

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos de Autor.

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Variación espacio-temporal del ensamblaje de peces
criptobentónicos y conspicuos en dos áreas naturales
protegidas, Bahía de los Ángeles y Huatulco**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Rodrigo Daniel Chiriboga Ortega

Ensenada, Baja California, México
2023

Tesis defendida por
Rodrigo Daniel Chiriboga Ortega

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Omar Valencia Méndez
Director de tesis

Dra. Lydia Betty Ladah

Dra. Fadia Sara Ceccarelli



Dr. Rafel Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Ana Denise Re Araujo
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Rodrigo Daniel Chiriboga Ortega** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Variación espacio-temporal del ensamblaje de peces criptobentónicos y conspicuos en dos áreas naturales protegidas, Bahía de los Ángeles y Huatulco

Resumen aprobado por:

Dr. Omar Valencia Méndez
Director de tesis

Los peces arrecifales desempeñan roles ecológicos muy importantes manteniendo la salud de los arrecifes siendo limpiadores, recicladores de materia orgánica y además fuente de alimento entre eslabones de la cadena trófica. El presente trabajo busca describir el ensamblaje de peces arrecifales crípticos y conspicuos, y evaluar los patrones espaciales y temporales del ensamblaje de peces arrecifales en Bahía de Los Ángeles, Baja California (BLA) y el Parque Nacional Huatulco (PNH), Oaxaca. Utilizamos dos métodos de muestreo censos visuales y estaciones cerradas. Para evaluar a los peces conspicuos, se realizaron censos visuales empleando transectos de banda de 20x4 m. Para cuantificar la biodiversidad de peces crípticos, se realizaron estaciones cerradas (0.4 m²) en donde se utilizó aceite de clavo como anestésico para recolectar los peces arrecifales criptobentónicos (PACr). Las dos metodologías se realizaron en dos gradientes de profundidad (somero; < 5 m y profundo; > 5 m) y en dos estaciones (cálida y fría). Se realizaron curvas de acumulación de especies y un análisis del número efectivo de especies para describir la riqueza y diversidad de cada zona de estudio. Finalmente, para determinar patrones espacio temporales se realizaron análisis nMDS, PERMANOVAS y SIMPER. La riqueza total fue de 43 especies para BLA y 62 para el PNH representando el 80% y 79% del promedio de los estimadores no paramétricos respectivamente. Se aumentó el número de especies registradas a 94 para BLA y 209 para el PNH utilizando las estaciones cerradas. Se observaron diferencias significativas entre estaciones y profundidad en el ensamblaje de PACs de BLA, pero no para los PACr. En el PNH se observaron diferencias significativas para la riqueza y abundancia de los PACr y variación temporal de la biomasa de los PACs. En conclusión se demostró que el uso de métodos de muestreo complementarios mejora la calidad de los inventarios de especies y permite detectar variaciones espacio temporales en la estructura de la comunidad íctica.

Palabras clave: diversidad, peces arrecifales, criptobentónico, biomasa, espacio-temporal.

Abstract of the thesis presented by **Rodrigo Daniel Chiriboga Ortega** as a partial requirement to obtain the Master of science degree in Marine Ecology.

Spatial and temporal variation of the assemblage of cryptobenthic and conspicuous reef fish in two protected natural areas, Bahía delos Ángeles and Huatulco

Abstract approved by:

PhD. Omar Valencia Méndez
Thesis Director

Reef fishes perform important ecological roles in maintaining reef health by cleaning and recycling organic material, and by providing a source of food between trophic linkages. The thesis describes cryptic and conspicuous reef fish assemblages and estimates their spatial and temporal patterns of in two sites, Bahía de Los Ángeles (BLA) in the state of Baja California and Huatulco National Park (PNH), in the state of Oaxaca. We used two sampling methods: visual census using SCUBA (band transects of 4x20m) for conspicuous reef fish (PAC) and enclosed stations (0.4 m²) using clove oil to anesthetize and collect the cryptobenthic reef fish (PACr). Sampling was conducted at two depth strata (shallow; < 5 m and deep; > 5m) and during two seasons (warm and cold). We used species accumulation curves and analysis of effective number of species to describe the richness and diversity of reef fish. Finally, nMDS, PERMANOVAS and SIMPER were performed to determine spatial and temporal patterns. The total species richness was 43 species for BLA and 62 species for the PNH, representing 80% and 79%, respectively, of the average of the non-parametric estimators. The number of species increased to 94 for BLA and 209 for PNH using enclosed stations. Significant differences between seasons and depth strata were found for the PACs assemblage at the BLA site, but not for the PACr assemblage. At the PNH site, significant differences were found for the richness and abundance of the PACr assemblage for depth as well as for the seasonal variation of the biomass of the PACs assemblage. In conclusion we demonstrated that the use of complementary sampling methods improves the quality of species inventories and allows for the detection of both spatial and temporal variations in the structure of the reef fish community.

Keywords: biodiversity, reef fishes, cryptobenthic, biomass, spatial-temporal.

Dedicatoria

A mi papá Pedrito, mamá Marthita y a mi hermano Edison por siempre creer en mí y darme su constante apoyo, incluso a la distancia. Siempre los llevo en el corazón.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE), por permitirme realizar mis estudios de posgrado en su institución y al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el apoyo económico brindado destinado para el estudio del posgrado (CVU 1158845).

A mi director, Dr. Omar Valencia Méndez, por ser un buen maestro tanto académico como personal, por siempre estar comprometido y brindarme su apoyo desde el primer día que nos conocimos por video llamada hasta tener la confianza de enviarme a una isla por treinta días, totalmente agradecido por ayudarme a creer en mis capacidades. A los miembros del comité asesor de tesis, Dra. Lydia Betty Ladah y Dra. Fadia Sara Ceccarelli por brindarme los comentarios necesarios para mejorar continuamente y poder finalizar este trabajo.

A Paloma Acosta por permitirme compartir momentos únicos llenos de reflexión y crecimiento emocional que, sin duda siempre los llevaré conmigo. Gracias por hablarme con el corazón.

Al equipo de laboratorio Luis C., Esme, Ale V., Ale G., Ofir M., Brenda H. y Marina M., por su ayuda en las salidas a campo, congresos y las actividades de divulgación que sin duda influyeron en mi formación y me dieron unos de los mejores recuerdos de esta maestría.

A mis viejos amigos que estuvieron presentes la distancia (Jorge, Lennin, Paty, Santiago V.) y a mis nuevos amigos que este bonito país y la vida me los puso en mi camino, mi mejor amiga y compañera de aventuras Grecia, gracias totales por todo lo vivido y las charlas necesarias, Jaquez mi amigo compa de tesis que me ayudó a entender un poquito más de este mundo de los peces, a mi amigo de viajes y cotorreo Andrés por todas las risas, a Tania G. que me apoyó con los censos visuales y se convirtió en una buena amiga gracias por mostrarme las Bahías de Huatulco y a Manuel por ser ese amigo que te sabe escuchar.

A mi familia adoptiva, Gloria Calderón que me cuidó como a un hijo más, Mario Benci por los asados y viajes que ayudaron a sobrellevar la distancia, a mis hermanos mexicanos Enrique B. y Enrique T. por hacer de la vida en Ensenada toda una aventura.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes.....	5
1.2 Justificación.....	8
1.3 Hipótesis.....	9
1.4 Objetivos.....	9
1.4.1 Objetivo general.....	9
1.4.2 Objetivos específicos.....	9
Capítulo 2. Metodología.....	10
2.1 Área de estudio.....	10
2.2 Trabajo de campo.....	12
2.3 Análisis de datos.....	14
2.3.1 Esfuerzo de muestreo.....	14
2.3.2 Riqueza y Diversidad.....	14
2.3.3 Patrones de variación espacio temporal.....	15
2.3.4 Comparación de métodos de muestreo.....	15

Capítulo 3. Resultados	16
3.1 Caracterización del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos.....	16
3.1.1 Composición taxonómica	17
3.1.2 Estructura de la comunidad íctica	19
3.2 Variación espacio-temporal de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos	22
3.3 Comparación de los métodos de muestreo	26
3.3.1 Bahía de Los Ángeles	26
3.3.2 Parque Nacional Huatulco.....	28
Capítulo 4. Discusión	30
4.1 Caracterización del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos.....	30
4.1.1 Composición taxonómica	30
4.1.2 Estructura de la comunidad íctica	30
4.2 Variación espacio-temporal de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos	33
4.3 Efectividad de los métodos de muestreo.....	34
Capítulo 5. Conclusiones	37
Literatura citada	39
Anexos.....	39

Lista de figuras

Página

Figura

Figura 1. Distribución en el ecosistema marino de los ensamblajes de peces conspicuos (zona 2 y 3) y criptobentónicos (zona 1). Tomado de Allen et al. (2006).....	2
Figura 2. Definición de peces criptobentónicos de acuerdo con su tamaño. Son los peces que pertenecen a una familia en la que más del 10% de sus especies tiene un tamaño corporal menor a 5 cm, modificado de Brandl et al. (2018).	3
Figura 3. Mapa de ubicación de los sitios de monitoreo en Bahía de Los Ángeles, Isla Llave y en el Parque Nacional Huatulco los sitios bahía Cacaluta y Punta Maguey.....	11
Figura 4. Metodología de censo visual de peces arrecifales mediante transecto de banda.	12
Figura 5. Metodología de recolecta de peces criptobentónicos mediante estación cerrada, se recubre la estructura (roca o coral), se procede a verter el anestésico dentro de la red y finalmente de recolectan los peces en bolsas de malla.	13
Figura 6. Curva de acumulación de especies global para A) Bahía de Los Ángeles y B) Parque Nacional Huatulco.	16
Figura 7. Abundancia relativa global (censos visuales y estaciones cerradas) de peces arrecifales registrados para los dos sitios de muestreo, Bahía de Los Ángeles (BLA) y el Parque Nacional Huatulco (PNH).....	21
Figura 8. Número de especies por familia de peces registrados en Bahía de Los Ángeles, Baja California y el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca.	21
Figura 9. Diversidad de peces arrecifales según los números de Hill en Bahía de Los Ángeles (BLA) y el Parque Nacional Huatulco (PNH). Riqueza de especies ($q = 0$), Diversidad de Shannon ($q = 1$) y Diversidad de Simpson ($q = 2$).....	21
Figura 10. Comparación de la biomasa de 60 individuos seleccionados aleatoriamente de un universo muestral para A) Bahía de Los Ángeles 783 (PACs = 435, PACr = 348) individuos y B) Parque Nacional Huatulco 4,076 (PACs = 3,985, PACr = 91).	22
Figura 11. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la (A) riqueza, (B) abundancia y (C) biomasa del ensamblaje de PACs entre estación y profundidad, para la (D) riqueza, (E) abundancia y (F) biomasa del ensamblaje de PACr en Bahía de Los Ángeles basados en la similitud de Bray-Curtis.	24
Figura 12. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la (A) riqueza, (B) abundancia y (C) biomasa del ensamblaje de PACs entre estación y profundidad, para la (D) riqueza, (E) abundancia y (F) biomasa del ensamblaje de PACr en el Parque Nacional Huatulco basados en la similitud de Bray-Curtis.....	24
Figura 13. A) Gráfica para las abundancias de las especies registradas en A) Bahía de Los Ángeles y B) Parque Nacional Huatulco.....	27

Figura 14. Curva de acumulación de especies registradas en Bahía de Los Ángeles, A) Censos visuales y B) Estaciones cerradas	27
Figura 15. Curvas de acumulación de especies registradas en el Parque Nacional Huatulco, A) Censos visuales y B) Estaciones cerradas.	29
Figura 16. nMDS para la (A) riqueza, (B) abundancia y (C) biomasa del ensamblaje de peces arrecifales de BLA y para la (D) riqueza, (E) abundancia y (F) biomasa del ensamblaje de PNH entre método y clase basados en la similitud de Bray-Curtis.	29
Figura 17. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la riqueza, abundancia y biomasa del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos entre estaciones y profundidad para Bahía de Los Ángeles.	47
Figura 18. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la riqueza, abundancia y biomasa del ensamblaje de peces arrecifales criptobentónicos entre estaciones y profundidad para Bahía de Los Ángeles.....	48
Figura 19. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la riqueza, abundancia y biomasa del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos entre estaciones y profundidad para el Parque Nacional Huatulco.	49
Figura 20. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la riqueza, abundancia y biomasa del ensamblaje de peses arrecifales criptobentónicos entre estaciones y profundidad del Parque Nacional Huatulco	50

Lista de tablas

Tabla	Página
Tabla 1. Estudios realizados en el golfo de California y en las costas de Oaxaca sobre la comunidad de peces7	7
Tabla 2. Unidades muestrales para cada sitio de recolecta. 14	14
Tabla 3. Especies registradas en Bahía de Los Ángeles y en el Parque Nacional Huatulco, marzo 2022 y enero 2023. BLA: Bahía de Los Ángeles; PNH: Parque Nacional Huatulco. 17	17
Tabla 4. Resultados del análisis PERMANOVA. 23	23
Tabla 5. Resultados análisis SIMPER de dos vías, con los porcentajes de disimilitud entre (i) estaciones y (ii) profundidades en base a las abundancias y biomásas del ensamblaje de PACs de BLA. 25	25
Tabla 6. Valores calculados por los estimadores no paramétricos..... 26	26
Tabla 7. Valores de la prueba PERMANOVA, para comparar los métodos de muestreo y entre clase de peces arrecifales. 28	28
Tabla 8. Valores calculados por los estimadores no paramétricos para los sitios de estudio Bahía de Los Ángeles y el Parque Nacional Huatulco. 51	51
Tabla 9. Promedio de la densidad y biomasa de peces arrecifales para la región norte del golfo de California y Bahía de Los Ángeles..... 52	52

Capítulo 1. Introducción

Se ha estimado que los peces arrecifales comprenden más de 6,300 especies de las cuales aproximadamente el 44% (2,799 especies) son peces arrecifales criptobentónicos (Brandl et al., 2018). No obstante, el número de especies conocidas continúa aumentando cada año y de manera acelerada desde la inclusión de herramientas moleculares (Mathon et al., 2022). Anualmente, se describen en promedio 152 especies de peces marinos (Fricke et al., 2023) y se estiman otras 5,000 especies por describir o inclusive el doble (Ackerman & Bellwood, 2002).

Los peces arrecifales forman ensamblajes complejos, influenciados principalmente por la riqueza de especies, biomasa y rasgos funcionales (Maire et al., 2018; Olivier et al., 2018). Intervienen en el constante flujo de energía en las redes tróficas siendo un importante conjunto dinámico en el ecosistema (Alvarez-Filip et al., 2006). Las comunidades de peces arrecifales desde un enfoque funcional colaboran en el mantenimiento de la salud, cobertura y productividad de los arrecifes. Además, han sido estudiados con el objetivo de entender procesos ecológicos, así como la influencia de las perturbaciones ambientales o antropogénicas en la estructuración de los ensamblajes. Los resultados de estas investigaciones han permitido crear estrategias para la creación de áreas de conservación y gestión que garanticen la preservación de la biodiversidad (Maire et al., 2018; Ramírez-Ortiz et al., 2022; Salgado et al., 2021). Los peces arrecifales están estrechamente asociados a estructuras arrecifales rocosas y coralinas, ya que las utilizan como zonas de refugio, alimentación y reproducción. Participan en el mantenimiento de los arrecifes de coral mediante la herbivoría y la depredación (Speight & Henderson, 2013; Thyresson et al., 2013). Los peces invertívoros, por ejemplo, controlan la abundancia de las poblaciones de equinodermos como las estrellas de mar, la cuales se alimenta de coral o inclusive de algas que sin este control natural pudiese resultar en un desajuste ecológico (Kroon et al., 2020; Olivier et al., 2018; Robinson et al., 2020; Steneck et al., 2017). A estos procesos ecológicos se los denominan como controles “top-down” y “bottom-up” (Speight & Henderson, 2013).

Con base en su ecología, los peces arrecifales han sido divididos en cuatro grupos; (a) epipelágicos, habitan desde aguas superficiales hasta los 200 m de profundidad; (b) pelágicos profundos, habitan entre los 200 a 1000 m; (c) bentónicos, son aquellas especies que la mayor parte de su vida la desarrollan sobre el fondo marino o cerca de él, y finalmente (d) los peces litorales, especies que habitan en la costa por encima de los 200 m de profundidad siendo el grupo más abundante (Helfman et al., 2009). Dentro del grupo de especies litorales, se encuentran los peces arrecifales que por su tamaño, comportamiento, coloración e

historia de vida (posición en la columna de agua) pueden clasificarse como peces arrecifales criptobentónicos (PACr) y peces arrecifales conspicuos (PACs) (Figura 1) (Brandl et al., 2018; Galland et al., 2017).

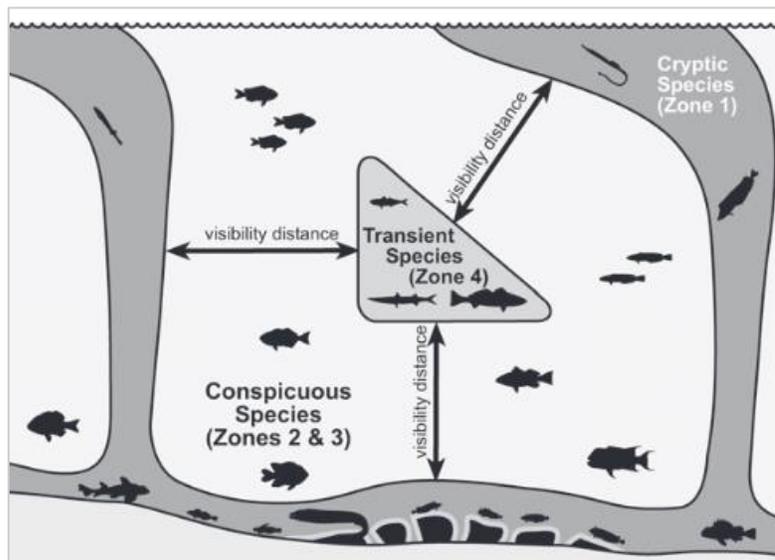


Figura 1. Distribución en el ecosistema marino de los ensamblajes de peces conspicuos (zona 2 y 3) y criptobentónicos (zona 1). Tomado de Allen et al. (2006).

Los PACr por su tamaño se pueden definir como aquellas especies que pertenecen a una familia en la que más del 10% de sus especies poseen un tamaño corporal menor a 50 mm (Figura 2) (Brandl et al., 2018). Generalmente viven asociados a un sustrato como rocas, corales, arena y algas, además poseen colores que les permiten camuflarse en el sustrato en donde habitan (Allen et al., 2006). A nivel genético son especies morfológicamente similares pero genéticamente poseen variaciones que los separan como especies distintas, generalmente ocasionado por la reducción del flujo de genes y un aislamiento reproductivo (Heethoff, 2018).

Las características ecológicas y funcionales de los PACr derivan de su tamaño especialmente parámetros básicos de la biología de los organismos como sus tasas metabólicas, sobrevivencia y reproducción. Por ejemplo las altas tasas metabólicas de los PACr implican un consumo de energía elevado, tiempos de generación cortos y dispersión limitada debido a una especialización extrema al hábitat (Brandl et al., 2018; Galland, 2013; Hastings & Galland, 2010). Por ende, algunas especies podrían emplearse como organismos bioindicadores de variaciones ambientales debido a sus bajos rangos de movilidad, su sensibilidad a cambios estructurales en su hábitat y a sus tiempos cortos de regeneración (Bellwood et al., 2006; Goatley et al., 2016). También pueden indicar el estado de un ecosistema debido que son presas

esenciales de depredadores piscívoros, siendo la base de la interconexión con otros niveles tróficos a través de la depredación (Depczynski et al., 2007).

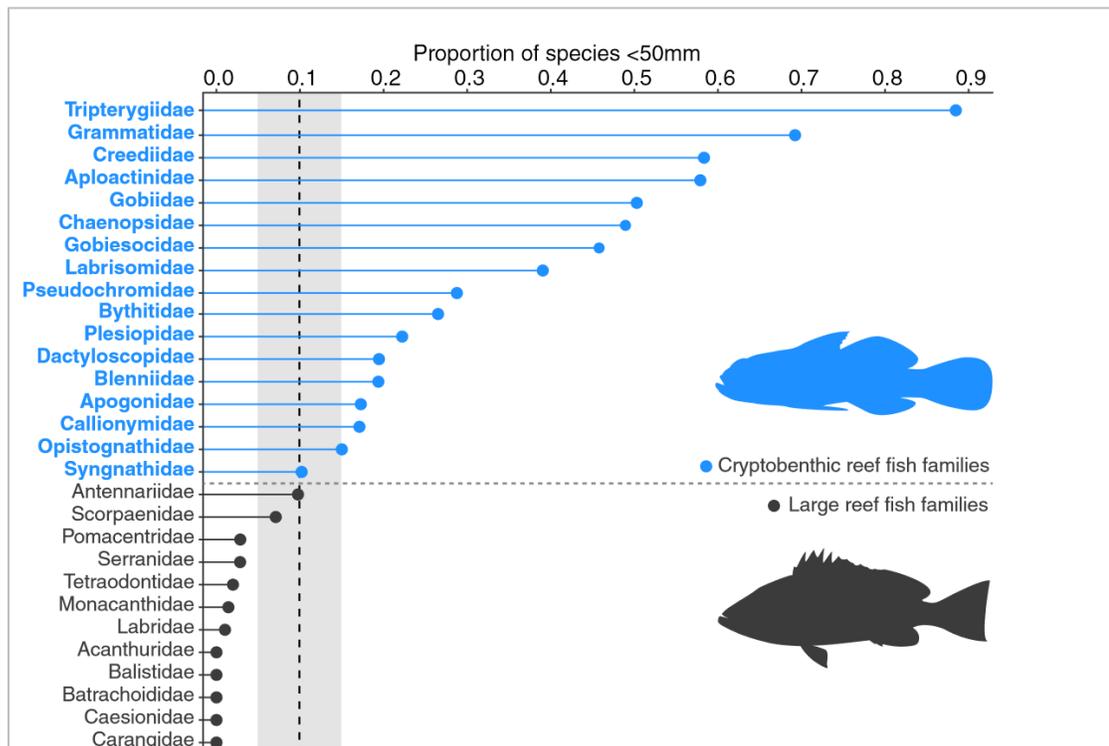


Figura 2. Definición de peces criptobentónicos de acuerdo con su tamaño. Son los peces que pertenecen a una familia en la que más del 10% de sus especies tiene un tamaño corporal menor a 5 cm, modificado de Brandl et al. (2018).

Por otra parte, los PACs se reconocen por ser peces de un tamaño mayor al de los criptobentónicos, nadan libremente en la columna de agua, generalmente sus colores no les permiten mimetizarse con su hábitat, pueden alimentarse entre las rocas de fondo, algas y corales pero rara vez las usan como refugio (Allen et al., 1992; Galland et al., 2017). Cumplen funciones ecológicas como son la herbivoría (*Stegastes*, *Abudefduf*) y la bioerosión (*Scarus*, *Arothron*), permitiendo el flujo de energía entre nivel tróficos (Bellwood et al., 2019; Sale, 2006). Por ejemplo, algunas especies bioerosionadoras de estructuras coralinas benefician a los corales mediante la eliminación de algas que compiten por el espacio; sin embargo si esta presión de pastoreo se incrementa puede causar efectos negativos como la infección de enfermedades causadas por virus o bacterias o la colonización de gusanos perforadores (Raymundo et al., 2014). Por ende, las interacciones entre estos organismos (peces arrecifales y corales) necesitan de un balance para mantener la salud de estos ecosistemas (Seraphim et al., 2020).

El estado de salud de las comunidades de peces arrecifales ha sido evaluado mediante el uso de varios métodos no extractivos. El más común ha sido los censos visuales y sus variaciones utilizando equipo de

grabación de video que ha permitido el estudio de la estructura de los ensamblajes de peces arrecifales en los últimos 70 años (Ackerman & Bellwood, 2002; Hernández-Velasco et al., 2018). Los censos visuales permiten realizar monitoreos a gran escala, estimar el tamaño de los individuos, observar la asociación entre peces y su hábitat, además generan un impacto bajo en el ecosistema (Alvarez-Filip et al., 2006; Caldwell et al., 2016; Scott et al., 2022). Sin embargo, este método no permite evaluar eficazmente la riqueza y abundancia del componente de los PACr, debido al tamaño de los individuos, sus características cripticas y la dificultad para identificarlos correctamente (Willis, 2001).

Para evaluar el ensamblaje de PACr, se han propuesto métodos extractivos como las estaciones cerradas que implican el uso de redes y anestésicos como la rotenona, quinaldina y aceite de clavo (Ackerman & Bellwood, 2002; Anderson et al., 1997; Robertson & Smith-Vaniz, 2010). Sin embargo, algunos métodos como el uso de rotenona se han prohibido en algunos países (Estados Unidos, México, Ecuador, Venezuela, Islas Caimán, Brasil, Japón, Palaos, Australia, Nueva Zelanda, India y Sudáfrica), debido a su impacto negativo en las comunidades bentónicas (Betarbet et al., 2000; Robertson & Smith-Vaniz, 2008). Por otro lado, el uso de quinaldina provoca una elevada tasa de mortalidad de especies, además tiene un elevado costo económico, por lo cual no se recomienda (Griffiths, 2000). El aceite de clavo cuyo compuesto activo es el eugenol posee ciertas ventajas sobre otros anestésicos, debido a que no se requiere el uso de concentraciones elevadas y se disuelve rápidamente sin causar mayor afectación fuera del área objeto de estudio (Griffiths, 2000).

Desde que el buceo científico se implementó como método en el estudio de las comunidades ícticas y sus interacciones a partir de 1954, se han implementado los censos visuales para evaluar la estructura del ensamblaje de los peces arrecifales alrededor del mundo por ser un método no destructivo y relativamente fácil de implementar (Brock, 1954; Sale, 2006). En el Pacífico mexicano, desde 1986 se han realizado censos visuales (transectos de banda, cilindros, video transectos, entre otros) (Villarreal-Cavazos et al., 2000). Aunque se han obtenido resultados fiables (Olivier et al., 2018; Pérez de-Silva et al., 2022; Scott et al., 2022), diversos estudios han probado que estos métodos subestiman la diversidad y densidades de especies criptobentónicas (Alvarez-Filip et al., 2006; Brock, 1954; Willis, 2001).

Si bien el estudio de los peces arrecifales permite la comprensión de la dinámica y procesos ecológicos que ocurren en los arrecifes, la evaluación de un solo ensamblaje de peces ya sea conspicuos o criptobentónicos estaría subestimando a la estructura íctica junto con sus dinámicas y sus procesos ecológicos (Galland et al., 2017). Por lo tanto, el presente trabajo tiene como objetivo evaluar por primera vez la variación espacio-temporal del ensamblaje de peces arrecifales criptobentónicos y conspicuos en

dos áreas naturales protegidas (ANPs) del Pacífico mexicano: Reserva de la Biosfera de Bahía de Los Ángeles, Canal de Ballenas y Salsipuedes y el Parque Nacional Huatulco, mediante la recolecta de PACr y censos visuales de PACs.

1.1 Antecedentes

Los estudios realizados para evaluar la estructura comunitaria y cambios espacio-temporales de los peces arrecifales del golfo de California se han realizado principalmente mediante la implementación de censos visuales (Galland, 2013; Mascareñas-Osorio et al., 2011; Viesca-Lobatón et al., 2008). Sin embargo, pocos estudios se han enfocado en el estudio de la estructura del ensamblaje de los PACr (Salazar, 2019). Viesca-Lobatón et al. (2008) analizaron la diversidad de peces arrecifales del golfo de California mediante censos visuales y recolectas utilizando quinaldina con el objetivo de evaluar el ensamblaje de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos. Obtuvieron un inventario de 93 especies de peces arrecifales los cuales estuvieron agrupados en 32 familias, además registraron 13 especies endémicas para Bahía de Los Ángeles. Observaron aspectos de especificidad de microhábitat por lo que sugieren realizar una evaluación considerando varios tipos de sustrato y en diferentes temporadas ya que existe un cambio muy notable en la presencia de algas lo que podría influir en la estructura de las comunidades de peces arrecifales.

Mascareñas-Osorio et al. (2011) realizaron censos visuales en Bahía de Los Ángeles durante tres periodos en los años 2008 al 2010. Obtuvieron un total de 70 especies distribuidas en 48 géneros y en 31 familias. Mencionan que es necesario realizar monitoreos durante todo el año debido a las condiciones ambientales que influyen directamente sobre el ensamblaje de peces migratorios. Aldana-Moreno (2012) realizó su estudio a una mayor escala en comparación a trabajos anteriores, añadiendo al estudio además de Bahía de Los Ángeles, las Bahías de Loreto, La Paz, Cabo Pulmo y Los Cabos. Evaluaron un total de 45 sitios en donde registraron un total de 155 especies de peces arrecifales conspicuos y 55 especies de peces arrecifales criptobentónicos. Existe evidencia de la relación directa entre variables oceanográficas con los peces arrecifales, por ejemplo, Arreola-Robles & Elorduy-Garay (2002) presentan resultados obtenidos en La Paz, Baja California Sur donde la riqueza más alta de especies fue en primavera y la mayor abundancia en otoño. Por otro lado observaron diferencias significativas de la riqueza entre dos profundidades, zona profunda (12 m) con 79 especies y la zona somera (6 m) con 60 especies.

Galland, (2013) realizó una campaña de monitoreo en el año 2010 a través de 17 sitios distribuidos en el golfo de California. Realizó recolectas de individuos mediante el uso de rotenona y una red de barrera. En

total, reportaron 104 especies de peces criptobentónicos. Entre las familias más abundantes estuvieron los blénidos y góbidos. Observaron que el centro de distribución y el rango latitudinal estaban correlacionados, con especies que tienen rangos latitudinales pequeños y viven cerca de su centro de distribución. Galland et al. (2017) utilizaron datos previos de los PACr a los cuales se añadieron datos del monitoreo de peces arrecifales conspicuos mediante censos visuales. Estimaron la contribución de los peces criptobentónicos en la dinámica de los arrecifes del golfo de California comparado con la de los peces conspicuos. Los peces criptobentónicos representaron el 95% de la abundancia total de peces; además, estimaron que el requerimiento metabólico fue mayor al 56% en la comunidad de peces resultado de su tamaño corporal pequeño evidenciando la importancia y aporte de este grupo a la comunidad arrecifal.

Salazar (2019) describió la comunidad de peces y la preferencia del hábitat de peces crípticos en 27 sitios del golfo de California. Obtuvieron un total de 2,827 organismos pertenecientes a 82 especies distribuidas en 20 familias. Evidenciaron que, a un nivel de microescala, la estructura de las comunidades de peces crípticos está definida por el tipo de hábitat, mientras que a macroescala está determinada por efectos y fluctuaciones ambientales.

Los estudios realizados en el Parque Nacional Huatulco han permitido obtener valiosa información sobre la comunidad arrecifal ya que alberga importantes extensiones de arrecifes coralinos pero ninguno se ha enfocado particularmente en la fauna íctica con hábitos crípticos. Entre los estudios que destacan están los realizados por Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) realizando censos visuales en la Bahía San Agustín donde se registraron 64 especies de peces, además, reportaron variaciones estacionales durante la temporada de secas y afinidad a sustratos en el caso de los pomacentridos al arrecife coralino, los lábridos y haemúlidos a los escombros de coral. López-Pérez et al. (2010) presentaron resultados de censos visuales durante 10 años donde se registraron 112 especies con al menos 30 registros nuevos para el área de estudio, sugiriendo que el inventario de peces aún está incompleto. Durante 7 años se realizaron únicamente censos visuales en la región donde se describen registros taxonómicos (Del Moral-Flores et al., 2017; López-Pérez et al., 2010; Palacios-Salgado et al., 2014) y diversidad funcional (Aguilar-Medrano & Calderon-Aguilera, 2016). Si bien estos estudios proveen de importantes datos científicos no consideran a los PACr como un componente importante en sus registros o incluso no son tomados en cuenta o si bien son registrados pero con metodologías que podrían estar subestimando este componente (Benítez-Villalobos & Valencia-Méndez, 2015; Valencia-Méndez et al., 2021). Vela-Espinoza et al. (2023) presenta el listado taxonómico más actual de peces arrecifales para el Parque Nacional Huatulco en donde se registran 196 especies y enfatizan en la subestimación del componente criptobentónico.

Tabla 1. Estudios realizados en el golfo de California y en las costas de Oaxaca sobre la comunidad de peces

Autor	Año	Sitio	Ensamblaje	Metodología
Zayas Álvarez, 2005	2005	Punta Diablo, Bahía de la Paz	Criptobentónicos	Estructuras artificiales, quinaldina y bolsas plásticas
Balart, 2006	2006	Cabo Pulmo, Golfo de California	Criptobentónicos	Quinaldina
Alvarez-Filip et al., 2006	2006	Golfo de California	Conspicuos	Censo visual, cilindro estacionario
Viesca - Lobatón et al. 2007	2007	Bahía de Los Ángeles	Conspicuos y criptobentónicos	Censos visuales, quinaldina (sin red)
Mascareñas - Osorio et al. 2011	2011	Bahía de Los Ángeles	Conspicuos	Censos visuales
Aldana-Moreno, 2012	2012	Bahía de Los Ángeles	Conspicuos y criptobentónicos	Censos visuales
Galland, 2013	2013	Golfo de California	Criptobentónicos	Rotenona, red de barrera (10m ²)
Zayas Álvarez, 2016	2016	Punta Diablo, Bahía de la Paz	Criptobentónicos	Estructuras artificiales, Bolsas de red nailon
Galland et al. 2017	2017	Golfo de California	Conspicuos y criptobentónicos	Censos visuales, Rotenona, red de barrera (10m ²)
Salazar, 2019	2019	Golfo de California	Criptobentónicos	Aceite de clavo, bolsa plástica (1m ²)
Tapia-García & Mendoza-Rodríguez, 2005	2005	Golfo de Tehuantepec, Oaxaca	Conspicuos y criptobentónicos	Red de arrastre
Ramírez-Gutiérrez et al., 2007	2007	San Agustín, Bahías de Huatulco	Conspicuos	Censo visual
López-Pérez et al., 2010	2010	Mazunte, Bahías de Huatulco	Conspicuos	Censo visual estacionario
Bastida-Zavala et al., 2013	2013	Oaxaca	Conspicuos y criptobentónicos	Recopilación colecciones
López-Pérez et al., 2013	2013	Bahías de Huatulco	Conspicuos	Censo visual
Palacios-Salgado et al., 2014	2014	Acapulco	Conspicuos, criptobentónicos	Censo visual, video transecto, pesca submarina, aceite de clavo, entre otros.
Benítez-Villalobos & Valencia-Méndez, 2015	2015	Bahías de Huatulco	Conspicuos, criptobentónicos	Censo visual
Aguilar-Medrano & Calderón-Aguilera, 2016	2016	Cabo Pulmo, Isla Isabel, Ixtapa y Bahías de Huatulco	Conspicuos y criptobentónicos	Censo visual
Del Moral-Flores et al., 2017	2017	Oaxaca	Conspicuos y criptobentónicos	Recopilación colecciones
Juárez-Hernández & Tapia-García, 2017	2017	Bahías de Huatulco	Conspicuos y criptobentónicos	Censo visual
Olán-González et al., 2020	2020	Bahías de Huatulco, Bahía de la Paz, Veracruz y Puerto Morelos	Conspicuos	Censo visual
Valencia-Méndez et al., 2021	2021	Guerrero, Oaxaca	Conspicuos y criptobentónicos	Censo visual
Juárez-Hernández et al., 2022	2022	Bahías de Huatulco	Conspicuos	Censo visual
Vela-Espinosa et al., 2023	2023	Parque Nacional Huatulco	Conspicuos y criptobentónicos	Literatura y censos visuales.

En un primer intento de estudiar el componente de PACr en el Pacífico Central Mexicano se encuentran los trabajos realizados por Galván-Villa et al. (2011) que estudiaron la estructura y la variación temporal del ensamblaje de peces asociados al arrecife coralino en Bahía de Tenacatita, Jalisco, mediante censos visuales donde describen en su mayoría especies conspicuas. Las especies criptobentónicas fueron descritas como raras ya que se registraron un solo individuo (Galván-Villa, 2011). Cadena-Estada et al. (2019) describe la asociación de especies crípticas con los diferentes sustratos en las costas de Colima. Determinaron una importante relación entre el sustrato marino y la ocurrencia de peces crípticos por ejemplo *Acanthemblemaria macrospilus*, *Coralliozetus boehlkei* y *Ekemblemaria myers* presentaron mayor asociación con fondos rocosos y *Cirrhichtys oxycechalus*, *A. macrospilus*, *Coryphopterus urosphilus* y *Elacatinus punctulatus* se asociaron con ambientes coralinos (Cadena Estrada et al., 2019).

1.2 Justificación

Comprender la estructura de los ensamblajes de peces arrecifales, provee las bases necesarias para efectuar una correcta gestión de los recursos naturales, y eso se vuelve particularmente útil para evaluar la efectividad de las ANPs y para analizar la influencia de estresores naturales o antropogénicos en distintas escalas espaciotemporales. No obstante, la mayoría de los estudios de los peces arrecifales del golfo de California y del Pacífico Tropical Oriental se han realizado con el objetivo de describir la composición taxonómica a lo largo de gradientes latitudinales (Galland, 2013) y su relación con el hábitat (Zayas-Álvarez, 2016). Si bien estos estudios proveen valiosa información, algunos de ellos se han realizado mediante censos visuales, lo cual pudo haber subestimado la diversidad, abundancia y biomasa del ensamblaje de PACr (Willis, 2001).

En el golfo de California se han realizado estudios previos sobre la estructura del ensamblaje de peces conspicuos y crípticos en una escala geográfica de ~1000 km (Galland et al., 2017), sin embargo todavía se desconoce la dinámica ecológica a nivel de microescala y sus variaciones temporales. Por lo tanto, en el presente estudio se registrará la diversidad de PACs y PACr empleando dos métodos, censos visuales y extracción usando aceite de clavo en ambientes rocosos y rocosos-coralinos. Este trabajo pretende comparar, analizar y determinar la magnitud de la subestimación del componente críptico al emplear únicamente censos visuales, así como visibilizar la importancia de los métodos extractivos en la complementariedad de los inventarios biológicos. Además se describirá las variaciones espaciotemporales de la estructura de los ensamblajes de PACs y PACr.

1.3 Hipótesis

Métodos visuales subestiman la evaluación del ensamblaje de peces arrecifales al no incorporar el componente de peces criptobentónicos; por lo tanto, se espera que el ensamblaje de peces arrecifales de Bahía de Los Ángeles y Huatulco tendrán una mayor riqueza, abundancia y biomasa al incorporar el componente de especies criptobentónicas.

Las variaciones ambientales como la profundidad y la estacionalidad climática influyen sobre la riqueza, abundancia y biomasa de las especies de peces arrecifales modulando su metabolismo, distribución y comportamiento. Por lo tanto, se espera encontrar una mayor riqueza, abundancia y biomasa en la época cálida y en profundidades mayores.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Comparar la variación espacio-temporal de la estructura de los ensamblajes de peces conspicuos y criptobentónicos, con aproximaciones de censos visuales y recolectas en estaciones cerradas, en dos áreas naturales protegidas, Reserva de La Biósfera Bahía de Los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes Bahía de Los Ángeles y Parque Nacional Huatulco.

1.4.2 Objetivos específicos

- Caracterizar la estructura del ensamblaje de peces conspicuos y criptobentónicos en dos Áreas Naturales Protegidas, Bahía de Los Ángeles y Huatulco.
- Determinar los patrones de variación espacio-temporal de los peces conspicuos y criptobentónicos.
- Comparar la efectividad de los métodos de muestreo, censos visuales y estaciones cerrada utilizando aceite de clavo.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en dos ANPs ubicadas en dos diferentes eco regiones marinas, la Reserva de la Biosfera Zona Marina Bahía de Los Ángeles (BLA) ubicada en la eco región marina golfo de California y el Parque Nacional Huatulco (PNH) ubicada en el Pacífico Transicional Mexicano. En Bahía de Los Ángeles el sitio de monitoreo fue Isla La Llave, mientras que en el Parque Nacional Huatulco (PNH) fueron Isla Cacaluta y Punta Maguey.

El golfo de California es una cuenca semicerrada con una forma alargada (~1000km) y angosta (~150km) entre México continental y la península de Baja California y Baja California Sur, en la intersección de la zona tropical y templada del océano Pacífico Este. Posee características oceanográficas altamente dinámicas resultado de sus procesos de formación, ubicación y geología. Es una cuenca oceanográficamente conocida por sus cambios estacionales y su alto flujo de corrientes, remolinos, productividad y temperatura (Galland, 2013). La Reserva de la Biosfera Zona Marina Bahía de Los Ángeles, Canal de Ballenas y de Salsipuedes se encuentra ubicada en la región denominada Alto golfo de California en la costa noreste de Baja California (28°55'00" N, 113° 30' 00" W). Está rodeada por 17 islas que albergan grandes extensiones de arrecifes rocosos y en menor extensión de estructuras coralinas en formas de parches.

Bahía de Los Ángeles posee condiciones oceanográficas únicas con una alta complejidad de su topografía, vientos, corrientes y mareas generando una intensa mezcla con altas tasas de disipación de energía. Las mareas permiten el movimiento de grandes masas de agua creando surgencias con altas concentraciones de nutrientes que incrementan la productividad primaria y secundaria haciendo de este lugar uno de los más importantes en el golfo de California (Alvarez-Borrego, 2007; Mascareñas-Osorio et al., 2011; SEMARNAT, 2014). La Isla Llave (29°00'00" N, 113°31'00" W) se caracteriza por presentar estructuras rocosas desde las orillas de la isla hasta aproximadamente los 15 metros de profundidad y coralinas dominadas particularmente por *Porites panamensis* (Tejada, 2020).

El Parque Nacional Huatulco (PNH) está ubicado en la costa suroeste del Pacífico mexicano dentro de la ecorregión de Pacífico Transicional Mexicano estado de Oaxaca (Ramírez-Gutiérrez et al., 2007) (Figura 3).

La climatología del PNH se define como cálido subhúmedo, se caracteriza principalmente por estar ubicado en una zona tropical típica, con una estación seca de noviembre hasta abril, y una estación de lluvias comprendida entre los meses de mayo a octubre. Oceanográficamente se caracteriza por corrientes variables que en invierno predomina una dirección hacia el sureste y en verano al noreste (SEMARNAT, 2003). La temperatura superficial promedio del agua es de 28°C, con oscilaciones interanuales de < 2 °C, una salinidad promedio de 34 ups y una termoclina somera estable entre los 20 y 40 metros (Fiedler & Talley, 2006).

Dentro del PNH se encuentra el sistema de Bahías de Huatulco en donde se registra el arrecife coralino más extenso de esta región y en donde además se ha observado una alta diversidad de peces arrecifales (Ramírez-Gutiérrez et al., 2007). Los sitios Bahía Maguey (15°43'46.22" N, 96° 8'46.05" W) y Punta Cacaluta (15°43'13.83" N, 96° 9'47.13" W) se encuentran integradas en el complejo coralino Bahías de Huatulco localizado entre Puerto Ángel y el Río Copalita (SEMARNAT, 2003) (Figura 3).

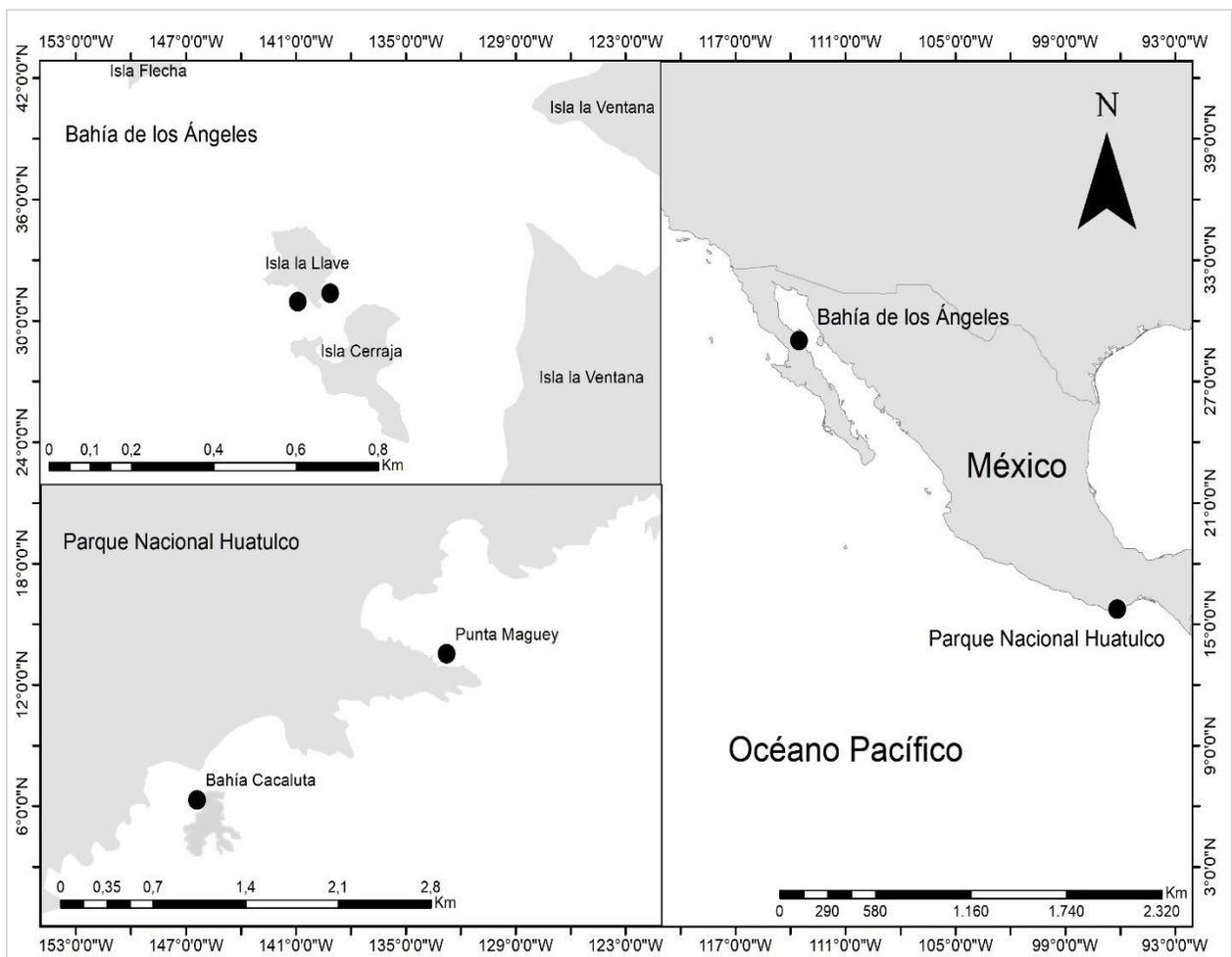


Figura 3. Mapa de ubicación de los sitios de monitoreo en Bahía de Los Ángeles, Isla Llave y en el Parque Nacional Huatulco los sitios bahía Cacaluta y Punta Maguey.

2.2 Trabajo de campo

La recolección de información referente al ensamblaje de peces arrecifales se realizó utilizando el permiso de recolección PPF/DGOPA-035/21 y PPF/DGOPA-085/22 SEMARNAT. Se realizaron censos visuales (CV) en zonas someras (< 5m) y profundas (> 5m), a una profundidad máxima de 11 m, durante dos temporadas fría y cálida. Se obtuvieron 42 unidades muestrales para BLA y 44 unidades de muestreo para el PNH (Tabla 2). Los CV fueron realizados a través de transectos de banda de 20 metros de longitud y 4 metros de ancho (2 m a cada lado del transecto), teniendo un área total de 80m². En cada transecto se anotaron las especies, abundancias y tallas (clases de tallas en intervalos de 5 cm) de los peces arrecifales dentro del área establecida (López-Pérez et al., 2013; Vela-Espinosa et al., 2023) (Figura 4).

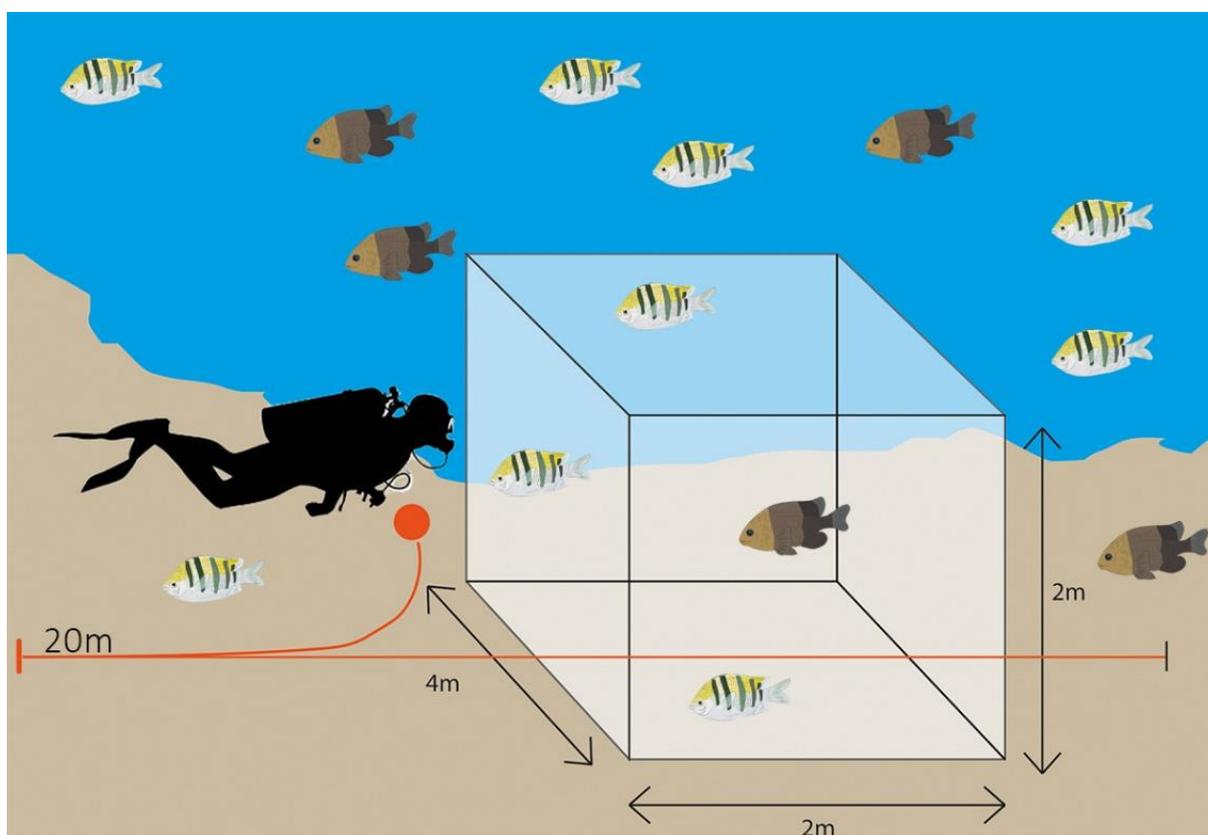


Figura 4. Metodología de censo visual de peces arrecifales mediante transecto de banda.

La metodología utilizada para recolectar especímenes fue mediante estaciones cerradas (EC) el cual consiste en usar una red y aceite de clavo (*Eugenia aromatica*) como anestésico. La EC se realizó con una red cónica de luz de malla de 0.5 mm y 0.4 m² de área de fondo. Se seleccionaron estructuras rocosas y coralinas las cuales fueron cubiertas con la malla y posteriormente se procedió a verter dentro de la red un litro de solución alcohólica de etanol (96%) y aceite de clavo con una concentración final del 10% (100

ml de aceite clavo en 900 ml de etanol) (Figura 5). Se recolectaron todos los peces afectados por el anestésico, fueron colocados en bolsas de malla y fueron trasladados a la Sub-Estación Bahía de Los Ángeles del CICESE, en donde posteriormente se registró su peso con una balanza de campo marca Mageek con una precisión de 0.001g y su longitud total con un vernier digital (Ackerman & Bellwood, 2002; Allen et al., 1992; Griffiths, 2000).

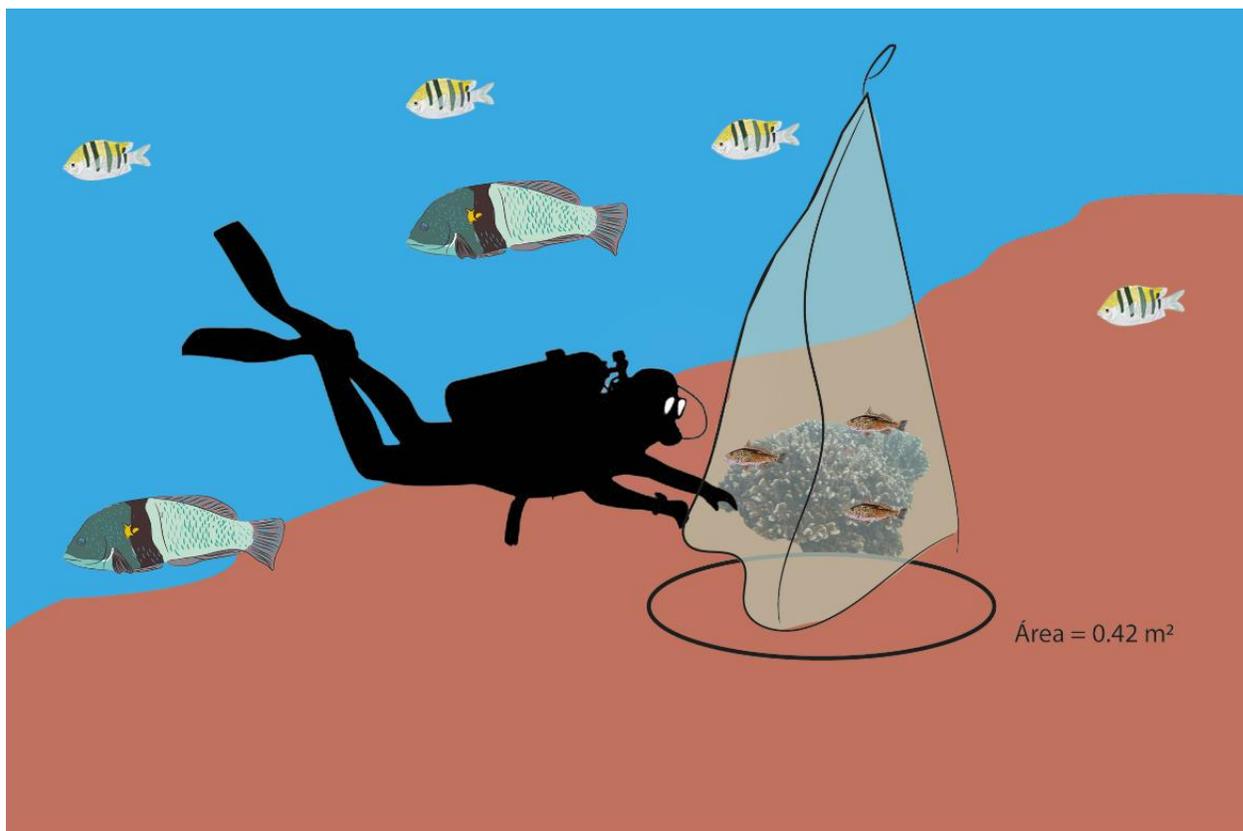


Figura 5. Metodología de recolección de peces criptobentónicos mediante estación cerrada, se recubre la estructura (roca o coral), se procede a verter el anestésico dentro de la red y finalmente se recolectan los peces en bolsas de malla.

Para realizar la catalogación de la fauna conspicua empleando CV, se llevó a cabo por buzos experimentados en el monitoreo de comunidades arrecifales *in situ* y fueron corroboradas empleando el uso de guías especializados para la identificación de peces como Allen et al. (2003) y Humann & DeLoach, (2004). En el caso de especies criptobentónicas, se identificaron en laboratorio empleando claves taxonómicas, libros y recursos en línea disponibles como: Allen et al. (2003); Allen & Robertson, (1998); Allen et al. (2006); Eschmeyer et al. (1983); Fricke et al. (2023); Humann & DeLoach, (2004) y Thomson et al. (2000).

2.3 Análisis de datos

2.3.1 Esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo se analizó mediante la generación de curvas de acumulación de especies (CAE) empleando estimadores no paramétricos como Chao2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap que considera la rareza de especies basada en incidencias (únicas, duplicadas). Las CAE se construyeron mediante el uso de la función *poolaccum* de la paquetería *vegan* versión 2.6-4 (Oksanen et al., 2022) implementado en el ambiente de programación R v4.1.1 (R Core Team, 2013).

Tabla 2. Unidades muestrales para cada sitio de recolecta.

Unidades Muestrales		Bahía de Los Ángeles	Parque Nacional Huatulco
Profundidad	Somero	17	18
	Profundo	25	26
Estación	Cálida	26 (octubre 2022)	21 (agosto 2022)
	Fría	16 (marzo 2022)	23 (enero 2023)
Método	Censo visual	24	24
	Estación cerrada	18	20

2.3.2 Riqueza y Diversidad

La riqueza de especies se estimó al contabilizar el número de especies presentes en cada unidad de muestreo. Posteriormente, la diversidad de especies de peces arrecifales se estimó mediante el método descrito por Chao et al. (2014), empleando la paquetería iNEXT R (Chao et al., 2021) en el ambiente de programación R v4.1.1 (R Core Team, 2013).

iNEXT es un método analítico basado en la estimación de los números de Hill, que genera estimadores de riqueza de especies total (rarificada y extrapolada) ($q = 0$), el exponencial del índice de diversidad de Shannon ($q = 1$) y el índice de diversidad de Simpson ($q = 2$). Los intervalos de confianza del 95% se obtuvieron mediante el método de Bootstrap con 9999 repeticiones de la muestra de referencia (Anderson et al., 2006).

2.3.3 Patrones de variación espacio temporal

La riqueza de especies (S) se estimó como el número total de especies registradas por cada transecto, para cada profundidad (somero – profundo) y cada estación del año (fría – cálida). La abundancia se analizó con base en el número de individuos registrados en cada transecto. La biomasa de las especies se estimó con la formula $W = aL^b$, en donde W es la biomasa en gramos, L es la longitud en centímetros; a y b son las constantes reportadas para cada especie en artículos especializados y en la base de datos Fishbase (Froese & Pauly, 2023; Galland et al., 2017). La prueba no paramétrica Mann-Whitney U test se utilizó para comparar la biomasa del ensamblaje de PACs versus los PACr, con 60 datos de biomasa extraídos de manera aleatoria.

Para explorar los patrones espacio temporales de los ensamblajes de peces arrecifales a diferentes profundidades y estaciones se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) (Quinn & Keough, 2002). Posteriormente se realizó la comparación espacio temporal de cada ensamblaje de peces arrecifales mediante el análisis estadístico PERMANOVA utilizando los datos de riqueza, abundancia y biomasa (Huang et al., 2022). Se utilizó el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) de dos vías para estimar la contribución de las especies a la disimilitud promedio entre (i) profundidades y (ii) estaciones (Clarke, 1993). El análisis SIMPER fue realizado con base en la matriz de similitud de Bray-Curtis basado en los datos de abundancia y biomasa de las especies en el software Primer 6 versión 6.1.16.

2.3.4 Comparación de métodos de muestreo

Se generaron curvas de acumulación de especies para cada sitio y se examinó cuantas especies fueron detectadas con cada método de muestreo censo visual (CV) y estación cerrada (EC). Posteriormente se implementaron análisis nMDS para observar los agrupamientos de las especies con base en el método de monitoreo utilizado (Quinn & Keough, 2002). Finalmente con la finalidad de detectar diferencias en la riqueza, abundancia y biomasa entre los dos métodos de muestreo se utilizó el análisis estadístico PERMANOVA de una vía con 999 permutaciones.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Caracterización del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos

Las curvas de acumulación de especies para el total de registros incluyendo peces arrecifales conspicuos y peces arrecifales criptobentónicos, evidenciaron que el esfuerzo de muestreo fue adecuado en las dos ANPs (Figura 6). Para BLA se obtuvo una riqueza observada (S_{obs}) de 43 especies y los estimadores predijeron entre 49 a 59 especies. La S_{obs} de BLA representa el 80% del promedio de los estimadores no paramétricos basados en incidencias. Al comparar el valor de S_{obs} con la estimada, el valor más alto fue estimado por Jackknife 2 con 59 especies, por lo que faltarían aproximadamente 16 especies por ser registradas. Para el PNH se obtuvo una S_{obs} de 62 especies y los estimadores no paramétricos sugieren que existe una riqueza de especies de entre 71 a 93 especies. La S_{obs} de PNH representa el 79.75% del promedio de los estimadores. Al comparar el valor de la S_{obs} con la estimada más alta por Jackknife 2 que fue de 93 especies, aun faltarían 30 especies por ser registradas. Los valores para cada estimador se presentan en la Tabla 8 de Anexos.

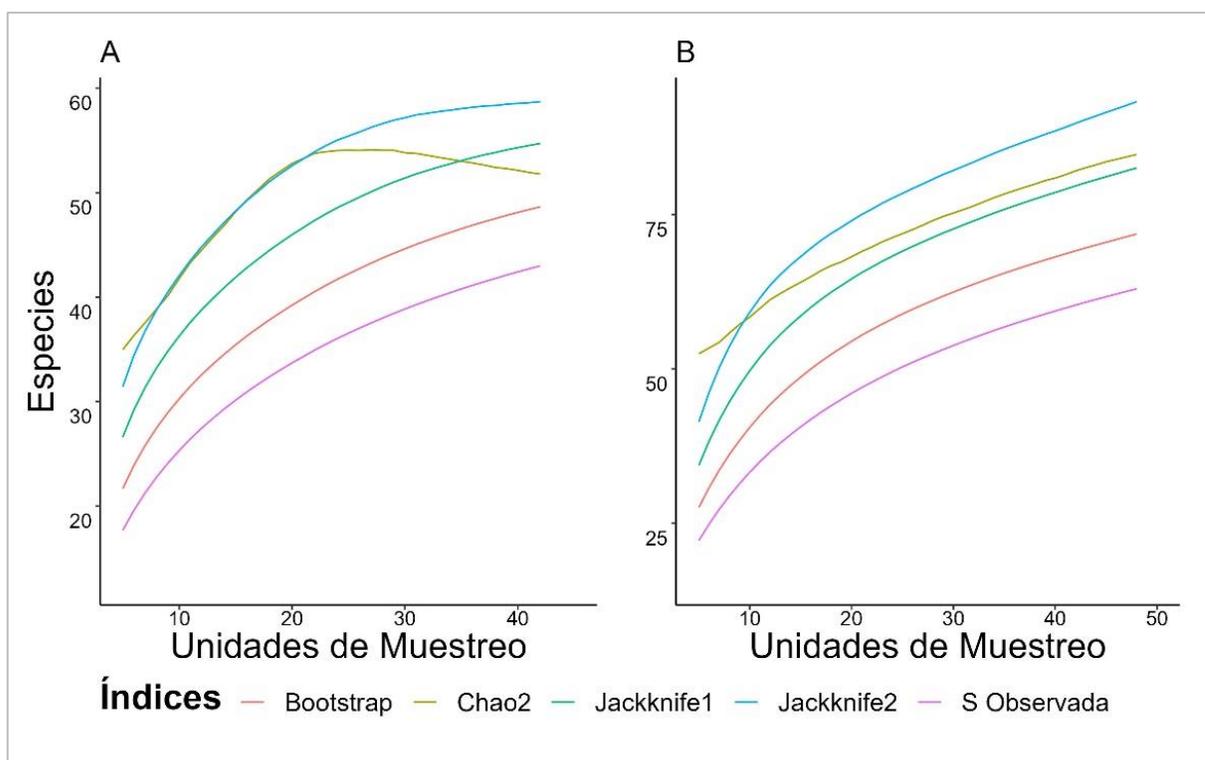


Figura 6. Curva de acumulación de especies global para A) Bahía de Los Ángeles y B) Parque Nacional Huatulco.

3.1.1 Composición taxonómica

Tabla 3. Especies registradas en Bahía de Los Ángeles y en el Parque Nacional Huatulco, marzo 2022 y enero 2023. BLA: Bahía de Los Ángeles; PNH: Parque Nacional Huatulco.

	Familia	Especie	Estación cerrada		Censo visual	
			BLA	PNH	BLA	PNH
Peces Arrecifales Criptobentónicos	Apogonidae	<i>Apogon retrosella</i> (Gill, 1862)	*	*		
		<i>Hypsoblennius gentilis</i> (Girard, 1854)	*			
	Blennidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i> Jordan & Evermann, 1898				*
		<i>Plagiotremus azaleus</i> (Jordan & Bollman, 1890)				*
	Chaenopsidae	<i>Acanthemblemaria crockeri</i> Beebe & Tee-Van, 1938	*			
		<i>Chaenopsis alepidota</i> (Gilbert, 1890)				*
		<i>Coralliozetus boehlkei</i> Stephens, 1963		*		
		<i>Ekemblemaria myersi</i> Stephens, 1963		*		
		<i>Emblemaria piratica</i> Ginsburg, 1942		*		
		<i>Protemblemaria bicirrus</i> (Hildebrand, 1946)		*		
	Gobiesocidae	<i>Gobiesox adustus</i> Jordan & Gilbert, 1882		*		
	Gobiidae	<i>Barbulifer pantherinus</i> (Pellegrin, 1901)	*			
		<i>Chriolepis zebra</i> Ginsburg, 1938	*			*
		<i>Chriolepis semisquamata</i> (Rutter, 1904)	*			
		<i>Coryphopterus urospilus</i> Ginsburg, 1938	*	*		*
		<i>Elacatinus puncticulatus</i> (Ginsburg, 1938)	*	*		*
		<i>Gymneleotris seminuda</i> (Günther, 1864)		*		
		<i>Lythrypnus dalli</i> (Gilbert, 1890)	*			*
		<i>Lythrypnus pulchellus</i> (Gilbert, 1890)	*			*
		<i>Tigrigobius digueti</i> (Pellegrin, 1901)	*			
		<i>Tigrigobius janssi</i> (Bussing, 1981)		*		
	Labrisomidae	<i>Malacoctenus mexicanus</i> Springer, 1959		*		
<i>Malacoctenus tetranemus</i> (Cope, 1877)					*	
<i>Malacoctenus zonifer</i> (Jordan & Gilbert, 1882)					*	
<i>Malacoctenus hubbsi</i> Springer, 1959		*				
<i>Paraclinus mexicanus</i> (Gilbert, 1904)			*			
<i>Starksia grammilaga</i> Rosenblatt & Taylor, 1971			*			
	<i>Starksia spinipenis</i> (Al-Uthman, 1960)	*				
	<i>Xenomedeia rhodopyga</i> Rosenblatt & Taylor, 1971	*				
Tripterygiidae	<i>Crocodilichthys gracilis</i> Allen & Robertson, 1991	*			*	
	<i>Enneanectes carinalis</i> (Jordan & Gilbert, 1882)		*			
	<i>Enneanectes macrops</i> Rosenblatt, Miller & Hastings, 2013		*			
Pec	Acanthuridae	<i>Prionurus laticlavus</i> (Valenciennes, 1846)				*
	Balistidae	<i>Balistes polylepsis</i> Steindachner, 1876			*	*

	<i>Sufflamen verres</i> (Gilbert & Starks, 1904)		*	
Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i> Günther, 1860			*
	<i>Johnrandallia nigrirrostris</i> (Gill, 1862)			*
Cirrhitidae	<i>Cirrhichthys oxycephalus</i> (Bleeker, 1855)	*		*
	<i>Cirrhitis rivulatus</i> Valenciennes, 1846			*
Dactyloscopidae	<i>Dactyloscopus fallax</i> Dawson, 1975	*		
Dinematichthyidae	<i>Ogilbia</i> sp	*		
Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758			*
	<i>Diodon hystrix</i> Linnaeus, 1758			*
Fistulariidae	<i>Fistularia commersonii</i> Rüppell, 1838			*
Haemulidae	<i>Anisotremus caesius</i> (Jordan & Gilbert, 1882)		*	
	<i>Haemulon maculicauda</i> (Gill, 1862)			*
	<i>Haemulon sexfasciatum</i> Gill, 1862		*	*
	<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan & Gilbert, 1882)			*
Holocentridae	<i>Myripristis leiognathus</i> Valenciennes, 1846			*
	<i>Sargocentron suborbitale</i> (Gill, 1863)		*	*
Kyphosidae	<i>Kyphosus elegans</i> (Peters, 1869)			*
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)		*	*
	<i>Halichoeres chierchiae</i> Di Caporiacco, 1948		*	*
	<i>Halichoeres dispilus</i> (Günther, 1864)	*		*
	<i>Halichoeres nicholsi</i> (Jordan & Gilbert, 1882)		*	*
	<i>Halichoeres notospilus</i> (Günther, 1864)		*	*
	<i>Thalassoma lucasanum</i> (Gill, 1862)			*
Lutjanidae	<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters, 1869)		*	*
	<i>Lutjanus novemfasciatus</i> Gill, 1862		*	
Monacanthidae	<i>Aluterus scriptus</i> (Osbeck, 1765)			*
	<i>Cantherhines dumerilii</i> (Hollard, 1854)			*
Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i> (Gill, 1862)			*
Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelii</i> (Gill, 1862)		*	*
	<i>Chromis atrilobata</i> Gill, 1862			*
	<i>Holacanthus passer</i> Valenciennes, 1846			*
	<i>Microspathodon dorsalis</i> (Gill, 1862)			*
	<i>Pomacanthus zonipectus</i> (Gill, 1862)		*	
	<i>Stegastes acapulcoensis</i> (Fowler, 1944)		*	*
	<i>Stegastes flavilatus</i> (Gill, 1862)		*	*
	<i>Stegastes rectifraenum</i> (Gill, 1862)	*		*
Scaridae	<i>Scarus compressus</i> (Osburn & Nichols, 1916)		*	
Sciaenidae	<i>Pareques</i> sp			*
Scorpaenidae	<i>Scorpaenodes xyris</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	*	*	
Serranidae	<i>Cephalopholis panamensis</i> (Steindachner, 1876)		*	*
	<i>Epinephelus labriformis</i> (Jenyns, 1840)			*
	<i>Mycteroperca rosacea</i> (Streets, 1877)		*	
	<i>Paralabrax auroguttatus</i> Walford, 1936		*	
	<i>Paralabrax maculatofasciatus</i> (Steindachner, 1868)		*	

	<i>Paranthias colonus</i> (Valenciennes, 1846)				*
	<i>Pseudogramma thaumasia</i> (Gilbert, 1900)	*			
	<i>Rypticus bicolor</i> Valenciennes, 1846				*
	<i>Serranus psittacinu</i> Valenciennes, 1846	*	*	*	
Sparidae	<i>Calamus brachysomus</i> (Lockington, 1880)			*	
	<i>Arothron meleagris</i> (Anonymous, 1798)				*
Tetraodontidae	<i>Canthigaster punctatissima</i> (Günther, 1870)				*
	<i>Sphoeroides annulatus</i> (Jenyns, 1842)			*	
Urotrygonidae	<i>Urobatis concentricus</i> Osburn & Nichols, 1916			*	

De manera global, empleando los dos métodos de muestreo (censo visual y estación cerrada) se registraron un total de 4,859 individuos (CV= 4,502, EC= 357), repartidos en 31 familias, 72 géneros y 88 especies. Para BLA, se registraron 43 especies pertenecientes a 35 géneros de 19 familias, en donde Gobiidae (ocho especies), Labrisomidae (cinco especies) Serranidae (cinco especies) y Labridae (cuatro especies) fueron las familias mejor representadas. Para el PNH, se registraron 62 especies repartidas en 28 familias y 53 géneros, en donde las familias Labridae, y Serranidae fueron las familias más representadas con seis especies cada una, seguido de las familias Pomacentridae (cinco especies) Chaenopsidae (cinco especies) y Gobiidae (cuatro especies).

Empleando los censos visuales se registraron 62 especies, mientras que en las estaciones cerradas se registraron 38 especies; de estas, 12 especies fueron compartidas tanto en censos visuales como en estaciones cerradas. Agrupándolos por su tamaño máximo, se identificaron 33 especies de peces arrecifales criptobentónicos, pertenecientes a 7 familias y 56 especies de peces arrecifales conspicuos pertenecientes a 25 familias (Tabla 3).

3.1.2 Estructura de la comunidad íctica

En BLA, para los censos visuales (80 m²), estimamos en promedio 5.91 ±2.30 especies por metro cuadrado, una abundancia de 0.28 ±0.14 ind m⁻² y una biomasa de 0.33 ±0.5 g m⁻². Las especies más abundantes registradas mediante CV fueron *Stegastes rectifraenum* (206 individuos), *Crocodilichthys gracilis* (49 individuos) y *Halichoeres nicholsi* (38 individuos), mientras que *Calamus brachysomus* (397.96 g m⁻²) y *S. rectifraenum* (119.71 g m⁻²) fueron las especies con mayor contribución en biomasa. En las estaciones cerradas se registraron 13.8 ±8.42 especies por metro cuadrado, una abundancia de 64.2 ±134.87 ind m⁻² y una biomasa de 51.47 ±111.79 g m⁻², en donde las especies con mayor abundancia fueron *Elacatinus puncticulatus* (59 individuos) y *C. gracilis* (43 individuos), por otro lado, las especies con mayor

contribución en términos de biomasa fueron *C. gracilis* (146.58 g m⁻²), *S. rectifraenum* (107.5 g m⁻²) y *Apogon retrosella* (65.20 g m⁻²).

En el Parque Nacional Huatulco los censos visuales permitieron estimar en promedio 0.12 ±0.03 especies, una abundancia de 2.06 ±1.08 y una biomasa de 36.58 ±53.115 g por metro cuadrado, en donde las especies más abundantes fueron *Thalassoma lucasanum* (2147 individuos), *Stegastes acapulcoensis* (656 individuos) y *Chromis atrilobata* (192). Las especies que registraron mayor biomasa fueron *Microspathodon dorsalis* (216.71 g m⁻²), *S. acapulcoensis* (149.45 g m⁻²) y *Prionurus laticlavious* (145.79 g m⁻²). Mientras que las estaciones cerradas permitieron estimar un promedio de 2.83 ±2.31 especies, una abundancia de 4.70 ±5.58 individuos y una biomasa de 7.93 ±15.67 g m⁻², en donde las especies más abundantes fueron *Starksia spinipenis* (23 individuos) y *Scorpaenodes xyris* (20 individuos). Las especies con mayor biomasa fueron *Cirrhitichthys oxycephalus* (71.76 g m⁻²), *Scorpaenodes xyris* (39.35 g m⁻²) y *Stegastes flavilatus* (31.15 g m⁻²).

De acuerdo con la clasificación para catalogar a los peces como criptobentónicos (<5 cm de longitud total en la etapa adulta), siguiendo los criterios de Brandl et al. (2018), en BLA se registraron 18 especies de PACr pertenecientes a seis familias, siendo Gobiidae y Labrisomidae las más representadas con ocho y cinco especies respectivamente. En el caso de PACs se registraron 25 especies pertenecientes a 13 familias de las cuales Serranidae y Labridae fueron las más representadas con cinco y cuatro especies respectivamente.

Para el PNH se registraron un total de 19 especies de PACr lo que representa el 30.16% de las especies registradas, pertenecientes a siete familias, en donde Chaenopsidae con cinco especies, Labrisomidae y Gobiidae con 4 especies, fueron las más diversas. Para los PACs se registraron 43 especies representando el 69.84% restante y pertenecientes a 20 familias, siendo Labridae, Pomacentridae y Serranidae las más representadas con seis especies cada una (Figura 8).

La estimación basada en muestras de la riqueza y diversidad de especies de peces arrecifales según los números de Hill para los dos sitios de estudio. El PNH tuvo los valores de riqueza y diversidad más altos, mientras que BLA tuvo los valores más bajos. De manera particular en cuanto a la riqueza de especies PNH tuvo significativamente más especies ($q = 0$) que BLA. En cuanto a la diversidad según el índice de Shannon ($q = 1$) el PNH tuvo una diversidad significativamente más alta que BLA. El índice de Simpson ($q = 2$) en BLA está por encima del PNH; sin embargo, los intervalos de confianza se solapan lo que indica que no existe una diferencia significativa (Figura 9).



Figura 7. Abundancia relativa global (censos visuales y estaciones cerradas) de peces arrecifales registrados para los dos sitios de muestreo, Bahía de Los Ángeles (BLA) y el Parque Nacional Huatulco (PNH).

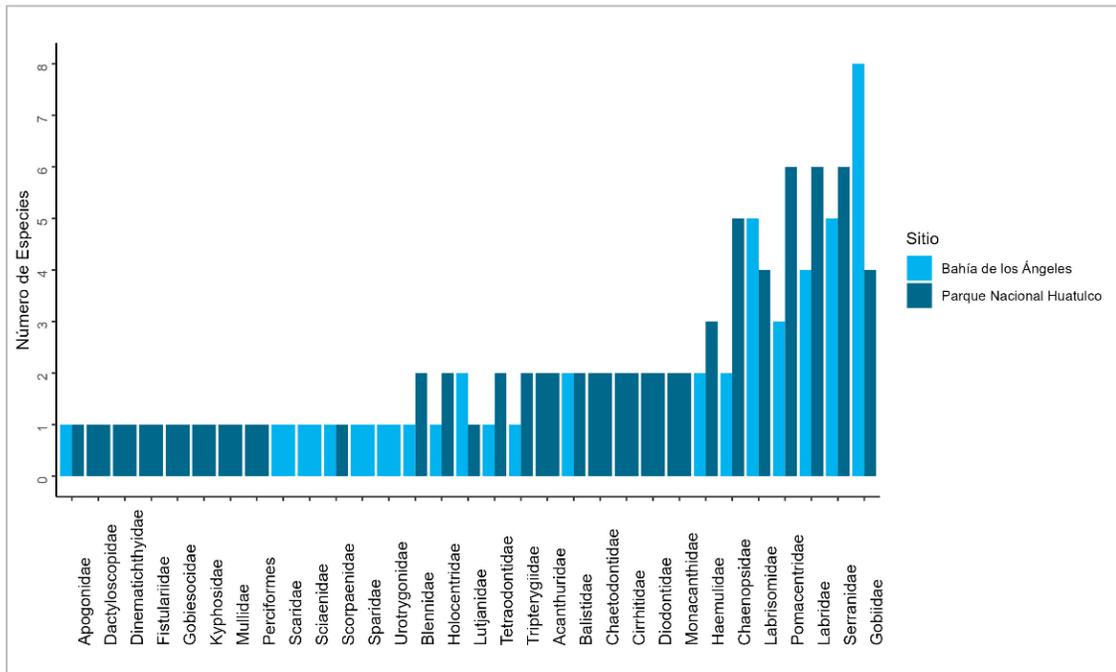


Figura 8. Número de especies por familia de peces registrados en Bahía de Los Ángeles, Baja California y el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca.

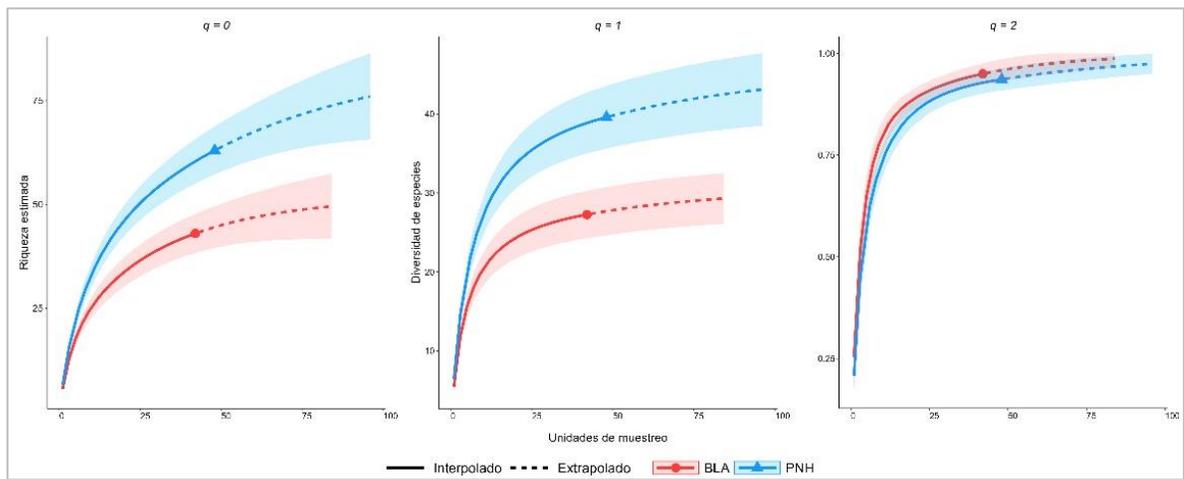


Figura 9. Diversidad de peces arrecifales según los números de Hill en Bahía de Los Ángeles (BLA) y el Parque Nacional Huatulco (PNH). Riqueza de especies (q = 0), Diversidad de Shannon (q = 1) y Diversidad de Simpson (q = 2).

Al seleccionar de manera aleatoria y comparar la biomasa de 60 individuos de cada ensamblaje (PACs vs PACr) de cada sitio por separado, se observó que los PACr representan la mayor biomasa por metro cuadrado en el arrecife, representado el 80% del total de biomasa. Se observaron diferencias estadísticamente significativas en BLA (Mann-Whitney U test = -5.1229, $p < 0.05$; Figura 10.A) y en el PNH (Mann-Whitney U test = -2.4407, $p = 0.014$; Figura 10.B).

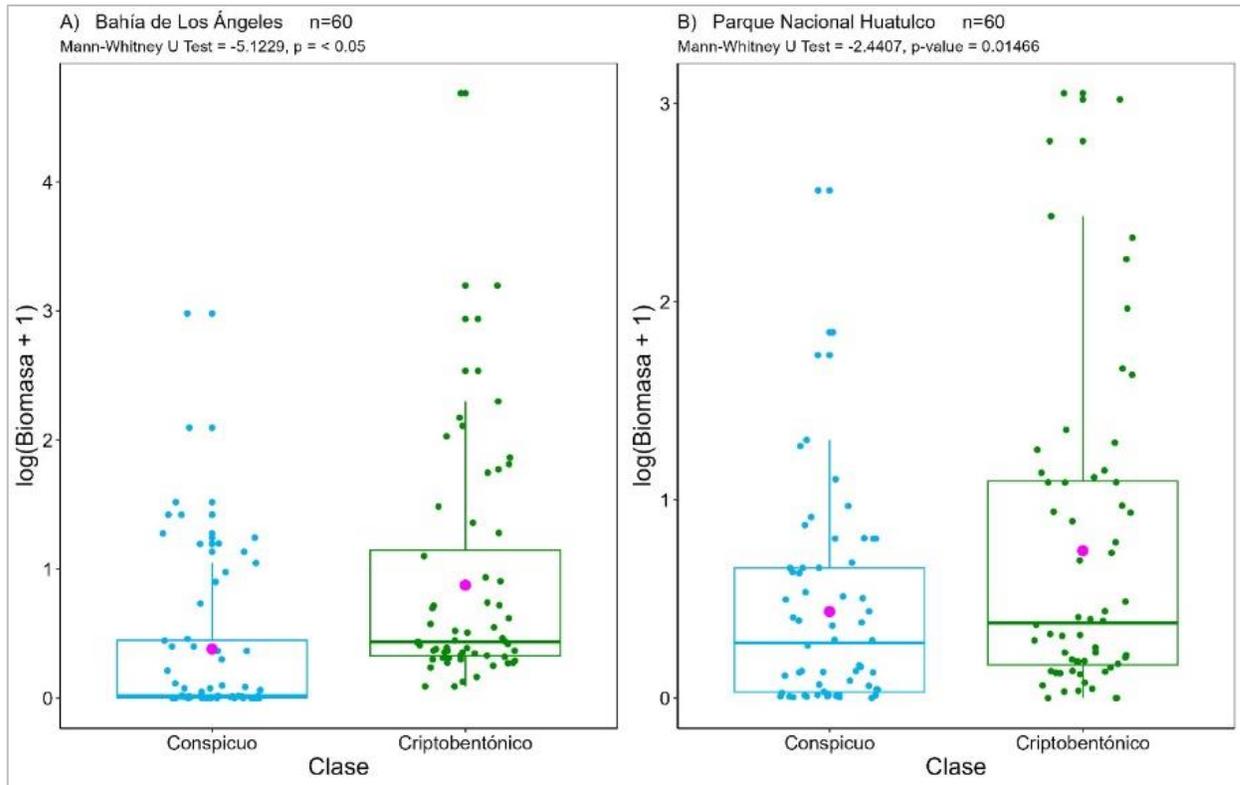


Figura 10. Comparación de la biomasa de 60 individuos seleccionados aleatoriamente de un universo muestral para A) Bahía de Los Ángeles 783 (PACs = 435, PACr = 348) individuos y B) Parque Nacional Huatulco 4,076 (PACs = 3,985, PACr = 91).

3.2 Variación espacio-temporal de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos

Debido a que los valores de riqueza, abundancia y biomasa no cumplen con el supuesto de homogeneidad de varianza en más del 50% de los datos, se realizaron pruebas no paramétricas. Los gráficos nMDS para la estructura del ensamblaje de PACs en BLA muestran una separación espacio temporal (Figura 11.A-C). En la estructura del ensamblaje de PACr se observa una agrupación estacional y no espacial (Figura 11.D-F). En el PNH no se observa ningún tipo de agrupación espacio temporal del ensamblaje de PACs y PACr (Figura 12 A-F). Los nMDS para la estructura del ensamblaje de PACs de BLA por separado muestran

patrones espaciales y temporales (Anexo 1), mientras que para los PACr los patrones observados fueron estacionales (Anexo 2). En el caso del PNH, los PACs presentaron patrones espaciales de la riqueza y temporales de la biomasa (Anexo 3), por otro lado para los PACr se observó patrones estacionales de la riqueza y biomasa (Anexo 4).

Tabla 4. Resultados del análisis PERMANOVA.

PERMANOVA			Riqueza		Abundancia		Biomasa (g m ⁻²)	
			Pseudo F	p	Pseudo F	p	Pseudo F	p
BLA	Prof	PACs	3.335	0.004	2.038	0.035	2.911	0.006
		PACr	1.822	0.142	1.730	0.112	1.666	0.109
	Est	PACs	5.829	0.001	8.014	0.001	8.013	0.001
		PACr	9.113	0.001	9.069	0.001	5.264	0.001
	Prof * Est	PACs	2.122	0.043	2.343	0.026	3.057	0.009
		PACr	0.978	0.405	0.966	0.443	1.806	0.064
PNH	Prof	PACs	0.789	0.052	1.009	0.395	1.170	0.269
		PACr	2.326	0.031	2.168	0.031	1.746	0.052
	Est	PACs	0.991	0.399	1.370	0.185	2.307	0.015
		PACr	2.028	0.053	2.074	0.035	1.305	0.182
	Prof * Est	PACs	0.900	0.442	0.998	0.371	1.313	0.190
		PACr	1.095	0.380	1.152	0.314	0.853	0.605

*Los números resaltados en negrita indican valores de significancia < 0.05. Profundidad (Prof): somero y profundo. Estación (Est): cálida y fría. Peces arrecifales criptobentónicos (PACr). Peces arrecifales conspicuos (PACs).

El análisis PERMANOVA mostró variaciones espacio temporales significativas en el ensamblaje de PACs de BLA cuando se analizó la riqueza (Pseudo F = 2.122, p = 0.043), abundancia (Pseudo F = 2.34, p = 0.026) y biomasa (Pseudo F = 3.0573, p = 0.009). El ensamblaje de PACr no presenta variaciones espacio temporales significativas (Tabla 4). En el PNH no se observaron variaciones espacio temporales significativas para ninguno de los dos ensamblajes estudiados. Se realizaron pruebas por separado para profundidad y estacionalidad (Tabla 4).

Debido a que el ensamblaje de PACs en BLA presentó variaciones espacio temporales estadísticamente significativas, se realizó un análisis SIMPER para determinar las especies que generaron las mayores contribuciones a estas variaciones (Tabla 5). Con base en los datos de abundancia, siete especies generaron el 58.18% de disimilitud entre los ensamblajes de profundo y somero, mientras que cinco especies generaron el 93.78% de disimilitud entre los ensamblajes de la estación fría y cálida. Con base en

los datos de biomasa tres especies generaron el 73.32% y 97.57% de la disimilitud espacio temporal respectivamente del ensamblaje (Espacial: *Calamus brachysomus*, 39.66%; *Stegastes rectifraenum*, 16.71%; *Haemulon sexfasciatum*, 14.45%. Temporal: *Stegastes rectifraenum*, 39.28%; *Calamus brachysomus*, 29.44%; *Haemulon sexfasciatum*, 5.23%) (Tabla 5).

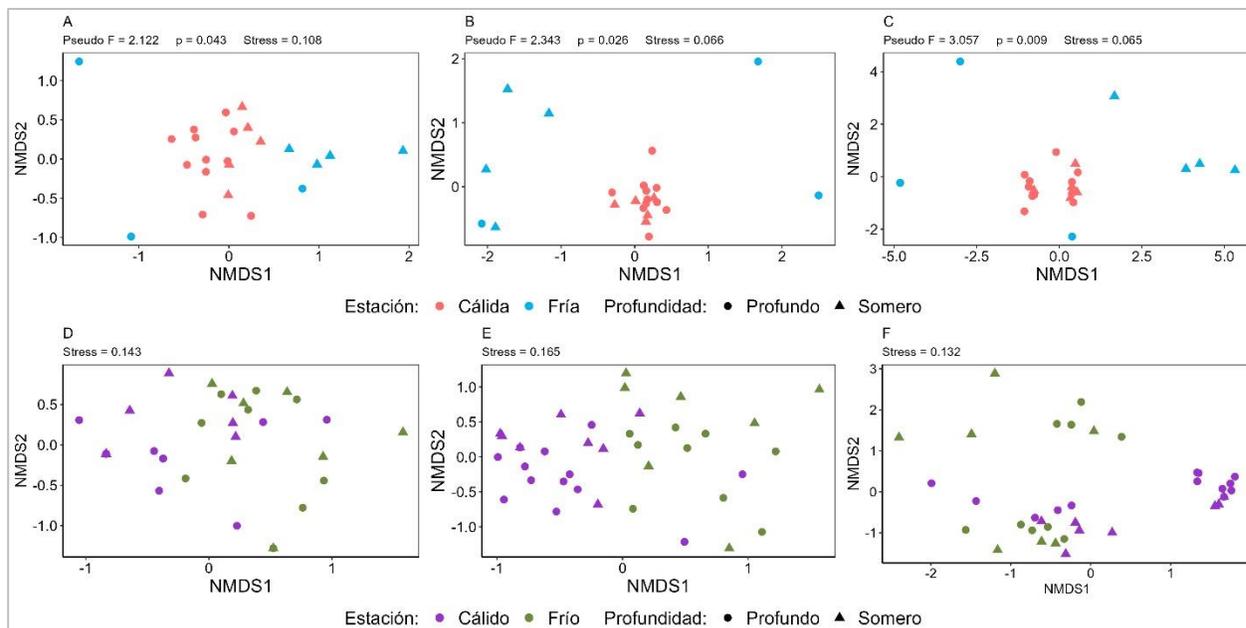


Figura 11. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la (A) riqueza, (B) abundancia y (C) biomasa del ensamblaje de PACs entre estación y profundidad, para la (D) riqueza, (E) abundancia y (F) biomasa del ensamblaje de PACr en Bahía de Los Ángeles basados en la similitud de Bray-Curtis.

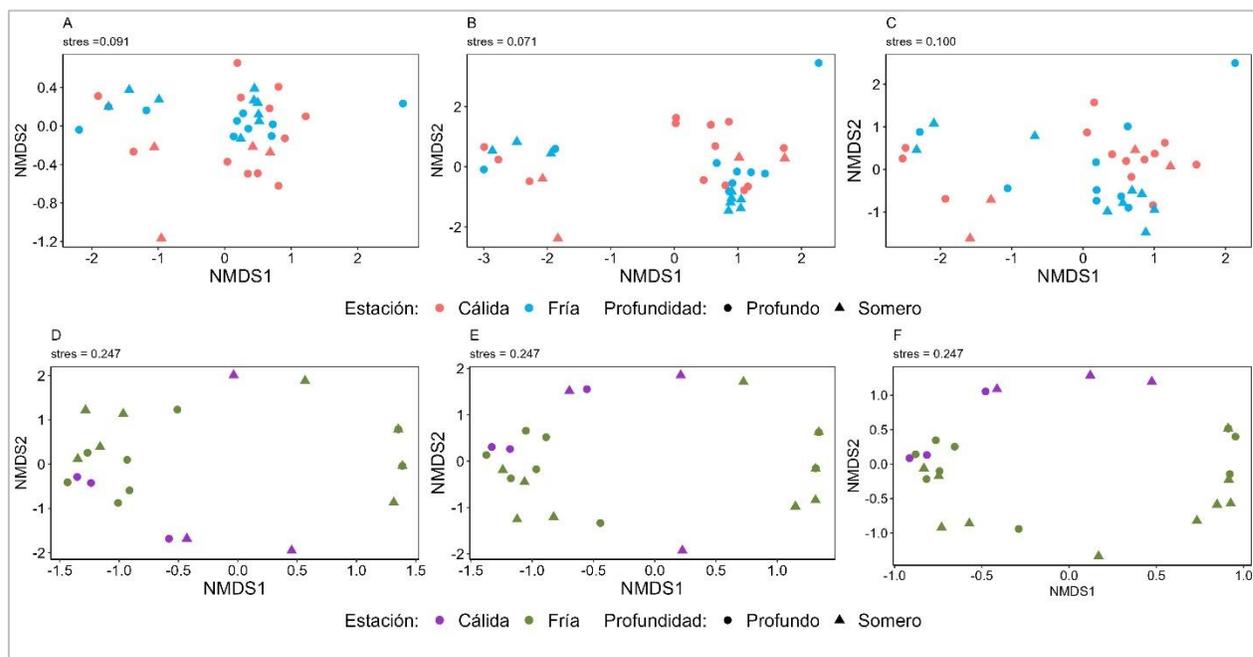


Figura 12. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la (A) riqueza, (B) abundancia y (C) biomasa del ensamblaje de PACs entre estación y profundidad, para la (D) riqueza, (E) abundancia y (F) biomasa del ensamblaje de PACr en el Parque Nacional Huatulco basados en la similitud de Bray-Curtis.

Tabla 5. Resultados análisis SIMPER de dos vías, con los porcentajes de disimilitud entre (i) estaciones y (ii) profundidades en base a las abundancias y biomásas del ensamblaje de PACs de BLA.

Abundancia						
Bahía de Los Ángeles PACs			Grupos Profundo & Somero			
Porcentaje de disimilitud = 58.18%	Grupo Profundo	Grupo Somero				
Especies	Prom.Abund	Prom.Abund	Prom.Dis	Dis/SD	Contrib.%	Acum.%
<i>Stegastes rectifraenum</i>	9.00	8.00	12.41	1.21	21.33	21.33
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0.00	1.11	6.27	0.43	10.77	32.10
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0.00	1.44	5.53	0.35	9.50	41.60
<i>Abudefduf troschelii</i>	1.13	1.33	4.86	0.65	8.36	49.96
<i>Calamus brachysomus</i>	1.13	0.22	4.35	0.62	7.48	57.44
<i>Halichoeres nicholsi</i>	1.80	1.22	4.06	0.93	6.98	64.41
<i>Serranus psittacinus</i>	1.20	0.89	3.63	0.76	6.24	70.65

Grupos Fría & Cálida						
Porcentaje de disimilitud = 93.78%	Grupo Fría	Grupo Cálida				
Especies	Prom.Abund	Prom.Abund	Prom.Dis	Dis/SD	Contrib.%	Acum.%
<i>Stegastes rectifraenum</i>	0.75	12.56	43.43	2.84	46.31	46.31
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0.00	2.38	8.45	1.12	9.01	55.32
<i>Serranus psittacinus</i>	0.00	1.63	5.56	0.77	5.93	61.25
<i>Abudefduf troschelii</i>	0.00	1.81	5.49	0.52	5.86	67.11
<i>Paralabrax auroguttatus</i>	0.00	1.38	5.00	0.83	5.33	72.44

Biomasa						
Bahía de Los Ángeles PACs			Grupos Profundo & Somero			
Porcentaje de disimilitud = 73.32%	Grupo Profundo	Grupo Somero				
Especies	Prom.Abund	Prom.Abund	Prom.Dis	Dis/SD	Contrib.%	Acum.%
<i>Calamus brachysomus</i>	24.04	4.15	29.08	0.95	39.66	39.66
<i>Stegastes rectifraenum</i>	12.47	4.47	12.25	0.61	16.71	56.37
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0.00	1.47	10.59	0.38	14.45	70.82

Grupos Fría & Cálida						
Porcentaje de disimilitud = 97.57%	Grupo Fría	Grupo Cálida				
Especies	Prom.Abund	Prom.Abund	Prom.Dis	Dis/SD	Contrib.%	Acum.%
<i>Stegastes rectifraenum</i>	13.49	7.46	38.33	1.54	39.28	39.28
<i>Calamus brachysomus</i>	0.12	24.81	28.72	0.82	29.44	68.72
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	1.66	0.00	5.11	0.48	5.23	73.95

3.3 Comparación de los métodos de muestreo

3.3.1 Bahía de Los Ángeles

Los censos visuales permitieron registrar 33 especies (media = 5.91 ± 2.30) pertenecientes a 27 géneros y 16 familias (Figura 12.A). La abundancia total fue de 539 individuos (media = 22.45 ± 11.60) y una biomasa total de 637.94 g m^{-2} (media = 26.58 ± 40.06). Los estimadores no paramétricos (Chao2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap) sugieren de 37 a 41 especies a partir de los datos obtenidos. Las curvas de acumulación de especies (Figura 13.A) mostraron que la S_{obs} probablemente está próximo a alcanzar la asíntota, representado el 87.77% del promedio de los estimadores.

Tabla 6. Valores calculados por los estimadores no paramétricos.

Estimadores	Bahía de Los Ángeles		Parque Nacional Huatulco	
	Censo visual	Estación cerrada	Censo visual	Estación cerrada
S obs	33	17	42	26
Chao 2	37	40	52	53
Jacknife 1	40	23	53	38
Jacknife 2	41	28	57	48
Bootstrap	37	19	47	31
Promedio	37.6	25.4	50.2	39.2
Porcentaje de la S_{obs} con respecto a los estimadores	87.77	66.92	83.67	66.32

Las estaciones cerradas permitieron obtener una S_{obs} de 17 especies representadas por 15 géneros y ocho familias (Figura 12A). La abundancia total fue de 244 individuos (media = 13.55 ± 11.06) y una biomasa total de $1,126.91 \text{ g m}^{-2}$ (media = 27.16 ± 36.71). Los estimadores no paramétricos estimaron entre 24 a 40 especies. Las curvas de acumulación de especies (Figura 13.B) obtenidas por rarefacción mostraron que la S_{obs} no se encuentra cerca de alcanzar a la asíntota, representan solo el 66.92% del promedio de los estimadores no paramétricos.

El análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) mostró similitud de la ictiofauna registrada mediante censos visuales, además se añadió el factor clase (conspicuo y crípticos) permitiendo

3.3.2 Parque Nacional Huatulco

Los censos visuales permitieron registrar 42 especies (media = 10.12 ± 2.89) pertenecientes a 34 géneros y 17 familias (Figura 12.B). La abundancia total fue de 3963 individuos (media = 165.13 ± 144.45) y una biomasa total de 878.01 g m^{-2} (media = 35.58 ± 53.15). Los estimadores no paramétricos predijeron de 42 a 57 especies a partir de los datos obtenidos. Las curvas de acumulación de especies (Figura 14.A) mostraron que la S_{obs} probablemente está próximo a alcanzar la asíntota, representado el 83.67% del promedio de los estimadores.

Tabla 7. Valores de la prueba PERMANOVA, para comparar los métodos de muestreo y entre clase de peces arrecifales.

PERMANOVA		Riqueza		Abundancia		Biomasa (g m^{-2})	
		Pseudo F	p	Pseudo F	p	Pseudo F	p
BLA	Método	12.817	0.001	8.515	0.001	10.232	0.001
	Clase	23.780	0.001	15.557	0.001	9.446	0.001
PNH	Método	18.781	0.001	10.9104	0.001	5.6946	0.001
	Clase	17.797	0.001	10.0249	0.001	5.1966	0.001

*Los números resaltados en negrita indican valores de significancia < 0.05 . Métodos: Censo visual (CV) y Estación cerrada (EC); Clase: Peces arrecifales conspicuos (PACs) y Peces arrecifales criptobentónicos (PACr).

Las estaciones cerradas permitieron registrar 26 especies (media = 2.83 ± 2.31) pertenecientes a 23 géneros y 14 familias (Figura 12.B). La abundancia total fue de 113 individuos (media = 4.70 ± 5.58) y una biomasa total de 190.41 g m^{-2} (media = 7.93 ± 15.67). Los estimadores no paramétricos predijeron de 26 a 56 especies a partir de los datos obtenidos. Las curvas de acumulación de especies (Figura 14.B) mostraron que la S_{obs} probablemente no está próximo a alcanzar la asíntota, representado el 66.32% del promedio de los estimadores (Tabla 6).

El nMDS mostró similitud de la ictiofauna registrada mediante censos visuales, además se añadió el factor clase (conspicuo y crípticos) permitiendo observar la similitud de los PACs registrados con censos visuales (Figura 15.D- F). Por último, mediante la prueba estadística PERMANOVA se observaron diferencias significativas de la riqueza, abundancia y biomasa de las especies entre los métodos utilizados (Tabla 7).

Solo el 6% de las especies fueron registradas por los dos métodos: *Cirrhichthys oxycephalus*, *Halichoeres dispilus*, *Stegastes acapulcoensis* y *Stegastes flavilatus*.

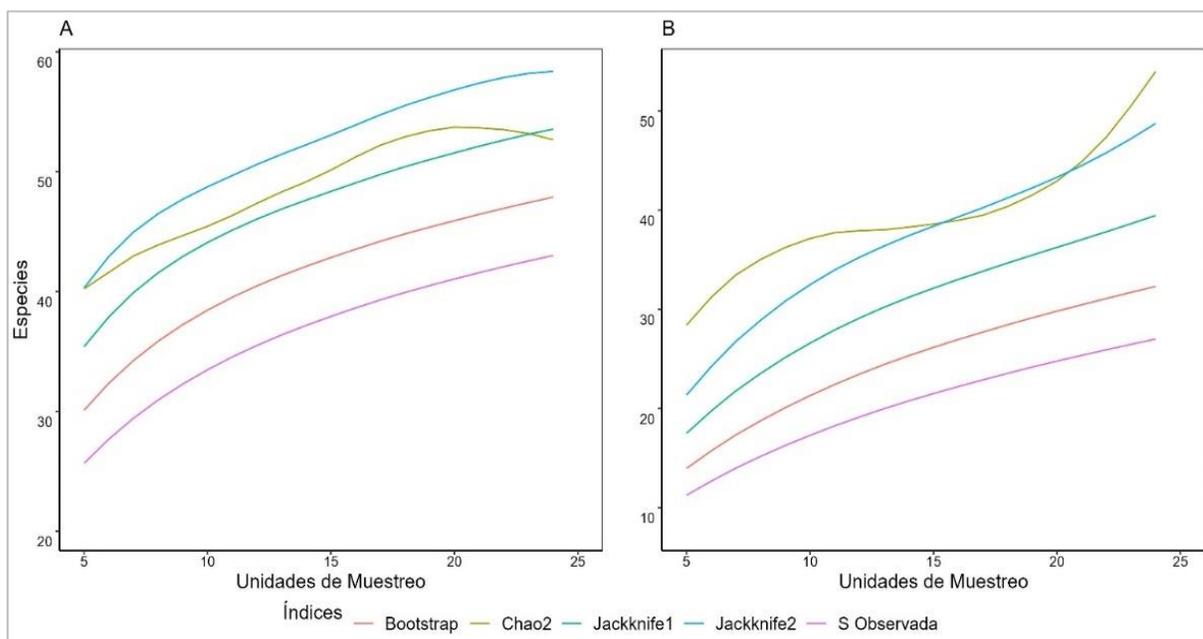


Figura 15. Curvas de acumulación de especies registradas en el Parque Nacional Huatulco, A) Censos visuales y B) Estaciones cerradas.

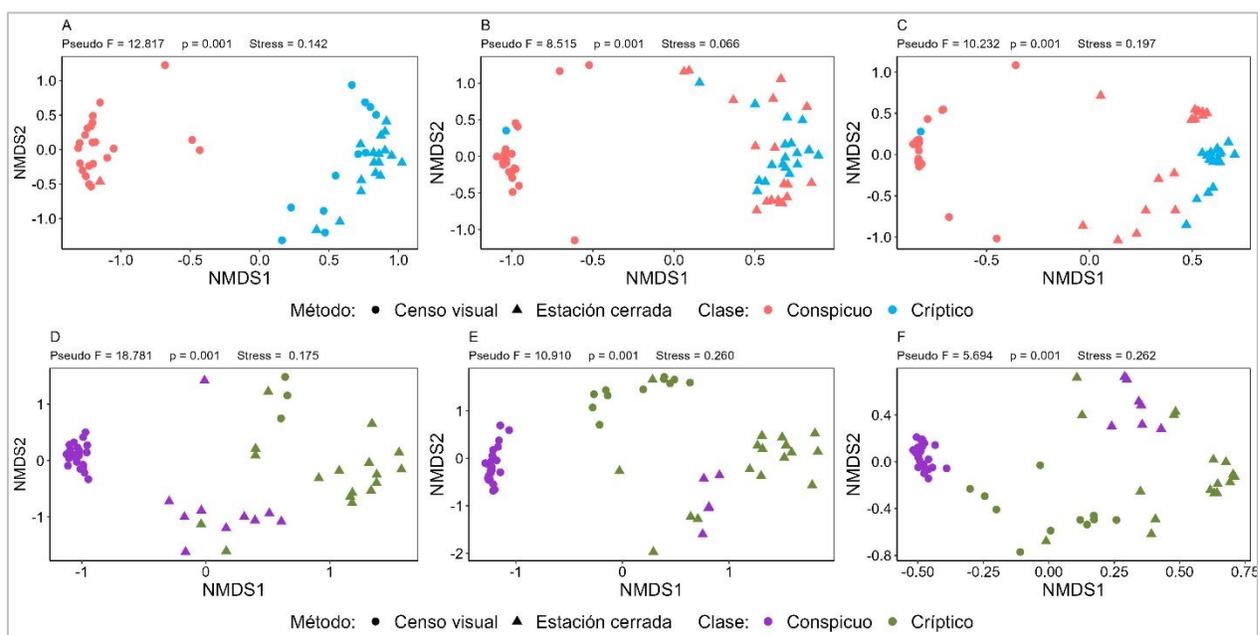


Figura 16. nMDS para la (A) riqueza, (B) abundancia y (C) biomasa del ensamblaje de peces arrecifales de BLA y para la (D) riqueza, (E) abundancia y (F) biomasa del ensamblaje de PNH entre método y clase basados en la similitud de Bray-Curtis.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Caracterización del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos

4.1.1 Composición taxonómica

De manera global, se presenta un listado de 88 especies válidas de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos. En BLA se registraron 43 especies, que representan únicamente el 46% de las especies registradas por Viesca-Lobatón et al. (2008) y el 15% de las especies reportadas por Thompson et al. (2000). Las familias Gobiidae con ocho especies, Labrisomidae con cinco, Serranidae con cinco y Labridae con cuatro fueron las mejor representadas, lo cual se asemeja con la información presentada en el Programa de Manejo de La Reserva de La Biósfera Bahía de Los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes (SEMARNAT, 2014). Las familias Gobiidae y Labrisomidae pertenecen a la clasificación de peces arrecifales criptobentónicos siendo de vital interés para futuros estudios socio ecológicos de la región (Brandl et al., 2018). Se presenta el primer registro de *Malacoctenus zonifer* de la familia Labrisomidae para BLA, lo que representa la extensión de su distribución 120 km al noroeste desde el registro más cercano en Isla Tiburón (Bánki et al., 2018)

Para el PNH se registraron con los dos métodos 62 especies de las 441 registradas para el estado de Oaxaca por Del Moral-Flores et al. (2017) y de las 196 registradas para el PNH por Vela-Espinosa et al. (2023) representando el 14% y el 32% respectivamente. En este trabajo, las familias mejor representadas fueron, Labridae y Serranidae con seis especies cada una, seguidos de Pomacentridae y Chaenopsidae con cinco cada una, finalmente Labrisomidae y Gobiidae con cuatro especies cada una.

4.1.2 Estructura de la comunidad íctica

La caracterización del ensamblaje de peces arrecifales mostró diferencias entre Bahía de Los Ángeles y el Parque Nacional Huatulco. El Parque Nacional Huatulco presentó una mayor riqueza (q_0) y diversidad de especies (q_1 ; q_2) en comparación con Bahía de Los Ángeles. Lo anterior puede deberse a la variación

latitudinal de la riqueza que se ha observado a escalas regionales en el Pacífico Tropical Oriental (Mora & Robertson, 2005) y a escalas globales (Rabosky et al., 2018). Mora & Robertson (2005) atribuyen estas variaciones a la disponibilidad de energía, la variabilidad ambiental y la disponibilidad de hábitat. Rabosky et al. (2018) menciona que la alta diversidad está determinada por la temperatura, por lo tanto en latitudes medias donde existen climas tropicales y poca variabilidad estacional, los arrecifes coralinos pueden funcionar como “hot spots” de especies. Aunque el golfo de California es reconocido por alberga una alta diversidad de especies de peces (Roberts et al., 2002), en este trabajo observamos un patrón distinto, en donde se registro una mayor riqueza y abundancia de peces arrecifales para el PNH. Sin embargo en terminos de biomasa, BLA (1,126.91 g m⁻²) se encuentra por encima del PNH (1,068.42 g m⁻²).

La riqueza de especies en Bahía de Los Ángeles se caracterizó por 33 especies empleando censos visuales y 17 especies mediante estaciones cerradas; de manera global se registraron 43 especies. Las especies con mayor contribución en términos de abundancia en censos visuales fueron *S. rectifraenum* (206 individuos), *C. gracilis* (49 individuos) y *Halichoeres nicholsi* (38 individuos), mientras en las estaciones cerradas fueron *E. puncticulatus* (59 individuos), *C. gracilis* (43 individuos) y *L. dalli* (30 individuos). Entre las especies más abundantes y típicas de peces arrecifales en Bahía de Los Ángeles registradas con los dos métodos estuvieron *S. rectifraenum* (207 individuos), *C. gracilis* (92 individuos), *E. puncticulatus* (62 individuos) y *L. dalli* (42 individuos). Similares resultados han sido reportados por Viesca Lobatón et al. (2008) quienes mencionan que las especies dominantes por su abundancia y frecuencia fueron: *C. gracilis* = 1.36 ind m⁻², *L. dalli* = 0.39 ind m⁻², *E. puncticulatus* = 0.11 ind m⁻² y *S. rectifraenum* 0.25 ind m⁻². Sin embargo estos valores frente a los de este estudio (*C. gracilis* = 4.00 ind m⁻²; *L. dalli* 7.20 ind m⁻²; *E. puncticulatus* = 7.72 ind m⁻²; *S. rectifraenum* 5.40 ind m⁻²) presentan una clara subestimación de las tres especies criptobentónicas y una conspicua, por parte de Viesca Lobatón et al. (2008). Esta subestimación podría deberse a que en el estudio de Viesca Lobatón et al. (2008) utilizaron censos visuales y además no utilizaron una red en el método extractivo lo que pudo ocasionar que los peces criptobentónicos sean ahuyentados al momento de rociar el anestésico. La subestimación de especies y sus densidades se ha comprobado en investigaciones donde se comparan los censos visuales frente a otras metodologías, entre ellas métodos extractivos y moleculares (eDNA) (Stat et al., 2019; Willis, 2001). Finalmente con base en la clasificación de Brandl et al. 2018) en Bahía de Los Ángeles utilizando los dos métodos de muestreo se registraron 25 especies de peces arrecifales conspicuos y 18 de peces arrecifales criptobentónicos.

La densidad de los peces arrecifales en BLA se asemejan a los obtenidos por Galland, (2013), donde se observa que los PACr presentan mayores densidades por unidad de área PACr = 20.10 ind m⁻²; PACs = 0.60 ind m⁻² en comparación con los datos obtenidos en este estudio donde las densidades fueron para los PACr

= 33.68 ind m⁻² y para los PACs = 0.22 ind m⁻². Por otro lado, la biomasa registrada en este trabajo (PACr = 20.57 g m⁻²; PACs = 26.55 ind g m⁻²) indican una mayor representatividad de los PACr frente a los datos reportados por Galland, (2013) (PACr = 15.70 g m⁻²; PACs = 94.10 g m⁻²). Los PACr representa el 46% del total de biomasa aportado por los peces arrecifales en BLA, frente al 14% presentado por Galland, (2013), nuevamente esto pudo deberse a la no utilización en una red en las recolectas de peces criptobentónicos.

En el Parque Nacional Huatulco la riqueza se caracterizó por 62 especies de las cuales 42 se registraron empleando censos visuales y 26 con estaciones cerradas. Las especies más abundantes en los censos visuales fueron *Thalassoma lucasanum* (2147 individuos) y *S. acapulcoensis* (656 individuos), por otro lado, en las estaciones cerradas las especies más abundantes fueron *Starksia spinipenis* (23 individuos) y *Scorpaenodes xyris* (20 individuos). De la riqueza global en el PNH las especies *T. lucasanum* y *S. acapulcoensis* también fueron reportadas como las más abundantes por Juárez-Hernández & Tapia-García, (2017) y por Juárez-Hernández et al. (2022). A pesar de que se han efectuado varios estudios para el estado de Oaxaca (Ramos-Santiago & Tapia-García, 2017) y el PNH (Juárez-Hernández & Margarito Tapia-García, 2017; Juárez-Hernández et al., 2022), raramente se presenta datos sobre la biomasa de los ensamblajes de peces arrecifales.

El estudio de la biomasa es de gran importancia, ya que combina información sobre la abundancia y el tamaño de las especies presentes en los ecosistemas, lo que proporciona una evaluación más detallada de la condición del ensamblaje de peces con relación a las variables ambientales o efectos antrópicos (Nash et al., 2016). Las dos especies que aportaron la mayor biomasa al ensamblaje fueron *Microspathodon dorsalis* (216.71 g m⁻²) y *Prionurus laticlavus* (145.79 g m⁻²) siendo estas subestimadas por su abundancia a excepción de *S. acapulcoensis*. Estas tres especies juegan un rol ecológico importante como herbívoras reguladoras de la cobertura de algas en los arrecifes lo que permite al mantenimiento de su salud y estabilidad (Montgomery, 1980; Montgomery et al., 1980).

Las especies conspicuas *Pseudogramma thaumasia* de la familia Labridae, *Dactyloscopus fallax* de la familia Dactyloscopidae y *Ogilbia sp* de la familia Dinematchthyidae no han sido reportadas previamente en los listados de especies para el PNH (Del Moral-Flores et al., 2017; Vela-Espinosa et al., 2023). No se trata de nuevos registros para México, ya que las cinco especies tienen rangos de distribución probables en el área (Allen & Robertson, 1998; Hastings, 1992).

Por vez primera, se describe el ensamblaje de peces criptobentónicos en el PNH, el cual estuvo representado por 19 especies. De este elenco íctico, solamente el 26% (5 especies) ha sido reportado en

trabajos previos dentro del PNH por Del Moral-Flores et al. (2017) y Vela-Espinosa et al. (2023). Mientras que, por vez primera se suman al último listado de especies de peces del PNH realizado por Vela-Espinosa et al. (2023) 14 especies de peces criptobénticos, *S. spinipenis*, *Starksia grammilaga*, *Tigrigobius janssi*, *Protemblemaria bicirrus*, *Paraclinus mexicanus*, *Ekemblemaria myersi*, *Emblemaria piratica*, *Malacoctenus mexicanus*, *Enneanectes macrops*, *Coralliozetus boehlkei*, *Enneanectes carminalis*, *Gymneleotris seminuda*, *Gobiesox adustus* y *Chaenopsis sp.*

4.2 Variación espacio-temporal de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos

Este estudio confirmó que los PACs en BLA presentan un patrón de distribución y estructura comunitaria en función de un gradiente batimétrico; es decir, en la zona profunda se registró una mayor riqueza (22 especies), abundancia (296 individuos) y biomasa (644.12 g m⁻²) que, en la zona somera, riqueza (12), abundancia (139) y biomasa (113.39 g m⁻²), apoyando una de las hipótesis propuestas. Los patrones observados en este trabajo de la distribución espacial y estructura del ensamblaje de los PACs en BLA se asemejan con los resultados obtenidos por Brokovich et al. (2008) y Heyns-Veale et al. (2016), quienes determinaron que la profundidad influyó en la distribución de las especies, selección de zonas de refugio y selección de hábitat de las especies conspicuas, catalogando familias con una mayor riqueza de especies en zonas profundas (Jankowski et al., 2015). Sin embargo, la profundidad parece no influir en el ensamblaje de PACr en BLA. Esto puede deberse a que el ensamblaje está conformado por especies tanto generalistas como especialistas de hábitat; incluso ambos ensamblajes tienen amplia distribución batimétrica. Por otro lado, esto puede cambiar si se analiza las preferencias de hábitat por separado para cada especie considerando la ecología de cada especie (comportamiento alimenticio y requisitos de refugio), incluso llegando a variar dentro de la misma especie según su estado ontogénico (Orlando-Bonaca & Lipej, 2007; Patzner, 1999).

La abundancia de peces arrecifales en BLA fue un 70% más alta en la estación cálida (550 individuos) que en la fría (233 individuos), algo similar ocurre para la riqueza (35 especies) y biomasa (757.34 g m⁻²) en la estación cálida, mientras que para la estación fría se registró una menor riqueza (22 especies) y biomasa (369.57 g m⁻²). Estos patrones se asemejan a los observados por Vaughan et al. (2021) para el golfo Pérsico/Arábico, en donde las abundancias fueron 40% más altas en la estación cálida que en la fría (Vaughan et al., 2021). Allen et al. (1992) estudiaron las variaciones temporales de peces conspicuos y

criptobentónicos, donde observaron un patrón estacional en términos de densidades numéricas y biomasa. Un patrón similar se observó en el presente estudio ya que se detectaron diferencias estadísticamente significativas en la estructura del ensamblaje en términos de riqueza, abundancia y biomasa de peces arrecifales conspicuos y criptobentónicos entre estaciones en BLA. Debido a lo observado podemos especular que la temporalidad tiene una importante influencia sobre la estructura del ensamblaje de peces arrecifales en BLA. El incremento de las abundancias durante el verano puede estar relacionados con las agregaciones de desove que generalmente ocurren en verano (Sala et al., 200).

Lo contrario ocurre para el PNH en donde no se observaron diferencias espacio-temporales significativas de la riqueza y abundancia de los PACs. Esto puede deberse a la baja variabilidad en la temperatura del agua durante todo el año ($< 2\text{ }^{\circ}\text{C}$) que es típico de esta zona tropical (Fiedler & Talley, 2006) Esta estabilidad en condiciones oceanográficas puede ser la razón para la poca variabilidad de la riqueza y abundancia de especies. Juárez-Hernández et al. (2013) atribuye la falta de variación estacional en el ensamblaje de peces arrecifales a la presencia de especies muy dominantes (altas abundancias) como *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *Chromis atrilobata* también presentes en este estudio. Sin embargo, se observaron diferencias significativas de la biomasa entre estación cálida y fría del ensamblaje de PACs, apoyando la teoría sobre la importancia de la biomasa como medida estructural clave en la estructura trófica de los arrecifes y diversidad de especies (Duffy et al., 2016). Finalmente se observó que la riqueza y abundancia del ensamblaje de PACr presenta diferencias significativas entre profundidades y esto puede deberse a que el ensamblaje está conformado en su mayoría por especies especialistas de hábitat (Orlando-Bonaca & Lipej, 2007; Patzner, 1999)

4.3 Efectividad de los métodos de muestreo

Desde que se incluyó al buceo con fines científico utilizando los censos visuales como un método para evaluar la comunidad de peces arrecifales (Brock, 1954), se adoptaron a los censos visuales por ser un método económico, fiable, seguro, repetitivo y con bajo impacto en la fauna marina (Halford & Thompson, 1994). Se han realizado numerosos estudios sobre la estructura de los ensamblajes de peces arrecifales permitiendo obtener información sobre su ecología alrededor del mundo (López-Pérez et al., 2013; Malcolm et al., 2007; Pérez de-Silva et al., 2022). México no fue la excepción con la implementación de esta metodología por primera vez en 1985 en Cabo Pulmo, Baja California Sur lo que permitió la descripción de los peces arrecifales en términos de abundancia y biogeografía (Villarreal-Cavazos et al., 2000).

A lo largo del Pacífico Tropical Oriental, solamente se tiene un único trabajo en donde analizaron la efectividad de los censos visuales versus métodos extractivos realizado por Alzate et al. (2014). Los autores detectaron que existió una subestimación del 28-36% de la riqueza y del 16-35% de la abundancia de las especies registradas por los censos visuales versus las estaciones cerradas que fue el método con mayor riqueza y abundancia registrada.

En el presente estudio se encontraron resultados similares sobre la subestimación de la riqueza y abundancia de especies al utilizar un solo método de registro. Sin embargo, a diferencia de Alzate et al. (2014), en este estudio el método que registró menos especies fueron las estaciones cerradas. De manera global se registró el 69.66% de las especies mediante censos visuales (62 especies) y el 42.70% mediante las estaciones cerradas (28 especies), mientras que para las abundancias se registró el 92.65% con los censos visuales (4502 individuos) y el 7.35% con las estaciones cerradas (357 individuos).

Por otro lado, se ha reportado que los censos visuales tiene un sesgo importante al tratar de describir el ensamblaje de peces criptobentónicos, subestimando de la fauna críptica (Ackerman & Bellwood, 2000). Los censos visuales subestiman entre el 46% y el 50% del ensamblaje de los peces arrecifales criptobentónicos, tanto para la diversidad (Brock, 1982; Kulbicki, 1990) como para la abundancia (Smith, 1988). Brock (1982) reportó que los censos visuales no registraron el 34.6% de las especies recolectadas con rotenona. De igual manera Kulbicki, (1990) encontró que el 50% de las especies registradas con rotenona fueron discriminadas por el censo visual. Ackerman & Bellwood, (2000) registraron un 46% de especies que estuvieron presentes en las estaciones cerradas no lo estuvieron en los censos visuales.

Presentamos evidencia similar de la subestimación de la riqueza, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos por parte de los censos visuales en Bahía de Los Ángeles y en el Parque Nacional Huatulco. En Bahía de Los Ángeles se registraron de manera global 18 especies de peces arrecifales criptobentónicos; de este total, los censos visuales permitieron registrar 106 individuos de 9 especies con una biomasa de 0.54 g m^{-2} , mientras que las estaciones cerradas permitieron registrar 242 individuos de 15 especies y una biomasa de 369.84 g m^{-2} . En el Parque Nacional Huatulco se registraron 19 especies en total de peces arrecifales criptobentónicos, solo 17 individuos de 2 especies y una biomasa de 4.21 g m^{-2} fueron registrados con los censos visuales mientras que las estaciones cerradas permitieron registrar 75 individuos de 17 especies con una biomasa de 37.82 g m^{-2} .

En Bahía de Los Ángeles y en el Parque Nacional Huatulco solamente el 16 % y 6 % de las especies respectivamente fueron registradas por los dos métodos de muestreo. Por lo observado se determinó que

cada método de monitoreo se enfoca en un ensamblaje específico. Los censos visuales registran en su gran mayoría a los peces arrecifales conspicuos mientras que las estaciones cerradas se enfocan en la fauna de peces criptobentónicos. Los censos visuales a pesar de ser una metodología ampliamente aceptada e implementada en la mayoría de los estudios para describir el ensamblaje de peces arrecifales, subestiman al componente de PACr. Por ende la implementación de métodos de recolecta complementarias, como las estaciones cerradas, mejoran la calidad de los inventarios ícticos (Ackerman & Bellwood, 2000).

Los resultados del presente estudio permitieron entender que, al emplear métodos extractivos de manera complementaria, se mejora sustancialmente la calidad de los inventarios biológicos. Encontramos que existe una subestimación de la diversidad de peces empleando censos visuales, y que las recolectas permitieron aumentar en un 27 % (9 especies) la diversidad total para BLA y un 51 % (21 especies) para el PNH. Además, estimamos que existe mayor biomasa de peces crípticos (BLA: 245.78 g m⁻²; PNH: 135.27 g m⁻²) que de peces conspicuos (BLA: 57.73 g m⁻²; PNH: 51.96 g m⁻²) por cada unidad de área. Esto significa que los procesos ecológicos energéticos que ocurren dentro de un ecosistema coralino (reciclamiento de materia y energía, tasa metabólica), podrían estar mayoritariamente influenciados por peces crípticos, lo cual los ubicaría como un grupo clave en el mantenimiento de los arrecifes. Finalmente este trabajo sienta las bases para visibilizar que el uso de censos visuales, puede ayudar a entender procesos ecológicos a gran escala, pero es importante incluir al componente de los peces crípticos, probablemente robusteciendo los métodos tradicionales de censos visuales (i.e. aumentando el entrenamiento visual para peces crípticos), o incluyendo metodologías particulares para peces crípticos (i.e. realizar recorridos para catalogar exclusivamente peces crípticos).

Capítulo 5. Conclusiones

Las curvas de acumulación de especies obtenidas utilizando todos los registros de especies en Bahía de Los Ángeles mediante métodos de rarefacción mostraron que la riqueza observada (43 especies) probablemente está próxima a alcanzar la asíntota, representando el 80% del promedio de los estimadores no paramétricos. Para el Parque Nacional Huatulco las 62 especies registradas representan el 79.75% lo cual nos indica que al utilizar dos métodos de monitoreo permite obtener inventarios mejor descritos.

Se presenta el primer registro de *Malacoctenus zonifer* de la familia Labrisomidae para Bahía de Los Ángeles, lo que representa la extensión de su distribución 120 km al norte desde el registro más cercano (Isla Tiburón), aumentando a 94 el número de especies registradas en Bahía de Los Ángeles.

La descripción del ensamblaje de peces arrecifales criptobentónicos en el Parque Nacional Huatulco permitió el registro de 13 especies criptobentónicas: *S. spinipenis*, *S. grammilaga*, *T. janssi*, *P. bicirrus*, *P. mexicanus*, *E. myersi*, *E. piratica*, *M. mexicanus*, *E. macrops*, *C. boehlkei*, *E. carminalis*, *G. seminuda*, *G. adustus*, aumentando así a 210 especies el listado taxonómico del Parque Nacional Huatulco.

La evaluación del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos en Bahía de Los Ángeles indicó diferencias significativas entre profundidad y estaciones para la riqueza, abundancia y biomasa, mientras que para el ensamblaje de PACr las diferencias fueron significativas solo para la estacionalidad. Los cambios espacio-temporales observados en la composición del ensamblaje de PACs con base en la de la abundancia y la biomasa están influenciados principalmente por tres especies *Calamus brachysomus*, *Stegastes rectifraenum* y *Haemulon sexfasciatum*. Para el caso del Parque Nacional Huatulco la evaluación indicó diferencias significativas entre estaciones y profundidades únicamente para la abundancia de los PACr. Por separado se detectaron diferencias espaciales de la riqueza de los PACr y diferencias entre estaciones de la biomasa de los PACs.

Este trabajo permite comprender que el uso de censos visuales subestima en un 42.70% el componente de peces criptobentónicos. El método extractivo con aceite de clavo incrementó el número de especies registradas para cada sitio. Para Bahía de Los Ángeles se sumó al listado de especies *M. zonifer* y para el Parque Nacional Huatulco fueron : *S. spinipenis*, *S. grammilaga*, *T. janssi*, *P. bicirrus*, *P. mexicanus*, *E. myersi*, *E. piratica*, *M. mexicanus*, *E. macrops*, *C. boehlkei*, *E. carminalis*, *G. seminuda*, *G. adustus*. Por lo tanto, la implementación de métodos de muestreo complementarios como los censos visuales y las

estaciones cerradas permitió realizar una evaluación mejor descrita de la estructura de la comunidad de peces arrecifales.

Literatura citada

- Ackerman, J. L., & Bellwood, D. R. (2000). Reef fish assemblages: A re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series*, 206, 227-237. <https://doi.org/10.3354/meps206227>
- Ackerman, J. L., & Bellwood, D. R. (2002). Comparative efficiency of clove oil and rotenone for sampling tropical reef fish assemblages. *Journal of Fish Biology*, 60(4), 893-901. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02416.x>
- Aguilar-Medrano, R., & Calderon-Aguilera, L. E. (2016). Redundancy and diversity of functional reef fish groups of the Mexican Eastern Pacific. *Marine Ecology*, 37(1), 119-133. <https://doi.org/10.1111/maec.12253>
- Allen, G. R., & Robertson D. R. (1998). *Peces del Pacífico Oriental Tropical* (2nd ed.). CONABIO.
- Allen, G. R., Steene, R., Humann, P., & DeLoach, N. (2003). *Reef Fish Identification: Tropical Pacific*. New World Publications. https://books.google.com.ni/books?id=_iOafinloYkC
- Allen, L. G., Bouvier, L. S., & Jensen, R. E. (1992). Abundance, Diversity, and Seasonality of Cryptic Fishes and their Contribution to a Temperate Reef Fish Assemblage off Santa Catalina Island, California. *Bull. Southern California Acad. Sci*, 91(66), 55-99. <https://doi.org/10.3160/0038-3872-91.2.55>
- Allen, L. G., Pondella, D. J., & Horn, M. H. (Eds.). (2006). *Ecology of marine fishes: California and adjacent waters*. University of California Press. <http://www.jstor.org/stable/10.1525/j.ctt1pncfv>
- Álvarez-Borrego, S. Oceanografía de la Región de las Grandes Islas. In Bahía de Los Ángeles: Recursos Naturales y Comunidad. Línea Base 2007, 1st ed.; Danemann, G.D., Ezcurra, E., Eds.; Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología: México D.F.; Pronatura Noroeste A.C.: Ensenada, Baja California, México; San Diego Natural History Museum: San Diego, CA, USA, 2008; pp. 45–65. ISBN 978-968-817-891-1.
- Alvarez-Filip, L., Reyes-Bonilla, H., & Calderon-Aguilera, L. E. (2006). Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Marine Ecology*, 27(3), 253-262. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00108.x>
- Alzate, A., Zapata, F. A., & Giraldo, A. (2014). A comparison of visual and collection-based methods for assessing community structure of coral reef fishes in the Tropical Eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 62, 359. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.16361>
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., & McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9(6), 683-693. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x>
- Anderson, W. G., McKinley, R. S., & Colavecchia, M. (1997). The Use of Clove Oil as an Anesthetic for Rainbow Trout and Its Effects on Swimming Performance. *North American Journal of Fisheries Management*, 17(2), 301-307. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(1997\)017<0301:TUOAOA>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1997)017<0301:TUOAOA>2.3.CO;2)
- Arreola-Robles, J. L., & Elorduy-Garay, J. F. (2002). Reef fish diversity in the region of La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 70(1), 1-18.

<https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2002/00000070/00000001/art0001>

- Bánki, O., Döring, M., Holleman, A., & Addink, W. (2018). Catalogue of Life Plus: Innovating the CoL systems as a foundation for a clearinghouse for names and taxonomy. *Biodiversity Information Science and Standards*, 2, e26922. <https://doi.org/10.3897/biss.2.26922>
- Bellwood, D. R., Hoey, A. S., Ackerman, J. L., & Depczynski, M. (2006). Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Global Change Biology*, 12(9), 1587-1594. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01204.x>
- Bellwood, D. R., Streit, R. P., Brandl, S. J., & Tebbett, S. B. (2019). The meaning of the term 'function' in ecology: A coral reef perspective. *Functional Ecology*, 33(6), 948-961. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13265>
- Benítez-Villalobos, F., & Valencia-Méndez, O. (2015). Consecuencias de la mortandad masiva del erizo *Diadema mexicanum* (Diadematoidea: Diadematoidea) sobre la comunidad íctica arrecifal en bahía La Entrega, Huatulco, México. *Rev. Biol. Trop.*, 63. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442015000600159
- Betarbet, R., Sherer, T. B., MacKenzie, G., Garcia-Osuna, M., Panov, A. V., & Greenamyre, J. T. (2000). Chronic systemic pesticide exposure reproduces features of Parkinson's disease. *Nature Neuroscience*, 3(12), 1301-1306. <https://doi.org/10.1038/81834>
- Brandl, S. J., Goatley, C. H. R., Bellwood, D. R., & Tornabene, L. (2018). The hidden half: Ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs. *Biological Reviews*, 93(4), 1846-1873. <https://doi.org/10.1111/brv.12423>
- Brock, R. E. (1982). *A Critique of the Visual Census Method for Assessing Coral Reef Fish Populations. Bulletin of Marine Science*, 32(1), 269-276.
- Brock, V. E. (1954). A Preliminary Report on a Method of Estimating Reef Fish Populations. *The Journal of Wildlife Management*, 18(3), 297. <https://doi.org/10.2307/3797016>
- Brokovich, E., Einbinder, S., Shashar, N., Kiflawi, M., & Kark, S. (2008). Descending to the twilight-zone: Changes in coral reef fish assemblages along a depth gradient down to 65 m. *Marine Ecology Progress Series*, 371, 253-262. <https://doi.org/10.3354/meps07591>
- Cadena Estrada, A., Ortega Ortiz, C., & Linan Cabello, M. (2019). Cryptic fish associated with different substrates in two coastal reef communities of Colima, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 47(2), 318-330. <https://doi.org/10.3856/vol47-issue2-fulltext-12>
- Caldwell, Z. R., Zgliczynski, B. J., Williams, G. J., & Sandin, S. A. (2016). Reef Fish Survey Techniques: Assessing the Potential for Standardizing Methodologies. *PLOS ONE*, 11(4), e0153066. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153066>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

- Chao, A., Henderson, P. A., Chiu, C.-H., Moyes, F., Hu, K.-H., Dornelas, M., & Magurran, A. E. (2021). Measuring temporal change in alpha diversity: A framework integrating taxonomic, phylogenetic and functional diversity and the iNEXT.3D standardization. *Methods in Ecology and Evolution*, *12*(10), 1926-1940. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13682>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*, *18*(1), 117-143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Del Moral-Flores, L. F., Anislado-Tolentino, V., Martínez-Ramírez, E., Pérez-Ponce de León, G., Ramírez-Antonio, E., & González-Medina, G. (2017). Ictiofauna marina de Oaxaca, México: Listado sistemático y afinidades zoogeográficas. *Acta Universitaria*, *27*(1), 3-25. <https://doi.org/10.15174/au.2017.1069>
- Depczynski, M., Fulton, C. J., Marnane, M. J., & Bellwood, D. R. (2007). Life history patterns shape energy allocation among fishes on coral reefs. *Oecologia*, *153*(1), 111-120. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0714-2>
- Duffy, J. E., Lefcheck, J. S., Stuart-Smith, R. D., Navarrete, S. A., & Edgar, G. J. (2016). Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(22), 6230-6235. <https://doi.org/10.1073/pnas.1524465113>
- Eschmeyer, Herald, E. S., & Howard E. Hammann. (1983). *A Field Guide to Pacific Coast Fishes: North America*. Houghton Mifflin Harcourt.
- Fiedler, P. C., & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, *69*(2-4), 143-180. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.008>
- Fricke, R., Eschmeyer, W., & Fong, J. D. (2023). *ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: GENERA/SPECIES BY FAMILY/SUBFAMILY*. [Data Base]. Eschmeyer's Catalog of Fishes. <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Froese, R., & Pauly, D. (2023). *FishBase* [FishBase]. www.fishbase.org
- Hernández-Velasco, A., Caamal, J., Suárez, A., Pérez-Alarcón, F., & Fulton, S. (2018). *Protocolo de Monitoreo para Reservas Marinas. Comunidad y Biodiversidad AC, Guaymas, Sonora*.
- Galland, G. (2013). The Conservation and Ecology of Cryptobenthic Fishes on Rocky Reefs in the Gulf of California, Mexico [PhD Thesis]. University of California, San Diego. <https://escholarship.org/uc/item/2pw000hm>
- Galland, G., Erisman, B., Aburto-Oropeza, O., & Hastings, P. (2017). Contribution of cryptobenthic fishes to estimating community dynamics of sub-tropical reefs. *Marine Ecology Progress Series*, *584*, 175-184. <https://doi.org/10.3354/meps12364>
- Galván-Villa, C. (2011). Peces crípticos: Componente importante de los sistemas arrecifales. *Biodiversitas*, *97*.
- Goatley, C. H. R., González-Cabello, A., & Bellwood, D. R. (2016). Reef-scale partitioning of cryptobenthic fish assemblages across the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, *544*, 271-280. <https://doi.org/10.3354/meps11614>

- Griffiths, S. P. (2000). The use of clove oil as an anaesthetic and method for sampling intertidal rockpool fishes. *Journal of Fish Biology*, 57(6), 1453-1464. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1406>
- Halford, A. R., & Thompson, A. A. (1994). *Visual census surveys of reef fish. Townsville NSW: Australian Institute of Marine Science.*
- Hastings, P. A. (1992). Ekemblemaria lira, a New Blennioid Fish from Ecuador, with Comments on Sexual Dimorphism and Relationships in Ekemblemaria (Teleostei: Chaenopsidae). *Copeia*, 1992(3), 769. <https://doi.org/10.2307/1446153>
- Hastings, P. A., & Galland, G. R. (2010). Ontogeny of microhabitat use and two-step recruitment in a specialist reef fish, the Browncheek Blenny (Chaenopsidae). *Coral Reefs*, 29(1), 155-164. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0565-x>
- Heethoff, M. (2018). Cryptic Species – Conceptual or Terminological Chaos? A Response to Struck et al. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(5), 310. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.02.006>
- Helfman, G. S., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bowen, B. W. (2009). *The diversity of fishes: Biology, evolution, and ecology* (2nd ed). Willey-Blackwell.
- Heyns-Veale, E. R., Bernard, A. T. F., Richoux, N. B., Parker, D., Langlois, T. J., Harvey, E. S., & Götz, A. (2016). Depth and habitat determine assemblage structure of South Africa's warm-temperate reef fish. *Marine Biology*, 163(7), 158. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2933-8>
- Huang, X., Liu, H., Chen, J., Gui, L., & Huang, L. (2022). Drivers of temporal variations in fish assemblages from mangrove creeks in Beihai, southern China. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(31), 47070-47081. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-19029-w>
- Humann, P., & DeLoach, N. (2004). *Reef Fish Identification: Baja to Panama*. New World. <https://books.google.com.mx/books?id=aeOPAQAAMAAJ>
- Jankowski, M. W., Graham, N. a. J., & Jones, G. P. (2015). Depth gradients in diversity, distribution and habitat specialisation in coral reef fishes: Implications for the depth-refuge hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, 540, 203-215. <https://doi.org/10.3354/meps11523>
- Juárez-Hernández, L.-G., & Sánchez-Vega, M.-G. (2022). Comparison of fish assemblages recorded by visual census and video census. *Revista de Biología Tropical*, 70(1), 541-556. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.2022.48420>
- Juárez-Hernández, L. & Margarito Tapia-García. (2017). Variación espacial en el número de especies, abundancia y diversidad de peces en las Bahías de Huatulco, Oaxaca, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 65(4), 1407-1419.
- Kroon, F. J., Lefèvre, C. D., Doyle, J. R., Patel, F., Milton, G., Severati, A., Kenway, M., Johansson, C. L., Schnebert, S., Thomas-Hall, P., Bonin, M. C., Cameron, D. S., & Westcott, D. A. (2020). DNA-based identification of predators of the corallivorous Crown-of-Thorns Starfish (Acanthaster cf. Solaris) from fish faeces and gut contents. *Scientific Reports*, 10(1), 8184. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65136-4>

- Kulbicki, M. (1990). Comparisons between rotenone poisonings and visual counts for density and biomass estimates of coral reef fish populations. *Proceedings of the international society for reef studies, Noumea, 1990*.
- López-Pérez, R. A., Calderon-Aguilera, L. E., Zepeta-Vilchis, R. C., López Pérez Maldonado, I., & López Ortiz, A. M. (2013). Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *Journal of Applied Ichthyology, 29*(2), 437-448. <https://doi.org/10.1111/jai.12029>
- López-Pérez, R. A., Pérez-Maldonado, I. L., Ortiz, A. M. L., Servin, L. M. B., Villalobos, J. B., & Morales, G. E. L. (2010). Reef fishes of the Mazunte-Bahías de Huatulco reef track, Oaxaca, Mexican Pacific. *Zootaxa, 2422*(1), 53. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2422.1.5>
- Maire, E., Villéger, S., Graham, N. A. J., Hoey, A. S., Cinner, J., Ferse, S. C. A., Aliaume, C., Booth, D. J., Feary, D. A., Kulbicki, M., Sandin, S. A., Vigliola, L., & Mouillot, D. (2018). Community-wide scan identifies fish species associated with coral reef services across the Indo-Pacific. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 285*(1883), 20181167. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1167>
- Malcolm, H., Gladstone, W., Lindfield, S., Wraith, J., & Lynch, T. (2007). Spatial and temporal variation in reef fish assemblages of marine parks in New South Wales, Australiabaited video observations. *Marine Ecology Progress Series, 350*, 277-290. <https://doi.org/10.3354/meps07195>
- Mascareñas-Osorio, I., Erisman, B., Moxley, J., Balart, E., & Aburto-Oropeza, O. (2011). Checklist of conspicuous reef fishes of the Bahía de los Ángeles region, Baja California Norte, Mexico, with comments on abundance and ecological biogeography. *Zootaxa, 2922*(1). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2922.1.7>
- Mathon, L., Marques, V., Mouillot, D., Albouy, C., Andrello, M., Baletaud, F., Borrero-Pérez, G. H., Dejean, T., Edgar, G. J., Grondin, J., Guerin, P.-E., Hocdé, R., Juhel, J.-B., Kadarusman, Maire, E., Mariani, G., McLean, M., Polanco F., A., Pouyau, L., ... Manel, S. (2022). Cross-ocean patterns and processes in fish biodiversity on coral reefs through the lens of eDNA metabarcoding. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 289*(1973), 20220162. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0162>
- Mora, C., & Robertson, D. R. (2005). Causes of Latitudinal Gradients in Species Richness: A Test with Fishes of the Tropical Eastern Pacific. *Ecology, 86*(7), 1771-1782. <https://doi.org/10.1890/04-0883>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2022). *vegan: Community Ecology Package (2.6-4)* [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olivier, D., Loiseau, N., Petatán-Ramírez, D., Millán, O. T., Suárez-Castillo, A. N., Torre, J., Munguia-Vega, A., & Reyes-Bonilla, H. (2018). Functional-biogeography of the reef fishes of the islands of the Gulf of California: Integrating functional divergence into marine conservation. *Global Ecology and Conservation, 16*, e00506. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00506>
- Orlando-Bonaca, M., & Lipej, L. (2007). Microhabitat preferences and depth distribution of combtooth blennies (Blenniidae) in the Gulf of Trieste (North Adriatic Sea). *Marine Ecology, 28*(3), 418-428. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00185.x>

- Palacios-Salgado, D. S., Ramírez-Valdez, A., Rojas-Herrera, A. A., Amores, J. G., & Melo-García, M. A. (2014). Marine fishes of Acapulco, Mexico (Eastern Pacific Ocean). *Marine Biodiversity*, 44(4), 471-490. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0209-4>
- Patzner, R. A. (1999). Habitat Utilization and Depth Distribution of Small Cryptobenthic Fishes (Blenniidae, Gobiiesocidae, Gobiidae, Tripterygiidae) in Ibiza (Western Mediterranean Sea). *Environmental Biology of Fishes*, 55(3), 207-214. <https://doi.org/10.1023/A:1007535808710>
- Pérez de-Silva, C. V., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Troncoso, A. P., & Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2022). Reef Fish Assemblage in Two Insular Zones within the Mexican Central Pacific. *Oceans*, 3(2), 204-217. <https://doi.org/10.3390/oceans3020015>
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. <https://www.cambridge.org/highereducation/books/experimental-design-and-data-analysis-for-biologists/BAF276114278FF40A7ED1B0FE77D691A#overview>
- R Core Team. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. [Software]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rabosky, D. L., Chang, J., Title, P. O., Cowman, P. F., Sallan, L., Friedman, M., Kaschner, K., Garilao, C., Near, T. J., Coll, M., & Alfaro, M. E. (2018). An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. *Nature*, 559(7714), Article 7714. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0273-1>
- Ramírez-Gutiérrez, M., Tapia-García, M., Ramos-Santiago, E., & Ulloa, R. (2007). Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(4). <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2007000400003>
- Ramírez-Ortiz, G., Balart, E. F., Reyes-Bonilla, H., Huato-Soberanis, L., Cortés-Fuentes, C., & Micheli, F. (2022). Greater resilience of reef fish assemblages in a no-take reserve compared to multi-use areas of the Gulf of California. *Progress in Oceanography*, 204, 102794. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102794>
- Ramos-Santiago, E., & Tapia-García, M. (2017). Estructura De La Comunidad De Peces En La Bahía La Entrega, Oaxaca, México. *Bulletin of Marine and Coastal Research*, 46(1). <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2017.46.1.708>
- Raymundo, A., Cupul-Magaña, A., & Magaña, F. (2014). *Bioerosión por peces en las comunidades de coral*. (pp. 99).
- Reish, D. J. (1968). A biological survey of Bahia de Las Angeles, Gulf of California, Mexico, II. Benthic polychaetous annelids. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 15, 67-106. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.12054>
- Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E. N., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., Mittermeier, C. G., Schueler, F. W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C., & Werner, T. B. (2002). Marine Biodiversity Hotspots and Conservation Priorities for Tropical Reefs. *Science*, 295(5558), 1280-1284. <https://doi.org/10.1126/science.1067728>
- Robertson, D. R., & Smith-Vaniz, W. (2010). Use of clove oil in collecting coral reef fishes for research. *Marine Ecology Progress Series*, 401, 295-302. <https://doi.org/10.3354/meps08374>

- Robertson, D. R., & Smith-Vaniz, W. F. (2008). Rotenone: An Essential but Demonized Tool for Assessing Marine Fish Diversity. *BioScience*, 58(2), 165-170. <https://doi.org/10.1641/B580211>
- Robinson, J. P. W., McDevitt-Irwin, J. M., Dajka, J., Hadj-Hammou, J., Howlett, S., Graba-Landry, A., Hoey, A. S., Nash, K. L., Wilson, S. K., & Graham, N. A. J. (2020). Habitat and fishing control grazing potential on coral reefs. *Functional Ecology*, 34(1), 240-251. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13457>
- Sala, E., Aburto-Oropeza, O., Paredes, G., & Thompson, G. (2003). Spawning aggregations and reproductive behavior of reef fishes in the Gulf of California. *Bulletin of Marine Science*, 72(1), 103-121. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2003/00000072/00000001/art00007#>
- Salazar, S. K. (2019). *Estructura de la comunidad y preferencia de hábitat de peces crípticos en la costa oeste del Golfo de California* [Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.]. <http://dspace.cibnor.mx:8080/handle/123456789/2891>
- Sale, P. F. (Ed.). (2006). *Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Elsevier/Academic Press.
- Seraphim, M. J., Sloman, K. A., Alexander, M. E., Janetski, N., Jompa, J., Ambo-Rappe, R., Snellgrove, D., Mars, F., & Harborne, A. R. (2020). Interactions between coral restoration and fish assemblages: Implications for reef management. *Journal of Fish Biology*, 97(3), 633-655. <https://doi.org/10.1111/jfb.14440>
- Salgado, L. D., Marques, A. E. M. L., Kramer, R. D., Oliveira, F. G. de, Moretto, S. L., Lima, B. A. de, Prodocimo, M. M., Cestari, M. M., Azevedo, J. C. R. de, & Assis, H. C. S. de. (2021). Sediment contamination and toxic effects on Violet Goby fish (*Gobioides broussonnetii*—Gobiidae) from a marine protected area in South Atlantic. *Environmental Research*, 195. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.110308>
- Scott, M. E., Tebbett, S. B., Whitman, K. L., Thompson, C. A., Mancini, F. B., Heupel, M. R., & Pratchett, M. S. (2022). Variation in abundance, diversity and composition of coral reef fishes with increasing depth at a submerged shoal in the northern Great Barrier Reef. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. <https://doi.org/10.1007/s11160-022-09716-9>
- SEMARNAT. (2003). *Programa de Manejo del Parque Nacional Huatulco*. <https://simec.conanp.gob.mx/ficha.php?anp=134®=8>
- SEMARNAT. (2014). *Programa de Manejo de La Reserva de La Biósfera Bahía de Los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes*. <https://es.scribd.com/document/275795246/Programa-de-Manejo-de-la-Reserva-de-la-Biosfera-Bahia-de-los-Angeles-canales-de-ballenas-y-de-Salsipuedes>
- Smith, M. (1988). Effects of observer swimming speed on sample counts of temperate rocky reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 43, 223-231. <https://doi.org/10.3354/meps043223>
- Speight, M. R., & Henderson, P. A. (2013). *Marine Ecology: Concepts and Applications*. <https://www.wiley.com/en-us/Marine+Ecology%3A+Concepts+and+Applications-p-9781444335453>

- Stat, M., John, J., DiBattista, J. D., Newman, S. J., Bunce, M., & Harvey, E. S. (2019). Combined use of eDNA metabarcoding and video surveillance for the assessment of fish biodiversity. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 33(1), 196-205. <https://doi.org/10.1111/cobi.13183>
- Steneck, R. S., Bellwood, D. R., & Hay, M. E. (2017). Herbivory in the marine realm. *Current Biology*, 27(11), R484-R489. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.021>
- Tejada. (2020). *Variación estacional del reclutamiento larval de corales (Anthozoa: Scleractinia) durante un ciclo anual en Bahía de los Ángeles, Golfo de California* [Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada]. <https://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3278>
- Thomson, D. A., Findley, L. T., & Kerstitch, A. N. (2000). *Reef Fishes of the Sea of Cortez: The Rocky-Shore Fishes of the Gulf of California, Revised Edition*. University of Texas Press.
- Thyresson, M., Crona, B., Nyström, M., de la Torre-Castro, M., & Jiddawi, N. (2013). Tracing value chains to understand effects of trade on coral reef fish in Zanzibar, Tanzania. *Marine Policy*, 38, 246-256. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2012.05.041>
- Valencia-Méndez, O., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Palacios-Salgado, D., Ramírez-Valdez, A., & López-Pérez, A. (2021). Biological inventory and latitudinal gradient of the rocky and reef associated fish along the southern Mexican Pacific. *Marine Biodiversity*, 51(1), 3. <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01145-w>
- Vaughan, G. O., Shiels, H. A., & Burt, J. A. (2021). Seasonal variation in reef fish assemblages in the environmentally extreme southern Persian/Arabian Gulf. *Coral Reefs*, 40(2), 405-416. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-02041-2>
- Vela-Espinosa, D. A., Díaz-Ruiz, S., López-Pérez, A., & Valencia-Méndez, O. (2023). Composición, distintividad taxonómica y diversidad beta de la ictiofauna marina del Parque Nacional Huatulco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94, e944974. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.4974>
- Viesca-Lobatón, C., Balart, E. F., González-Cabello, A., Mascareñas-Osorio, I., Aburto-Oropeza, O., Reyes-Bonilla, H., & Torreblanca, E. (2008). *Peces arrecifales*.
- Villarreal-Cavazos, A., Reyes-Bonilla, H., Bermúdez-Almada, B., & Arizpe-Covarrubias, O. (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(2-3), 413-424.
- Willis, T. J. (2001). Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 59(5), 1408-1411. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1721>
- Zayas Alvarez, J. A. (2005). *Análisis temporal de la estructura comunitaria de los peces crípticos asociados a un arrecife artificial en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B.C.S., México* [Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas]. <https://www.repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/14350>
- Zayas-Álvarez, J. A. Z. (2016). *Sucesión y diversidad de la estructura comunitaria de peces crípticos en un arrecife artificial de sistema cerrado*. <http://rep.uabcs.mx:80/handle/23080/232>

Anexos

Anexo 1

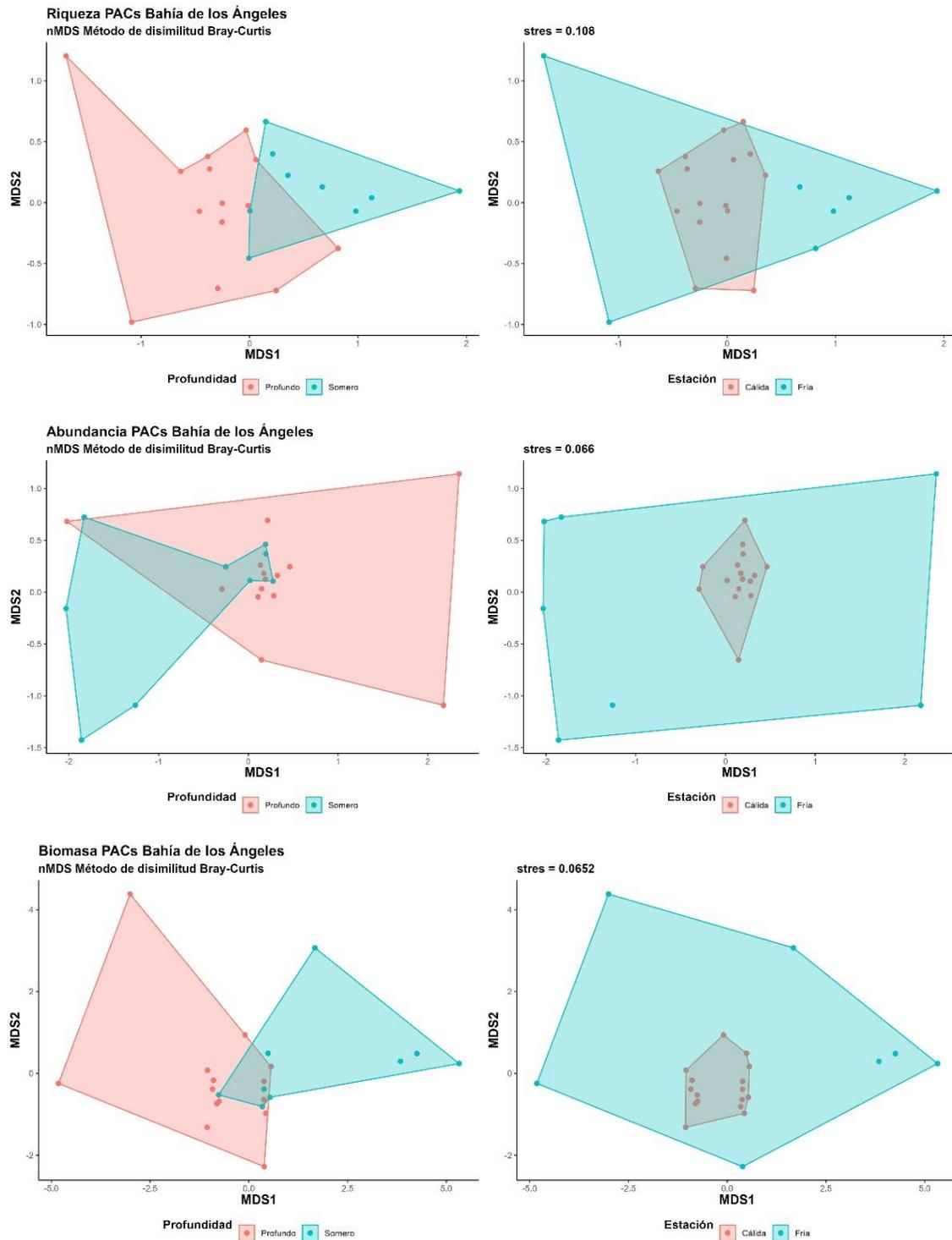


Figura 17. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la riqueza, abundancia y biomasa del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos entre estaciones y profundidad para Bahía de Los Ángeles.

Anexo 2.

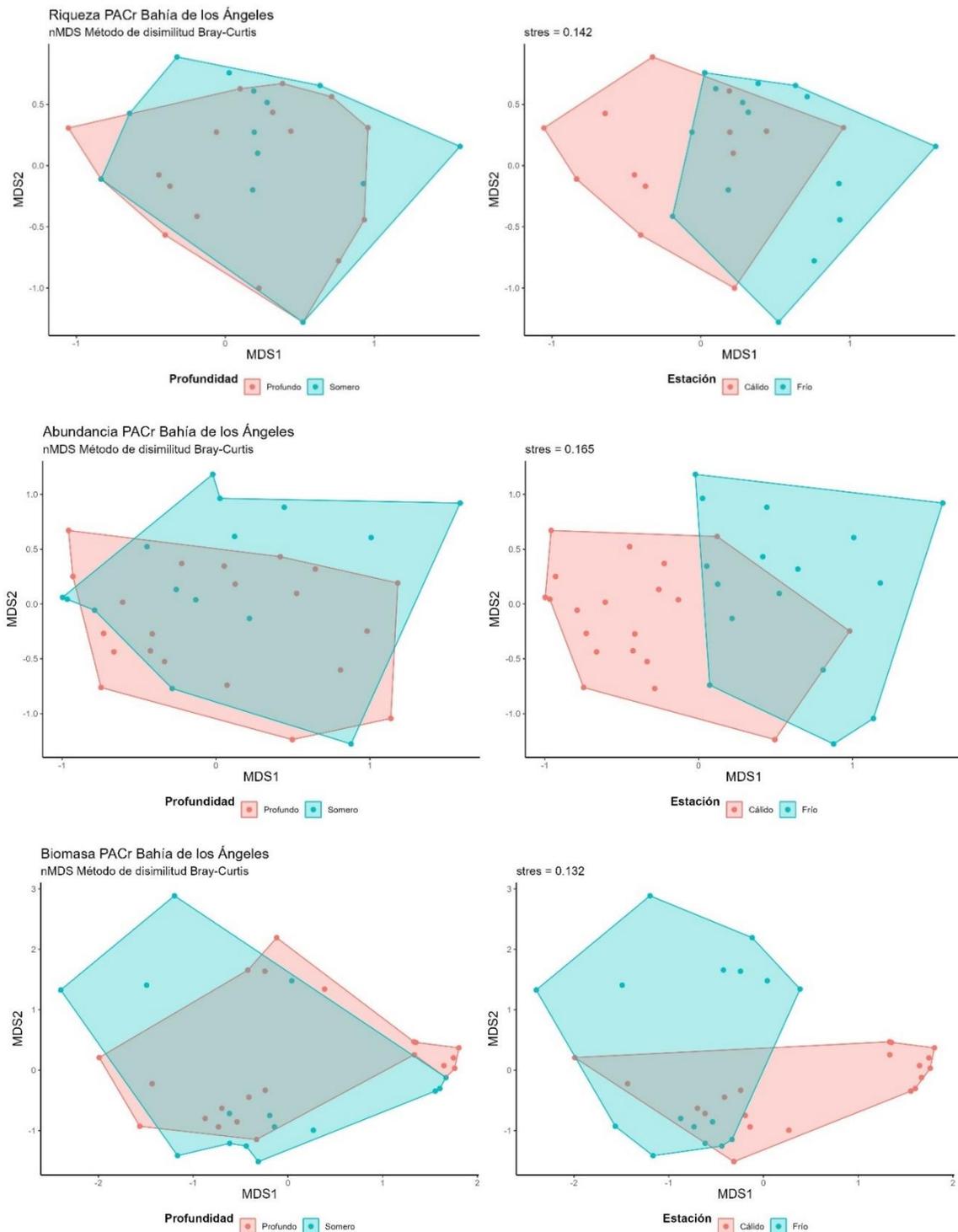


Figura 18. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la riqueza, abundancia y biomasa del ensamblaje de peces arrecifales criptobentónicos entre estaciones y profundidad para Bahía de Los Ángeles

Anexo 3

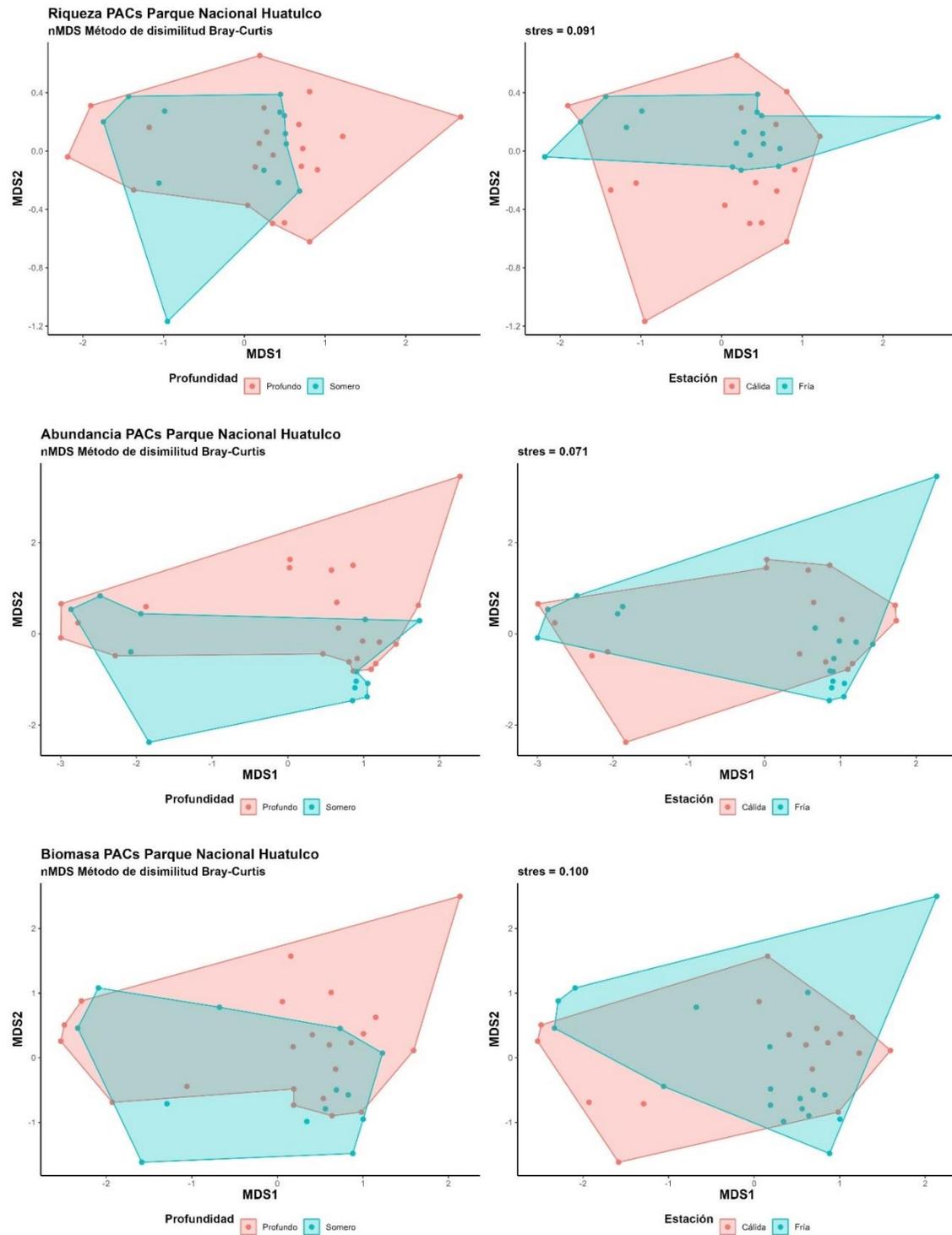


Figura 19. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la riqueza, abundancia y biomasa del ensamblaje de peces arrecifales conspicuos entre estaciones y profundidad para el Parque Nacional Huatulco.

Anexo 4.

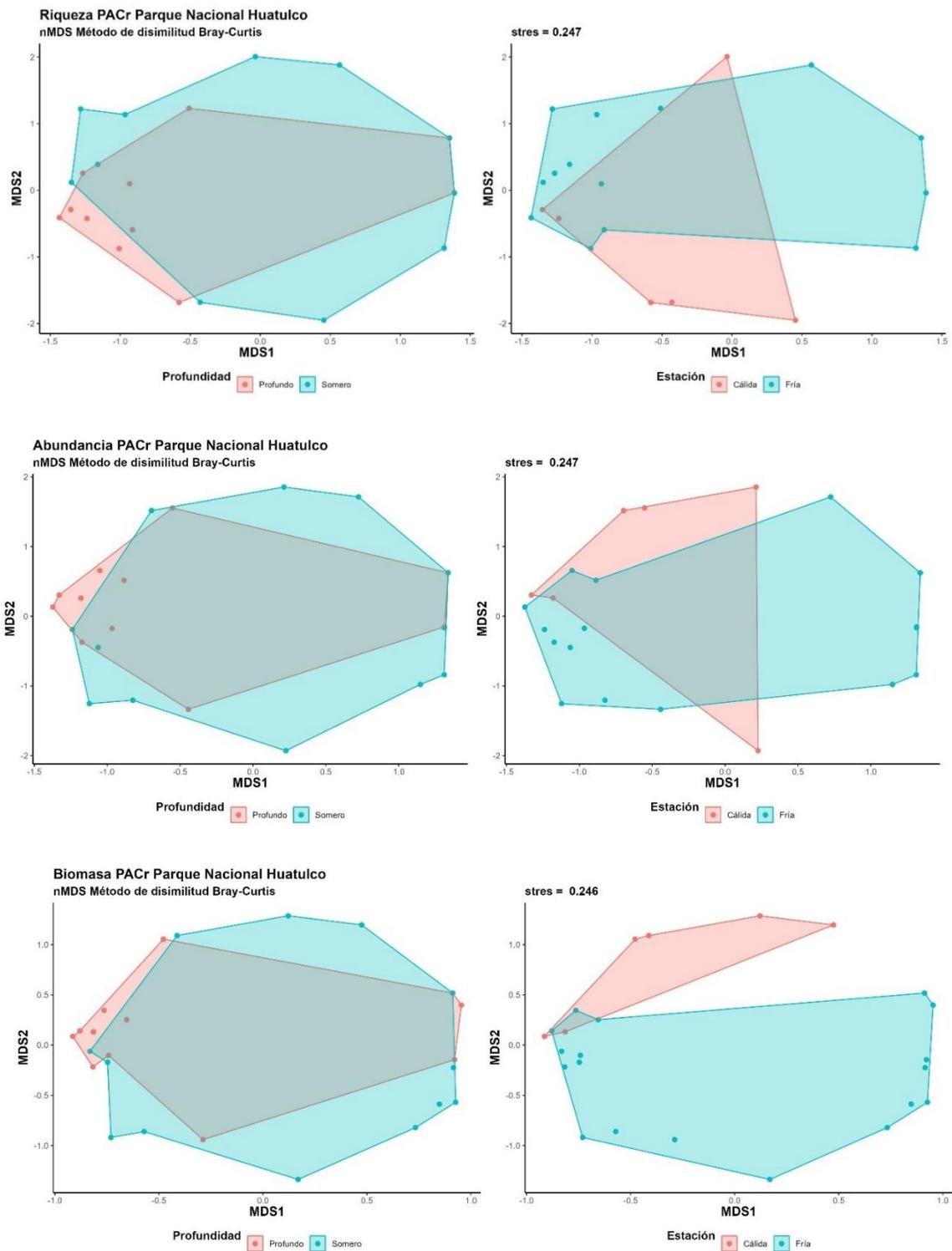


Figura 20. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la riqueza, abundancia y biomasa del ensamblaje de peses arrecifales criptobentónicos entre estaciones y profundidad del Parque Nacional Huatulco

Anexo 5.

Tabla 8. Valores calculados por los estimadores no paramétricos para los sitios de estudio Bahía de Los Ángeles y el Parque Nacional Huatulco.

Estimadores n = 42	Bahía de Los Ángeles	Parque Nacional Huatulco
S observada	43	62
Chao2	52	85
Jack1	55	83
Jack2	59	93
Boostrap	49	71
Porcentaje de la S_{obs} con respecto a los estimadores	80%	79.75%

Anexo 6.

Tabla 9. Promedio de la densidad y biomasa de peces arrecifales para la región norte del golfo de California y Bahía de Los Ángeles

Región	Densidad (ind m ⁻²)		Biomasa (g m ⁻²)	
	Criptobentónicos	Conspicuos	Criptobentónicos	Conspicuos
Galland, 2013 Norte GC	20.10	0.60	15.70	94.10
Chiriboga-Ortega, 2023 BLA	33.68	0.22	20.57	26.55

*GC: golfo de California; BLA: Bahía de Los Ángeles