Glynn, P. W. y G. E. Leyte-Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reefs development in upwelling gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical* 45:1033-1047.
- Gratwicke, B. y M. R. Speight. 2005. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* 66:650-667.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:9.
- Hixon, M. A. y B. A. Menge. 1991. Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. *Theoretical Population Biology* 39:178-200.
- Hixon, M. A. y J. P. Beets. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs* 63:77-101.
- Jones, G. P. y C. Syms. 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Australian Journal of Ecology* 23:287-297.
- Lara-Lara, J. R., E. G. Robles-Jarero, M. C. Bazán-Guzmán y E. Millán-Núñez. 1998. Productividad del fitoplancton. *In* El golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos, M. Tapia-García (ed.). Universidad Autónoma Metropolitana- Unidad Iztapalapa, México, D. F. p. 51-58.
- Levin, P. S., N. Tolimieri, M. Nicklin y P. F. Sale. 2000. Integrating individual behavior and population ecology: the potential for habitat-dependent population regulation in a reef fish. *Behavioral Ecology* 11:565-571.
- Lewis, A. R. 1997. Recruitment and post-recruit immigration affect the local population size of coral reef fishes. *Coral Reefs* 16:139-149.
- Lirman, D. 1999. Reef fish communities associated with *Acropora palmata*: relationships to benthic attributes. *Bulletin of Marine Science*. 65:235-252.
- Lluch-Cota, S. E., S. Álvarez-Borrego, E. M. Santamaría-Del Ángel, F. E. Muller-Karger y S. Hernández-Vásquez. 1997. El golfo de Tehuantepec y áreas adyacentes: variación

- espacio-temporal de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite. *Ciencias Marinas* 23:329-340.
- López-Pérez, R. y L. Hernández-Ballesteros. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, Western Mexico. *Bulletin of Marine Science* 75:453-472.
- López-Pérez, R. A., L. M. Hernández-Ballesteros y T. Herrera-Escalante. 2002. Cambio en la dominancia de la comunidad arrecifal en Chachacual, bahías de Huatulco, Oaxaca. *Ciencias Marinas* 16:33-38.
- López-Pérez R. A., F. Benítez-Villalobos, A. M. López-Ortiz, I. López Pérez-Maldonado, M. R. Granja-Fernández y M. T. Domínguez-Gómez. 2008. La comunidad arrecifal en isla Cacaluta, Oaxaca. *In* Diagnóstico de los recursos naturales de la bahía y micro-cuenca de Cacaluta, J. M. Domínguez-Licona (ed.). Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca. p. 243-255.
- López-Pérez, R. A., I. L. Pérez-Maldonado, A. M. López-Ortiz, L. M. Barranco-Servín, J. Barrientos-Villalobos y G. E. Leyte-Morales. 2010. Reef fishes of the Mazunte-bahías de Huatulco reef track, Oaxaca, Mexican Pacific. *Zootaxa* 2422:53-62.
- Luna-Vargas, I. L. E. 1993. Impacto de la infraestructura turística en bahías de Huatulco, Oaxaca. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 180 p.
- Magaña-Melgoza, P. y E. Vega-González. 1991. Problemática ambiental del desarrollo turístico bahías de Huatulco, Oaxaca. *Ingeniería Ambiental* 4:6-12.
- Moberg, F. y P. Rönnbäck. 2003. Ecosystem services of the tropical seascape: interactions, substitutions and restoration. *Ocean and Coastal Management* 46:27-46.
- Monreal-Gómez, M. A. y D. A. Salas de León. 1998. Dinámica y estructura termohalina. *In* El golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos, M. Tapia-García (ed.). Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa, México, D. F. p. 13-26.
- Mumby, P. J., A. J. Edwards, J. E. Arias-González, K. C. Lindeman y K. C. Blackwell. 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* 427:533-536.
- Munday, P. L. 2000. Interactions between habitat use and patterns of abundance in coral-dwelling fishes. *Environmental Biology of Fishes* 58:355-369.
- Nanami, A. y M. Nishihira. 2001. Survival rates of juvenile coral reef fishes differ between patchy and continuous habitats. *Bulletin of Marine Science* 69:1209-1221.
- Nanami, A. y M. Nishihira. 2002. The structures and dynamics of fish communities in an Okinawan coral reef: effects of coral-based habitat structures at sites with rocky and sandy sea bottoms. *Environmental Biology of Fishes* 63:353-372.
- Nanami, A., M. Nishihira, T. Suzuki y H. Yocochi. 2005. Species-specific habitat distribution of coral reef fishes assemblages in relation to habitat characteristic in an Okinawan coral reef. *Environmental Biology of Fishes* 72:55-65.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. Fourth edition. Hoboken, N. J. John Wiley and Sons, New York. 601 p.
- Öhman, M. C. y A. Rajasuriya. 1998. Relationships between habitat structure and fish assemblages on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes* 53:19-31.
- Öhman, M. C., A. Rajasuriya y E. Olafsson. 1997. Reef fishes assemblages in northwestern Sri Lanka: distribution patterns and influence of fishing practices. *Environmental Biology of Fishes* 49:45-61.
- Pérez-España, H., F. Galván-Magaña y L. A. Abitia-Cárdenas. 1996. Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del suroeste del golfo de California, México. *Ciencias Marinas* 22:273-294.
- Ramírez-Gutiérrez, J. M., M. Tapia-García, E. Ramos-Santiago y R. Ulloa. 2007. Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 80:419-430.
- Ramos-Santiago, E. 2004. Estructura de la comunidad de peces en la Bahía La Entrega, Huatulco, Oaxaca. Tesis maestría. Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa. México, D. F. 119 p.
- Reaka-Kudla, M. 1997. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. *In* Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources. M. Reaka-Kudla, D. E. Wilson y E. Q. Wilson (eds.). Joseph Henry Press, Washington, D. C. p. 83-11.
- Reyes-Bonilla, H. y A. López-Pérez. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Ciencias Marinas* 24:211-224.
- Russ, G. R. 2003. Grazer biomass correlates more strongly with production than with biomass of algal turfs on a coral reef. *Coral reefs* 22:63-67.
- Sale, P. F. 1980. The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology* 18:367-421.
- Sale, P. F. 1991. The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego. 754 p.
- Sale, P. F. y W. A. Douglas. 1981. Precision and accuracy of visual census technique for fish assemblages on coral patch reefs. *Environmental Biology of Fishes* 6:333-339.
- Sale, P. F. y B. J. Sharp. 1983. Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fishes. *Coral Reefs* 2:37-42.
- Sano, M. 2000. Stability of reef fishes assemblages: responses to coral recovery after catastrophic predation by *Acanthaster planci*. *Marine Ecology Progress Series* 198:121-130.
- Sano, M., M. Shimizu y A. Nose. 1987. Long-term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Iriomote Island, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 37:191-199.
- Sebens, K. P. 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. *In* Habitat structure: the physical arrangement of objects in space, S. S. Bell, E. D. McCoy y H. R. Mushinsky (eds.). Chapman and Hall, New York. p. 211-234.
- Shannon, C. E. y W. Wiener. 1963. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana. 117 p.
- Small, A., A. Adey y D. Spoon. 1998. Are current estimates of coral reef biodiversity too low?. The view through the window of a microcosm. *Atoll Research Bulletin* 458:1-20.
- Soberón, J. M. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation

- functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Tapia-García, M. y L. G. Juárez-Hernández. 2006. Composición taxonómica, distribución y abundancia de las comunidades de peces de la zona costera de México: bahías del Parque Nacional Huatulco, Oaxaca. Informe final. UAMI/CBS. Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa, México, D. F. 69 p.
- Tapia-García, M., K. Stender y L. G. Juárez-Hernández. 2007a. Guía de identificación de los corales pétreos de las bahías de Huatulco. Colección "Manuales de Identidad de la Conanp". Conanp-Semarnat, México, D. F. 12 p.
- Tapia-García, M., A. García-Abad, A. Carranza-Edwards y F. Vázquez-Gutiérrez. 2007b. Environmental characterization of the continental shelf of the gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofísica Internacional* 46:249-260.
- Villarreal-Cavazos, A., H. Reyes-Bonilla, B. Bermúdez-Aldan y O. Arizpe-Covarrubias. 2000. Los peces del arrecife de cabo Pulmo, golfo de California, México: lista sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. *Revista de Biología Tropical* 48:236-244.
- Williams, D. M. 1991. Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes. *In* The ecology of fishes on coral reefs, P. F. Sale (ed.). Academic Press, San Diego. p. 437-474.